

Biodiversiteit: onzichtbare interacties belicht

Prof.dr.ir. W.H. van der Putten

Bij zijn aanvaarding van de leerstoel “Functionele Biodiversiteit, met bijzondere aandacht voor de rol van nematoden in multitrofe interacties”.

Leerstoelgroep Nematologie, Departement Plant

Wageningen, 6 mei 2004

Functionele biodiversiteit

Wat is biodiversiteit?

Geachte meneer de Rector, geachte collegae, geachte aanwezigen. In de uitnodiging voor deze inaugurale rede stonden enkele woorden die me al menige vraag hebben opgeleverd. Wat is functionele biodiversiteit, wat zijn nematoden en wat zijn multitrofe interacties? Toch heeft dit jargon u niet afgeschrikt om naar de Wageningse Aula te komen. Aan mij dan ook de taak om uit te leggen wat onder deze begrippen wordt verstaan, wat de vragen voor ons onderzoek zijn en wat dit voor informatie oplevert voor het onderwijs, het grote publiek en voor de toepassing.

Als u om u heen kijkt ziet u mensen, die allemaal net iets van elkaar verschillen in uiterlijk of gedrag. De genetische basis van deze verschillen is een vorm van biodiversiteit. Als u straks naar buiten loopt ziet u planten, vogels, insecten en in de bodem krioelt het van de bacteriën, schimmels, regenwormen en tal van andere ongewervelde dieren, waaronder ... nematoden. Dat is ook biodiversiteit. Als u verder gaat, ziet u Wageningen temidden van een aantal landschappen: de uiterwaarden, de Gelderse Vallei en de Veluwe. Volgens de definitie van de conventie van Rio de Janeiro in 1992 is dat ook biodiversiteit¹. Biodiversiteit is dus, ruim gesteld, de variatie aan genen, soorten, gemeenschappen, ecosystemen en landschappen.

Functionele biodiversiteit

Waarom dan *Functionele biodiversiteit*? En, zoals een collega ietwat sceptisch aan mij vroeg: is er dan ook *niet-functionele biodiversiteit*? Functionele biodiversiteit staat tegenover het beschrijven van biodiversiteit (Figuur 1). Om een voorbeeld te geven: Taxonomen beschrijven plantensoorten en hun onderlinge verwantschappen. Vegetatiekundigen beschrijven plantengemeenschappen in relatie tot hun milieu. Functionele ecologen onderzoeken de oorzakelijkheid van deze relaties door experimenten uit te voeren. Bij functionele biodiversiteit, dat onderdeel is van de functionele ecologie, gaat het om de vraag wat het belang is van genetische variatie, soortenrijkdom en andere vormen van variatie voor interacties tussen soorten en hun omgeving.

Taxonomie:

beschrijving soorten
en verwantschappen

Functionele ecologie:

proefondervindelijke
toetsing hypothesen

Correlatie soorten
en gemeenschappen
met milieufactoren

Hypothesen
} relatie soorten
} en milieu

Functionele biodiversiteit:

invloed van biologische
verscheidenheid op
relatie soorten en milieu?

Figuur 1. Overzicht van vakgebieden en situering van de functionele biodiversiteit.

Enkele voorbeelden. Als je de risico's van misoogsten wilt vermijden, moet je dan een tolerant, resistent, of genetisch divers gewas verbouwen, of moet er juist een breed scala aan gewassen verbouwd worden? Moet je voor de biologische bestrijding van ziekten en plagen in die gewassen vooral veel soorten natuurlijke vijanden hebben, of gaat het om enkele, zeer specifieke, soorten? Als je vervuilde grond wilt schoonmaken, moeten er dan veel soorten bacteriën, schimmels en nematoden aanwezig zijn, of juist enkele soorten die

zeer specifiek de vervuilende stoffen kunnen afbreken? Is soortenrijke natuur stabielere dan soortenarme natuur? Dat zijn enkele belangrijke vragen waar het gaat om de functionaliteit van biodiversiteit. Veel van deze vragen zijn zeer praktisch van aard, maar de ontrafeling van de achterliggende processen vergt diepgaand fundamenteel onderzoek.

Van algemene wetmatigheden naar toepassing

Het belangrijkste doel van fundamenteel ecologisch onderzoek is het ontdekken van algemene wetmatigheden. Op grond hiervan kunnen voorspellingen worden verricht. De oudste concepten in de ecologie gaan over de soortenrijkdom op aarde.

Ontdekkingsreizigers, zoals Von Humboldt, namen al waar dat de diversiteit aan soorten het hoogst was in de tropen en afnam naarmate men dichterbij de noord of zuidpool kwam². Ook wist men al vrij vroeg dat het aantal soorten toenam met de grootte van het onderzochte gebied. Ondanks het feit dat concepten steeds onderwerp van discussie blijven, zijn deze ideeën van groot belang voor ons natuurbeheer. De aaneensluiting van natuurgebieden in de Ecologische Hoofdstructuur is een rechtstreeks gevolg van de eilandtheorie van McArthur en Wilson³. Verschravingsbeheer voor het behoud en herstel van soortenrijke graslanden berust op de relatie tussen productiviteit en diversiteit van Grime⁴ en collega's⁵.

Pas in de twintigste eeuw is men gaan nadenken over de mogelijke relatie tussen diversiteit en functie. Zo veronderstelde Elton⁶ dat soortenrijke gemeenschappen minder vatbaar waren voor invasies van exotische soorten dan soortenarme gemeenschappen. May⁷ veranderde het idee dat diversiteit goed was, door een model te presenteren waarin diversiteit tot instabiliteit leidde. Beide conclusies zijn in de loop van de tijd sterk bediscussieerd^{8,9} waaruit al blijkt dat de praktijk weerbarstig is en het niet makkelijk is om in de ecologie met algemene wetmatigheden voor de dag te komen. Gelukkig blijkt dat ook in andere vakgebieden, zoals de economie, en de mooiste parodie daarop is in 1979 neergezet door Peter Sellars als Chance Gardener in 'Being There'. Als wereldvreemde tuinman zegt hij tegen de president dat het nu winter is, maar dat het

spoedig lente zal worden. De president ziet dit als een hoopvol teken dat de kwakkelende economie zich spoedig zal herstellen.

Uitstervende soorten

Het is meer dan een tuinmanswijsheid dat momenteel veel soorten planten en dieren op onze aarde onder grote druk staan doordat wij, mensen, hun leefgebied veranderen¹⁰. Verandering van landgebruik, verstening, ontzanding en verwatering van het landelijk gebied hebben op de korte termijn de belangrijkste invloed op de soortenrijkdom om ons heen. De ontginningen van de heidevelden in de afgelopen eeuw heben als gevolg dat veel soorten van droge en natte heiden nog maar in enkele geïsoleerde snippers in het landschap kunnen overleven. Het kappen van tropische regenwouden vormt een grote bedreiging van onze biodiversiteitsschatkamers. Door de versnippering van de overgebleven leefgebieden worden populaties van bedreigde soorten door combinaties van inteelt en verslechtering van het leefmilieu tot de rand van hun bestaansgrenzen gedreven. Een soort heeft recht om uit te sterven, zei de bekende televisiebioloog Midas Dekkers. Ja, maar rechten zijn vooral leuk als je er niet te overdadig van kunt genieten.

Boven op de korte termijneffecten van veranderd landgebruik komen zaken die een meer geleidelijk effect krijgen op de biodiversiteit. Dan gaat het om klimaatverandering, zoals de toename van het CO₂-gehalte in de atmosfeer en de temperatuurveranderingen op aarde. De voorspellingen, waarvan de hardheid niet door iedereen gedeeld wordt, zijn niet bijster rooskleurig. Door de invloed van ons, mensen, op het klimaat, dreigt een groot aantal soorten de tweeëntwintigste eeuw niet te halen. Dat was de boodschap van een internationale onderzoeksgroep¹¹ die deze winter het televisiejournaal haalde. Sommigen, zoals de Deense statisticus Lomborg¹², stellen op basis van selectief gekozen voorbeelden dat biologen en ecologen de situatie van natuur en milieu somberder voorstellen dan het in werkelijkheid is. Toch worden, ondanks allerlei beperkende maatregelen, nog steeds veel kritische grenzen overschreden, zoals bijvoorbeeld de stikstofbelasting van onze natuurgebieden. Opmerkingen van zijn kant als dat ecologen daarmee hun eigen onderzoeksvoorstellen veiligstellen komen vreemd over. Immers, onderzoek wordt vaak

geëntameerd als de politiek moeilijke maatregelen voor zich uit wil schuiven. Kijk maar naar de discussies over de Waddenzee¹³. Als het de politiek wel goed uitkomt, zoals het artikel waarin werd betoogd dat in Noord-Amerika meer CO₂ wordt vastgelegd dan dat er vrijkomt¹⁴, is één onderzoek voldoende voor het meest energieverblindende land om het Kyoto-protocol niet te ratificeren.

Als ecooloog zit je vaak in een dilemma. Aan de ene kant gaat de kwetsbare natuur nog steeds zienderogen achteruit en veranderen de atmosfeer en het klimaat in een onnatuurlijk hoog tempo. Aan de andere kant komen, als gevolg van de internationale economische ontwikkelingen, veel gebieden vrij voor de ontwikkeling van nieuwe natuur. Weegt het verlies op tegen de winst, of proberen we een zinkend schip zo lang mogelijk drijvend te houden?

Al spelend componeren

Bioloog en schrijver Koos van Zomeren bezocht een aantal onderzoekers, die zich bezighouden met bedreigde soorten¹⁵. Zo ook mijn oud-collega Dick van der Laan, die in de duinen van Voorne regelmatig de aanwezigheid van de moerasgamander (*Teucrium scordium*) in kaart bracht. Van Zomeren vergeleek de onderzoekers met het ‘Scheepsorkest van de Titanic’, dat bleef doorspelen toen die beroemde, onzinkbaar geachte, boot op een ijsberg voer en zonk. Als ecologen dan spelers in een orkest zouden zijn, dan is het een orkest dat zelf de muziek moet componeren tijdens de uitvoering. Hierdoor kunnen soms discussies ontstaan die door een deel van het publiek worden gezien als een mogelijk teken dat de muzikanten fout zitten¹⁶.

Inderdaad, in de publikatiedrift wordt aan premature boodschappen wel eens meer gewicht meegegeven dan de proefopzet verdragen kan¹⁷. Misschien is de functionaliteit van biodiversiteit^{18, 19} te zeer gebruikt voor strategische doeleinden in plaats van als wetenschappelijk concept. Om functionele biodiversiteit echt te doorgronden, is een goed begrip nodig van de rol van soorten en hun onderlinge interacties²⁰. Maar wat moet je nu aan met de enorme biodiversiteit in de bodem? Een gram grond bevat al zo’n 5000

soorten microorganismen (bacteriën, protozoën en schimmels)²¹, maar we weten niet hoe dat aantal moet worden geëxtrapoleerd naar een kilogram grond of naar een vierkante meter grasveld. Onder een vierkante meter grasveld leven ook al gauw enkele honderden soorten ongewervelde bodemorganismen²². Opgeteld zitten er per vierkante meter grasveld dus meer dan 5000 en misschien wel veel meer dan 10000 soorten microbiële en ongewervelde bodembewoners. Deze enorme soortenrijkdom is bijna niet voor te stellen, laat staan het antwoord op de vraag hoe functioneel deze enorme biodiversiteit is. Sommige onderzoekers veronderstellen dat veel van deze soorten hetzelfde doen en dat je met vijf soorten een kringloop van voedingsstoffen op gang kunt houden²³. Maar als variatie in ruimte en tijd en combinaties van stressfactoren worden meegewogen, blijkt dat diversiteit wel degelijk van belang is voor de stabiliteit van de kringlopen²⁴.

Het moge duidelijk zijn dat over functionele biodiversiteit het laatste woord nog niet is gezegd en dat er in de literatuur over dit nog jonge onderwerp al enige heftige confrontaties zijn geweest. Tijd nu om eens naar de nematoden en hun functionele biodiversiteit over te gaan.

Nematoden, het bodemvoedselweb en invloed op vegetatie-ontwikkeling

Wat zijn nematoden?

Nematoden, ook wel aaltjes genoemd, zijn kleine, wormvormige ongewervelde dieren. Veel van de soorten die we in de bodem aantreffen zijn zo'n eentiende a tweetiende millimeter lang en eenvijftigste millimeter in doorsnede. Ze zijn dus dunner dan een mensenhaar. Nematoden komen vrijwel overal voor en momenteel zijn zo'n 12000 soorten bekend, de dierparasieten niet meegerekend²⁵. Volgens schattingen komen wereldwijd wel zo'n honderd- tot vijfhonderduizend soorten voor^{25, 26}. Van de meeste nematodensoorten die zijn beschreven, weten we nauwelijks of niet wat ze doen. Wel weten we dat er nematodensoorten zijn die zich voeden met bacteriën, terwijl andere nematodensoorten schimmels eten, of planten of insecten. Sommige nematoden zijn alleseters, die zowel schimmels als planten als bacteriën eten²⁷. Maar veel verder dan dat,

gaat de kennis niet. Zelfs van *Caenorhabditis elegans*, een bacterie-etende nematode die wordt gebruikt als modelsoort voor moleculair onderzoek, is nauwelijks iets van de ecologie bekend.

Doordat nematoden op een aantal plaatsen in het bodemvoedselweb te vinden zijn, zijn ze goed bruikbaar als indicator voor verstoringen in het milieu. Tom Bongers van de Leerstoelgroep Nematologie heeft op grond van de levensstrategie van nematoden een systeem opgesteld waardoor de mate van bodemverstoring simpelweg in een getal valt uit te drukken²⁸. De biodiversiteit van nematoden kan dus zo als indicator worden gebruikt voor beheer en beleid. Het artikel van Bongers uit 1990 is een van de citatieklassiekers van Wageningen Universiteit en is een mooi voorbeeld van de toepassingswaarde van jarenlange investeringen in fundamentele kennis en van een levenslange investering in een nematodencollectie door Piet Loof.

Biologische bodembeoordeling en bodemvoedselweb

Het herkennen van nematoden is specialistenwerk, maar na enige oefening kunnen studenten al snel voedseltypen herkennen en hiermee verstoringsindexen uitrekenen. Voor grootschaliger aanpak is het echter wenselijk de routinematige identificatie van nematoden te automatiseren. Het ligt binnen handbereik om aan de hand van DNA-patronen de soortensamenstelling en aantalsverdeling van de nematoden in grondmonsters te bepalen. De biodiversiteit van nematoden kan dan via moleculaire detectietechnieken worden gebruikt voor biologische bodembeoordeling.

Gegevens over nematoden worden gebruikt voor het berekenen van de stromen aan voedingsstoffen door het bodemvoedselweb. In dit voedselweb gaat het om eten en gegeten worden. Bacteriën eten dode plantenresten, protozoën en nematoden eten bacteriën, terwijl springstaarten en mijten de nematoden eten. Daarnaast wordt een deel van de organische stof in de bodem omgezet via schimmels, schimmeleeters en de predatoren van de schimmeleeters. Modelmatige benaderingen, zoals door Peter de Ruiter en zijn groep in Utrecht worden gemaakt, geven inzicht in de gevoeligheid van het

bodemvoedselweb voor verstoringen^{29, 30}. Op deze wijze worden complexe interacties, waarbij duizenden soorten bodemorganismen betrokken zijn, in een relatief eenvoudig rekenmodel gebracht. Dit rekenmodel geeft onder anderen inzicht in de consequenties van het gebruik van de bodem voor kringlopen van voedingsstoffen.

Bodemmoetheid: aardappelen en piepers

In de land- en tuinbouw vormen nematoden vaak onderdeel van belangrijke plagen, die fraaie namen hebben meegekregen als herinplantziekte³¹ en aardappelmoetheid³². Op mijn lagere school in een toen nog agrarisch dorp was aardappelmoetheid onderdeel van het lesprogramma. Op de vraag wat je er tegen kunt doen, zei een klasgenoot dat zijn vader de oplossing had gevonden. Het ene jaar pootte die aardappels en het andere jaar piepers. De meester dacht dat mijn klasgenoot hem voor de gek hield en plaatste hem voor straf in de bezemkast. En dat terwijl hij juist op de kern van het probleem en de mogelijke oplossing had gewezen: Vruchtwisseling is van belang om aardappelmoetheid tegen te gaan. Door aardappels in rotatie met andere, niet bevattelijke, gewassen te verbouwen, nemen de aantallen nematoden en ziektenkiemen af, zodat na enkele jaren er weer ziekteenvrij kan worden geteeld. Doordat tegenwoordig het aantal economisch aantrekkelijke gewassen zo gering is, is de vruchtwisseling beperkt en vormen bodemziekten zo'n groot probleem³³.

Ik heb lange tijd niet meer aan bodemmoetheid gedacht, totdat ik tijdens mijn onderzoek aan helmgras tegen een interessant fenomeen aanliep. De aanplant van helmgras in zand afkomstig van het duingebied levert vaak mislukkingen op, doordat het plantmateriaal niet aanslaat. Nematoden en schimmels leken hierbij een belangrijke rol te spelen^{34, 35}. Alleen vlak langs het strand groeit helmgras goed, vooral doordat in het strandzand geen schadelijke nematoden en schimmels aanwezig zijn. Onderzoek van Petra de Rooij³⁶ en Ineke van der Stoel³⁷ liet zien dat de wortels van helmgras worden bevolkt door een aantal soorten nematoden. Cystevomende en wortellesie-nematoden komen in het algemeen voor bij de jongste wortels van het helmgras en ze vermenigvuldigen zich

vroeg in het groeiseizoen. Wortelknobbel-nematoden zitten gewoonlijk dieper in de bodem en komen pas later in het groeiseizoen naar de jonge wortels³⁸.

Food and Biodiversity Valley

In een veldexperiment heeft Pella Brinkman de drie nematodensoorten apart en tezamen aan helmgras toegediend. Het blijkt, dat de wortelknobbelnematode alléén de groei van helm kan remmen, maar dit gebeurt niet als er ook cyste- en wortellessienematoden aanwezig zijn. De cyste- en wortellessienematoden zelf hebben nauwelijks negatief effect op het helmgras³⁹. Door de cyste- en wortellessienematoden wordt het helmgras dus tegen voortijdige degeneratie beschermd. De nematodendiversiteit is dus functioneel voor de groeikracht van het helmgras, doordat onschadelijke nematoden het helmgras beschermen tegen schadelijke nematoden. Zonder dit gevecht tussen nematoden in het duinzand zag het er in Nederland misschien heel anders uit; dan lag de ‘city of life sciences’ Wageningen aan zee en zou de Gelderse Vallei niet Food Valley maar Food Bay heten. Misschien een reden te meer om de Food Valley om te dopen tot ‘Food and Biodiversity’ Valley.

Nematoden en vegetatiesamenstelling

Een ander interessant fenomeen in de duinen is dat bodemorganismen de natuurlijke opvolging van helmgras door duinzwenkgras en later door zandzegge, strandkweek en duindoorn weten te versnellen⁴⁰. Als helmgras in z’n eigen zand wordt gekweekt zonder aanvoer van vers strandzand, groeit het niet goed, terwijl duinzwenkgras in het zand van helm ongeremd kan groeien. Hetzelfde zien we als duinzwenkgras in z’n eigen zand wordt opgekweekt en de groei vergeleken wordt met die van zandzegge. Ondanks het feit dat we nog niet in staat zijn de oorzaak van dit fenomeen precies te duiden, zijn er sterke aanwijzingen dat een combinatie van nematoden en microorganismen hierbij een rol speelt⁴¹.

Door de betrokkenheid van bodemorganismen in de natuurlijke opvolging van duinplanten lijkt dit proces, ook wel successie genoemd, sterk op vruchtwisseling in de landbouw. Of, misschien kun je wel zeggen dat de noodzaak tot vruchtwisseling in de landbouw een heel natuurlijk fenomeen is. De oudste en belangrijkste landbouwgewassen, die zo'n tienduizend jaar geleden zijn gedomesticieerd, zijn voornamelijk afkomstig van vroeg-successie planten⁴². De reden dat de vroegste landbouwers juist deze planten het eerst in cultuur namen is dat ze relatief grote zaden produceerden, weinig kiemrust hadden en goed smaakten⁴². Maar vroege successieplanten zouden wel eens zeer gevoelig kunnen zijn voor dit soort bodemziekten, waardoor de toen voor de hand liggende keuze van onze verre voorouders ons heeft opgezaadeld met voedselgewassen die van zichzelf al zeer ziektegevoelig zijn.

Van duin naar diversiteit

De laatste tien jaren hebben ecologen zich in toenemende mate gestort op de vraag in hoeverre interacties tussen planten en bodemorganismen een rol spelen bij de ontwikkeling en diversiteit in natuurlijke plantengemeenschappen^{40, 43, 44, 45}. In mijn werkgroep bij het Nederlands Instituut voor Ecologie doen we veel onderzoek naar natuurherstel op voormalige landbouwgronden, die uit productie zijn genomen. We concentreren ons daarbij vooral op interacties tussen planten, nematoden en andere worletekende en ziektenverwekkende bodemorganismen.

De interacties in de bodem van een soortenrijk grasland hebben wel wat weg van een verzorgingsstaat, waar de zwakkeren worden gesteund en de rijken meer worden belast. Een soortenarm grasland, daarentegen, lijkt op een dictatoriaal schrikbewind, waar de zwakkeren worden onderdrukt en enkele rijken al het voordeel naar zich toe halen. Ik zal u dat uitleggen. Als planten selectief worden aangevreten door nematoden, insecten, of ziektenverwekkende schimmels verliezen ze de concurrentie met hun burens, die minder worden aangevreten. Samenwerking met mycorrhizaschimmels levert planten een voordeel op, doordat de opname van voedingsstoffen wordt bevorderd. Uit een

combinatie van ons eigen werk en de literatuur kom ik tot het volgende patroon: als de dominante planten worden onderdrukt⁴⁵ en de zeldzame planten worden geholpen⁴⁴, is de vegetatie soortenrijker dan wanneer de dominante planten worden geholpen⁴⁶ en de zeldzame planten worden belaagd⁴⁷ (zie Tabel 1).

Tot zover lijkt het simpel, maar wat gebeurt er als er ook bovengrondse grazers in het spel zijn? Jasper van Ruijven en Gerlinde De Deyn zochten dit uit voor combinaties van sprinkhanen, wortel-etende insecten en nematoden, die werden toegevoegd aan soortenrijke graslandjes. De sprinkhanen hadden nauwelijks effect op de plantendiversiteit, terwijl de ondergrondse grazers de diversiteit verhoogden. Maar gezamenlijk gaven ze een sterke reductie van de plantendiversiteit. Kortom, een en een is niet plus twee, maar min twee. De oorzaak zat hem in verschil in voorkeuren. De planten die niet door de ondergrondse grazers werden weggevreten, werden dat alsnog door de bovengrondse grazers. Aangezien bodemorganismen minder beweeglijk zijn dan bovengrondse grazers, draagt deze complexe interactie bij aan de variatie in diversiteit in de vegetatie⁴⁸. In samenwerking met Han Olff en medewerkers bleek dat interactie tussen bodemorganismen en grote grazers ook mozaïkpatronen in de vegetatie veroorzaakt^{49, 50}. Voor beheerders is het dus van belang meer van het bodemleven te weten, willen zij optimaal gebruik maken van begrazing in natuurterreinen.

Tabel 1. Twee mogelijke uitkomsten (soortenarme en soortenrijke vegetatie) als gevolg van groeibevorderende (+) effecten van arbusculaire mycorrhizaschimmels en groeiremmende (-) effecten van wortel-etende nematoden op dominante en zeldzame typen planten. De bronnen van de oorspronkelijke resultaten zijn met nummers vermeld.

Plant type	Aard van de interactie in de bodem	
	Samenwerking (b.v. mycorrhiza)	Planteneter (b.v. nematode)
Dominant	+ → soortenarm ⁴⁶	- → soortenrijk ⁴⁵
Zeldzaam	+ → soortenrijk ⁴⁴	- → soortenarm ⁴⁷

Biologische invasies

Interessant is het om te zien wat er gebeurt als een plant ontsnapt aan z'n natuurlijke vijanden in de bodem. Afgelopen jaar bestuurde ik met Amerikaanse collega's de aanwezigheid, of beter gezegd de afwezigheid, van bodemziekten bij de Amerikaanse vogelkers in Nederlandse bossen⁵¹. Amerikaanse vogelkers is in de afgelopen eeuw in Nederland ingevoerd met de bedoeling de ondergroei in de bossen te verbeteren. Maar eenmaal aangeplant begonnen de bomen te woekeren en nu wordt jaarlijks de jonge opslag verwijderd, hetgeen bosbeheerders veel kosten geeft. Als dat niet gebeurt, groeit het bos helemaal dicht. Daarom heeft deze Amerikaanse gast de bijnaam 'bospest' gekregen. In Amerika, waar deze boom van nature voorkomt, zorgen ziektenverwekkende schimmels in de bodem onder de boom dat de kiemplanten afsterven, waardoor een nieuwe boom zich niet dicht bij een oude boom kan ontwikkelen dan op zo'n 40 meter afstand⁵². In Nederland kan dat al op zo'n 5 meter afstand en dat is nu precies de reden waarom wij zo'n last hebben van de Amerikaanse vogelkers. Dus, in Noord-Amerika wordt Amerikaanse vogelkers door natuurlijke

bodemziekten in bedwang gehouden. Eenmaal ontsnapt aan deze controle, gaat hij sterk gaan woekeren. Dat noemen we een biologische invasie. In het verleden kwamen veel invasieve soorten van andere continenten, maar door klimaatverandering⁵³ komen ze tegenwoordig vooral ook uit Zuid-Europa en de Balkan, zoals de bekende eikenprocessierups⁵⁴.

Tussen hemel en aarde: multitrofe interacties

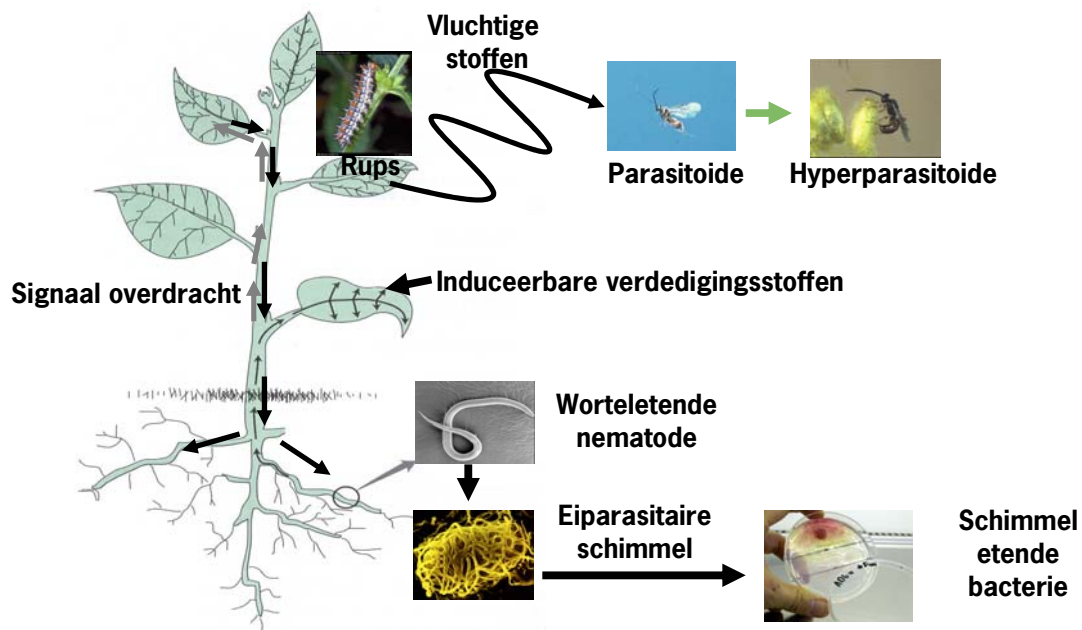
Nu gaan we van biodiversiteit en nematoden naar multitrofe interacties. Met multitrofe interacties wordt bedoeld dat interacties verder gaan dan die tussen planten en planteneters. Immers, een planteneter wordt weer opgegeten door een vleeseter en de vleeseter wordt, op z'n beurt weer opgegeten door een andere vleeseter. In de bodem worden plantenwortels gegeten door plantenetende nematoden, die op hun beurt ten prooi vallen aan vleesetende nematoden. Mijten eten deze nematoden op en andere mijten eten de nematode-etende mijten op. Voor de leek lijkt dit op een uitgekleed bodemvoedselweb, maar bij multitrofe interacties ligt de nadruk op de eigenschappen van individuele soorten en op het begrijpen van aantalsveranderingen en directe en indirecte interacties.

In 1960 publiceerden Hairston, Smith en Slobodkin⁵⁵ een artikel waarin ze de vraag stelden waarom de wereld groen is. Met andere woorden: waarom eten planteneters niet alle planten op? Hun conclusie was, dat de vleeseters, die de planteneters opeten, de aantallen planteneters zodanig laag houden dat de planten er relatief weinig last van hebben. Dit idee is nu bekend als de 'groene wereld hypothese'. In 1964 kwamen Ehrlich en Raven⁵⁶ met de suggestie dat planten het ook wel zonder de vleeseters afkonden. Immers, planten produceren een scala aan afweerstoffen, die hen beschermen tegen planteneters. Lange tijd hebben onderzoekers zich gericht op directe afweer van planten tegen ziekten en plagen. In 1980 stelden Peter Price en collega's dat je de interactie tussen planten en hun vijanden alleen maar kunt begrijpen door ook de vijanden van de vijanden in het onderzoek te betrekken⁵⁷. Hiermee was het onderzoek naar tri-trofe interacties, en later naar multitrofe interacties, geboren. Het werk van Price heeft veel

invloed gehad op onderzoek naar biologische bestrijding en Nederlandse collega's als Sabelis⁵⁸, Vet en Dicke⁵⁹, en Van der Meijden⁶⁰ hebben een belangrijke rol gespeeld in de theorievorming. Bodemecologen hebben zich hiermee nauwelijks bemoeid. Enerzijds omdat zij sterk geïnteresseerd zijn in stofstromen en anderzijds omdat theorievorming beperkt wordt doordat het met bodemorganismen moeilijk experimenteren is⁶¹.

Koppeling boven- en ondergrondse multitrofe interacties

In mijn onderzoek wil ik me nadrukkelijk richten op een conceptuele aanpak. De koppeling van boven- en ondergrondse multitrofe interacties leent zich daar uitstekend voor (Figuur 2). Directe en indirecte verdediging van planten, successie en biodiversiteit zijn belangrijke concepten waaraan gewerkt wordt in onze multitrofe interacties werkgroep bij het Nederlands Instituut voor Ecologie in Heteren. Deze werkgroep heeft vier jaar geleden een vliegende start gemaakt door de aanstelling van Jeff Harvey en Felix Wäckers, spoedig gevolgd door Nicole van Dam en Martijn Bezemer. Henk Duyts, Roel Wagenaar en de promovendi kwamen mee uit de Plant Microorganismen Interacties werkgroep en gezamenlijk hebben we de afgelopen jaren, met een snel groeiend aantal projectmedewerkers en promovendi, het onderzoek naar de directe en indirecte verdediging van planten tegen onder- en bovengrondse natuurlijke vijanden op de kaart gezet^{61, 62}. Deze ontwikkelingen zijn in gang gezet door Louise Vet bij haar aanstelling als directeur van het NIOO en zij doet volop mee. De kern van ons onderzoek betreft de vraag hoe onder- en bovengrondse multitrofe interacties gekoppeld zijn en hoe ze samenhangen met genetische, soorts- en ruimtelijke diversiteit. Dit is een hele mond vol en ik zal u enkele voorbeelden geven.



Figuur 2. Voorbeeld van gekoppelde boven-ondergrondse multitrofe interactie. Tekening: N.M. van Dam, foto's insecten: J.A. Harvey, foto schimmel-etende bacterie: W. De Boer.

Planten kunnen zich verdedigen tegen boven- en ondergrondse plantenetters. Sommige verdedigingsmechanismen zijn voortdurend actief, bijvoorbeeld de doorns van de meidoorn. Dit noemen we constitutieve verdediging. De verdediging kan ook worden geïnduceerd. Zo wordt een aantal antivraatstoffen pas gevormd als een plant wordt aangevreten⁶³. Vluchtige stoffen die vrijkomen als een rups aan een plant eet, worden door sluipwespen gebruikt als signaal voor de aanwezigheid van hun prooi. De uitscheiding van suikerverbindingen, waardoor mieren worden aangetrokken, is ook zo'n vorm van indirecte verdediging⁶⁴ en er zijn indicaties dat indirecte verdediging ook in de bodem plaatsvindt⁶⁵.

Hoe wordt nu binnen een plant de verdediging over boven- en ondergrondse plantendelen georganiseerd? Een veelgevonden respons van planten op vraat door bovengrondse insecten is, dat verdedigingsstoffen naar de jongste bladeren worden getransporteerd. Echter, wat gebeurt er met de bladeren als de wortels van een plant worden aangevreten? Dat blijkt sterk afhankelijk te zijn van de combinatie van plantensoort en soort

wortelbegrazer. In één geval bleken de verdedigingsstoffen niet naar de jongste bladeren te gaan, maar gelijkmatig te worden verdeeld over alle bladeren⁶⁶. Waarom weten we nog niet. Misschien omdat in de oudere bladeren stoffen voor de hergroei van het wortelstelsel worden geproduceerd. Ook blijkt, dat de richting waarin de verdedigingsstoffen worden getransporteerd, afhankelijk is van de soort wortelherbivoor⁶⁷. Bij nematodenaantasting gaan de verdedigingsstoffen een andere kant op dan bij de wortelvlieg. Ook blijken de verdedigingsstoffen van de plant te worden opgenomen door de rupsen, de sluipwespen en hun natuurlijke vijanden, ook wel hyperparasitoiden genoemd⁶⁸. Deze insecten zijn dus letterlijk wat ze eten. Door ons op een aantal modelsystemen te richten, proberen we uit de verscheidenheid aan patronen toch enige generalisatie te ontleen.

Van multitrofe interacties naar biodiversiteit

In het veld staan planten niet alleen. De diversiteit en samenstelling van de vegetatie en van het landschap bepalen voor een belangrijk deel de hoeveelheid boven- en ondergrondse belagers van de plant. In onze biodiversiteitsproefvelden op de Mossel bij Ede bleken veldjes met dichte begroeiing minder snel te worden bevolkt door jacobskruiskruid dan veldjes met open begroeiing. Daar waar het meeste jacobskruiskruid stond, ontwikkelde zich de meeste nematoden en bodemziekten. Het gevolg was dat in de veldjes waar in eerste instantie veel en grote jacobskruiskruidplanten stonden, na enige jaren de planten het kleinst waren. Kleine planten hadden minder bovengrondse insecten dan grote planten. Zo ontstond in de tijd een ingewikkelde reeks van terugkoppelingen tussen vegetatiesamenstelling, de ontwikkeling van nematoden en bodemziekten, de dichtheid en grootte van het jacobskruiskruid en de aanwezigheid van bovengrondse insecten⁶⁹. Dit voorbeeld laat zien dat onder-bovengrondse koppelingen de dynamiek en samenstelling van de nieuwe natuur sterk bepalen.

De toekomst

Waar staan we over een aantal jaren met ons onderzoek? De continuïteit van de nematodencollectie van de Leerstoelgroep Nematologie en digitalisering van het gegevensbestand is uiterst belangrijk voor functionele biodiversiteit onderzoek en onderwijs. Samen met de taxonomische expertise bij de Plantenziektenkundige Dienst beschikt Wageningen nog over een unieke faciliteit, waarin we moeten investeren om te zorgen dat die ook voor de toekomst behouden blijft. Taxonomisch werk is ondankbaar als het om citaties gaat, maar is onontbeerlijk voor het werk aan biodiversiteit. Hierin kunnen nematologen en andere taxonomen elkaar vinden.

Ik zou graag bijdragen aan de ontwikkeling van een bodembiodiversiteits-thermometer, eerder een benadering dan een instrument. Hierdoor wordt de moleculaire karakteristiek van de diversiteit van de bodemgemeenschap gebruikt voor onderzoek naar multitrofe interacties en voor het berekenen van de stabiliteit van stofstromen. Dit kan, als we de moleculair-fysiologische benadering van de Leerstoelgroep Nematologie koppelen aan de moleculair-ecologische benadering van het NIOO (met name aan het werk van George Kowalchuk, Wietse de Boer en Hans van Veen) en de resultaten weten te integreren in de voedselwebmodellen van Peter de Ruiter en collega's. Dit levert belangrijke toepassingen op voor het beheer van de bodem in landbouw- en natuurgebieden.

We gaan de kennis van de Leerstoelgroep Nematologie op het gebied van de moleculaire biochemie en fysiologie van nematoden inzetten in het multitrofe interactie-onderzoek. Hierdoor kunnen we het begrip van verdediging van planten tegen hun onder- en bovengrondse belagers sterk verbeteren. Deze samenwerking is er al met het NIOO en de Leerstoelgroep Entomologie van Marcel Dicke en Plant Research International. Momenteel zijn we ook de mogelijkheden van de nieuwe metabolomics faciliteit aan het verkennen met de groep van Raoul Bino en Harro Bouwmeester van het PRI. De verdediging van planten wordt gemodelleerd in samenwerking met Matthijs Vos van het NIOO. Met Han Olf en Jan Bakker is onderzoek in voorbereiding om consequenties van schaalverschillen te onderzoeken, waarop boven- en ondergrondse organismen opereren. De fundamentele resultaten van ons onderzoek naar functionele biodiversiteit vinden hun toepassing in natuurherstel, biodiversiteitsbeheer en in het voorspellen van de mogelijke

gevolgen van nieuwe biologische invasies. Samen met Elmar Veenendaal en collega's van Wageningen Universiteit en Max Rietkerk en collega's van Utrecht Universiteit zijn we bezig om biologische invasies experimenteel te onderzoeken en in ruimtelijke modellen te verwerken. Ook hopen we nieuwe ideeën te kunnen ontwikkelen voor duurzame gewasbescherming. Hiertoe werken we ook samen in internationale netwerken, zoals de Europese onderzoek- en trainingnetwerken EcoTrain en Biorhiz, waarin zo'n twintig Postdocs en promovendi worden opgeleid door achttien Europese onderzoeksgroepen. Dit levert een schat aan informatie op over de regulatie van nematoden in de natuur en hun bijdrage aan multitrofe interacties.

Dames en heren studenten, functionele biodiversiteit is een zich snel ontwikkelend vakgebied waarin een aantal hoofdonderwerpen in ecologie wordt samengebracht. Door mijn aanstelling bij het Nederlands Instituut voor Ecologie en Wageningen Universiteit en Research Centrum kunt u beschikken over een ruim aanbod van ideeën en benaderingen. Ons uitgebreide internationale netwerk biedt interessante mogelijkheden om ook aan andere onderwijs- en onderzoeksculturen te ruiken.

Conclusie

Meneer de Rector, Hooggeleerde Speelman. Ik hoop met dit verhaal licht te hebben geworpen op de onzichtbare interacties verscholen in - en leidend tot - onze biodiversiteit. Het doet mij veel plezier aan het onderwijs- en onderzoeksprogramma van Wageningen Universiteit te kunnen bijdragen. De verstening, ontzanding en verwatering van het landelijk gebied gaat mij aan het hart. Al overstijgt de onderliggende problematiek in eerste instantie de leeropdracht van de functionele biodiversiteit, toch ik zou me graag willen inspannen voor nieuwe perspectieven voor landbouw en natuur, want van zand bakken nematoden geen brood en stenen vormen geen goede basis voor multitrofe interacties.

Dankwoord

Just Vlak en de leden van de Benoemingsadviescommissie. U hebt me de (op één na) langste leeropdracht meegegeven die momenteel voor een Wageningse Hoogleraar geformuleerd is. Ik hoop het vertrouwen dat u in mij hebt gesteld te kunnen waarmaken. Collega's in het Departement Plant en in het Departement Omgevingswetenschappen, biodiversiteit en de functionaliteit ervan raakt velen. Ik hoop dat we ons in gezamenlijke interesses kunnen vinden en onze krachten bundelen. Collega's in de onderzoeksscholen. Laten we met z'n allen proberen het klimaat voor jonge onderzoekers in Nederland te verbeteren, zodat talent voor het onderzoek behouden kan blijven. Dat betekent: zorgen voor een inspirerend onderwijs- en onderzoeksklimaat en voor voldoende banen.

Het voert te ver iedereen te bedanken die aan mijn wetenschappelijke ontwikkeling heeft bijgedragen. Toch wil ik enkelen noemen, zonder daarbij anderen tekort te willen doen. Mark Versteeg, jij hebt me gestimuleerd in het onderzoek door te gaan en te promoveren. Sep Troelstra en Kees van Dijk, jullie grondige en kritische begeleiding heeft mijn experimentele onderzoeksbenadering gevormd en de lessen uit het verleden vinden nog steeds hun weerklank in het heden. Jan Pilon leerde me de wereld van het onderzoek te verbinden met die van Waterstaat, waterschappen en natuurbeschermingsorganisaties. Leen 't Mannetje was een uiterst plezierige en efficiënte promotor en Jan Woldendorp, jarenlang directeur en later ook werkgroep leider bij het NIOO, gaf ongezouten commentaar op alle dingen die niet goed waren en als het goed leek, kon het altijd nog veel beter. Hans van Veen, het siert je dat je een deel van je eigen onderzoeksgroep prijs gaf om een nieuwe werkgroep van de grond te krijgen. Indachtig je voorganger zou ik zeggen: het is goed, maar het kan nog altijd veel beter bij het NIOO!

Louise Vet en de medewerkers van de werkgroep Multitrofe Interacties van het Nederlands Instituut voor Ecologie, jullie enthousiasme heeft gezorgd voor een inspirerende en vliegende start van onze ambitieuze onderzoekslijn. Of het nu een werkbespreking is, een literatuuurdiscussie of een brainstormsessie, iedereen gaat er steeds voluit tegenaan. Houden zo!

Jaap Bakker, bedankt voor je verzoek om deze leerstoel inhoud te gaan geven. Jouw wetenschappelijk enthousiasme en je relaxte vasthoudendheid maken je tot een uiterst plezierige samenwerkingspartner. Medewerkers van de Leerstoelgroep Nematologie, jullie moleculair-biochemische, fysiologische en taxonomische aanpak vormen belangrijke speerpunten voor de nationale en internationale reputatie van de Wageningse nematologie. Ik verwacht veel complementariteit en vernieuwing door onze samenwerking op onderwijs- en onderzoeksgebied.

De basis voor mijn werk ligt natuurlijk thuis. Van mijn moeder kreeg ik mee dat je er op uit moet om iets nieuws te leren. Zo werd het geen boerderij als hoofdberoep, maar een beroep met het hoofd en een beetje hobbyboerderij erbij.

Veel goeds komt in drieën. Zo ook voor mij. Corine, Illy en Wikke, druk met de leefomgeving en kennisdelen in de Provincie Gelderland, citotoetsen en kippenhoksommen en ook nog tijd om samen naar het land van de lange witte wolk te reizen!

Geachte dames en heren, functioneel of niet, de bescherming van biodiversiteit is een zaak van levensbelang. Wat u om u heen ziet, is veelal het gevolg van interacties die u niet ziet en nematoden spelen daarin een belangrijke rol. Ik dank u voor uw aandacht.

Referenties en noten

1. De informatie over de biodiversiteitsconventie is te vinden op <http://www.biodiv.org/doc/publications/guide.asp>
2. Chown, S.L., Gaston, K.J. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness *Trends in Ecology and Evolution* 15: 311-315.
3. McArthur, R.H. and Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, US.
4. Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester
5. Al-Mufti, M.M., Sydes, C.L., Furness, S.B., Grime, J.P., & Band, S.R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 65: 759-791.
6. Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall, London, UK.
7. May, R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*, 2nd Edition. Princeton: Princeton University Press. 265p.
8. Levine, J. M., Kennedy, T. & Naeem, S. 2002. Neighborhood scale effects of species diversity on biological invasions and their relationship to community patterns. Pages 114-124 in M. Loreau, S. Naeem, & P. Inchausti, editors. *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford University Press, Oxford, UK.
9. McCann, K.S. 2000. The diversity stability debate. *Nature* 405: 228-233.
10. Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., & Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
11. Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., & Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
12. Lomborg, B. 2001. *The Skeptical environmentalist*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

13. Voor overweldigende informatieverzameling ten aanzien van een politiek heet hangijzer, zie bijvoorbeeld de discussie over de schelpdiervisserij op <http://www.eva2.nl>
14. Fan, S., Gloor, M., Mahlman, J., Pacala, S., Sarmiento, J., Takahashi, T., & Tans, P. 1998. A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. *Science* 282: 442-446.
15. Van Zomeren, K. 1989. *Het Scheepsoorkest*. Uitgeverij De Arbeidspers, Amsterdam, Nederland.
16. Als reactie op de experimenten van Naeem e.a. (1994, *Nature* 368: 734-736) en Tilman e.a. (*Nature* 379: 718-720) schreef Huston (1997, *Oecologia*, 110: 449-460) een kritiek dat deze proefresultaten op statistische fouten waren gebaseerd. Het punt volgens Huston was dat met toenemende plantendiversiteit de kans toenam dat de experimentele plantengemeenschappen plantensoorten bevatten die meer dan gemiddeld productief waren. Ook de Biodepth experimenten (Hector e.a. *Science* 286: 1123-1127) konden de toets der kritiek niet doorstaan omdat deze onvoldoende monoculturen bevatten (Huston e.a. *Science* 289: 1255a). In proeven waar wel monoculturen en geen leguminosen waren gebruikt, kwam uiteindelijk hetzelfde uit als hetgeen door Naeem e.a. in 1994 al was betoogd (Van Ruijven en Berendse 2003 *Ecology Letters* 6: 170-175).
17. Bij Publikatiedrift: Onder het motto 'Better to be wrong and exciting than right but boring' (J. Lawton tijdens een AIO-cursus over 'biodiversiteit en ecosysteem functioneren' in 1999 toen hij zich verdedigde tegen de consternatie over de experimenten van Naeem e.a.) werd in 1994 door Naeem e.a. in *Nature* een artikel gepubliceerd dat bij afnemende soortendiversiteit van planten de biomassaproductie, dus de hoeveelheid plantenmassa, afnam. Hiermee wilden de onderzoekers aangeven dat biodiversiteitsverlies een gevaar oplevert voor de productiviteit op aarde. Zie verder noot 16. Het vervelende is, dat de discussie over de interpretatie van de experimenten beleidsmakers de indruk kan geven dat de geleerden er nog niet uit zijn dus dat maatregelen ter voorkoming van biodiversiteitsverlies tot nader orde opgeschort kunnen worden.

18. Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., & Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-736
19. Tilman, D., Wedin, D. & Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by diversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
20. Wardle, D. A. 2002. *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.
21. Torsvik, V., Salte, K., Sorheim, R., & Goksoyr, J. 1990. Comparison of phenotypic diversity and DNA heterogeneity in a population of soil bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 56: 776-781
22. Brussaard, L., V.M. Behan-Pelletier, D.E. Bignell, V.K. Brown, W. Didden, P. Folgarait, C. Fragoso, D.W. Freckman, V.V.S.R. Gupta, T. Hattori, D.L. Hawksworth, C. Klopatek, P. Lavelle, D.W. Malloch, J. Rusek, B. Soderstrom, J.M. Tiedje, & Virginia, R.A. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26: 563-570.
23. Setälä, H., Berg, M.P. & Jones, T.H. 2004. Trophic structure and functional redundancy in soil communities. In: Bardgett R.D. e.a. *Soil Biodiversity*, Blackwell, UK (in druk).
24. Griffiths, B. S., Ritz, K., Bardgett, R. D., Cook, R., Christensen, S., Ekelund, F., Sørensen, S. J., Bååth, E., Bloem, J., De Ruiter, P. C., Dolfing, J., & Nicolardot, B. 2000. Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity – ecosystem function relationship. *Oikos* 90: 279-294.
25. Andrassy, I. 1992. A short census of free-living nematodes. *Fundamental and Applied Nematology* 15: 187-188.
26. Poinar, G.O. Jr., 1983. *The Natural History of Nematodes*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, NJ.
27. Yeates, G.W., Bongers, T., De Goede, R.G.M., Freckman, D.W. & Georgieva, S.S. 1993. Feeding habits on soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25: 315-331.

28. Bongers, T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83:14-19
29. De Ruiter, P.C., Neutel, A.M., & Moore, J.C. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269: 1257-1260.
30. Neutel, A-M., Heesterbeek, J.A.P., & de Ruiter, P.C. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296: 1120-1123.
31. Hoestra, H., 1968. Replant diseases of apple in the Netherlands. Ph.D. thesis, Agricultural University Wageningen, The Netherlands.
32. Hofman, T.W., 1986. Effects of granular nematicides on the infection of potatoes by *Rhizoctonia solani*. Ph.D. thesis, Agricultural University Wageningen, the Netherlands.
33. Scholte, K. 2000. Effect of potato used as a trap crop on potato cyst nematodes and other soil pathogens and on the growth of a subsequent main potato crop. *Annals of Applied Biology* 136: 229-238.
34. Van der Putten, W.H., C. Van Dijk, & Troelstra, S.R. 1988. Biotic soil factors affecting the growth and development of *Ammophila aenaria*. *Oecologia* 76: 313-320.
35. Van der Putten, W.H., Maas, P.W.Th., Van Gulik, W.J.M. & Brinkman, H. 1990. Characterization of soil organisms involved in the degeneration of *Ammophila arenaria*. *Soil Biology and Biochemistry* 22: 845-852.
36. De Rooij-van der Goes, P.C.E.M. 1995. The role of plant-parasitic nematodes and soil-borne fungi in the decline of *Ammophila arenaria* L. Link. *New Phytologist* 129: 661-669.
37. Van der Stoel, C. D. 2001. Specificity, pathogenicity and population dynamics of the endoparasitic nematode *Heterodera arenaria* in coastal foredunes. Dissertation, Wageningen University, The Netherlands.
38. Van der Stoel, C.D., W.H. Van der Putten, & Duyts, H. 2002. Development of a negative plant-soil feedback in the expansion zone of the clonal grass *Ammophila arenaria* following root formation and nematode colonisation. *Journal of Ecology* 90: 978-988.

39. Brinkman, E.P., Duyts, H. & Van der Putten, W.H. Consequences of species diversity in a community of root-feeding herbivores for nematode dynamics and host plant biomass. In review.
40. Van der Putten, W.H., Van Dijk, C. & Peters, B.A.M. 1993. Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* 362: 53-56.
41. Van der Putten, W.H., & Peters, B.A.M. 1997. How soil-borne pathogens may affect plant competition. *Ecology* 78: 1785-1795.
42. Diamond, J. 1997. *Guns, germs and steel. A short history of everybody for the last 13,000 years.* Chatto and Windus, London, UK.
43. Brown, V.K., & Gange, A.C. 1992. Secondary plant succession - how is it modified by insect herbivory. *Vegetatio* 101: 3-13.
44. Van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, R., Wiemken, A. & Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396: 69-72.
45. De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Zoomer, H.R., Berg, M.P., De Ruiter, P.C., Verhoef, H.A., Bezemer, T.M. & Van der Putten, W.H. 2003 Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422: 711-713.
46. Hartnett, D. C. & Wilson, G.W. T. 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80: 1187-1195.
47. Klironomos, J.N. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417: 67-70.
48. Van Ruijven, J., De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Berendse, F. & Van der Putten, W.H. Plant diversity between above- and below-ground herbivores. In review.
49. Olf, H.B. Hoorens, R.G.M. de Goede, W.H. Van der Putten, & J.M. Gleichman. 2000. Small-scale shifting mosaics of two dominant grassland species: the possible role of soil-borne pathogens. *Oecologia* 125: 45-54.
50. Blomqvist, M.M., H. Olf, M.B. Blaauw, T. Bongers, & W.H. Van der Putten. 2000. Interactions between above- and belowground biota: importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem. *Oikos* 90: 582-598.

51. Reinhart, K.O., Packer, A., Van der Putten, W.H., & Clay K. 2003. Escape from natural soil pathogens enables a North American tree to invade Europe. *Ecology Letters* 6: 1046-1050.
52. Packer, A., & K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404: 278-281.
53. Van Oene H., Ellis, W.N., Heijmans, M.M.P.D., Mauquoy, D., Tamis, W.L.M., Van Vliet, A.J.H., Berendse, F., Van Geel, B., Van der Meijden, R., & Ulenberg, S.A. (2001). Long-term effects of climate change on biodiversity and ecosystem processes. NOP report 410200089.
54. <http://www.rivm.nl/milieuennatuurcompendium/nl/i-nl-1110-02.html>
55. Hairston, N.G., F.E. Smith, & L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
56. Ehrlich, P.R., & P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
57. Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPheron, J.N. Thompson, & A.E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 41-65.
58. Sabelis, M.W., M. van Baalen, F.M. Bakker, J. Bruin, B. Drukker, M. Egas, A. Janssen, I. Lesna, B. Pels, P.C.J. van Rijn & P. Scutareanu 1999. Evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In: *Herbivores: Between Plants and Predators* (H. Olff, V.K. Brown & R.H. Drent, Eds), pp. 109-166, Blackwell Science, Oxford.
59. Vet, L.E.M. & Dicke, M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* 37: 141-172.
60. Van der Meijden, E., M. Wijn, & H.J. Verkaar. 1988. Defense and regrowth: alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355-363.
61. Van der Putten, W.H., L.E.M. Vet, J.A. Harvey, & F.L. Wäckers 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 547-554.

62. Van Dam, N.M., J.A. Harvey, F.L. Wäckers, T.M. Bezemer, W.H. Van der Putten, & L.E.M. Vet. 2002. Interactions between aboveground and belowground induced responses against phytophages. *Basic and Applied Ecology* 4: 63-77.
63. Dicke, M., & L.E.M. Vet. 1999. Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. Pages 483-520 *in* H. Olff, V.K. Brown, and R.H. Drent, editors. *Herbivores between plants and predators*. Blackwell Science, Oxford, UK.
64. Wäckers, F.L. 2000. Do oligosaccharides reduce the suitability of honeydew for predators and parasitoids? A further facet to the function of insect-synthesized honeydew sugars. *Oikos* 90: 197-201.
65. Van Tol, R., A. T. C. van der Sommen, M. I. C. Boff, J. van Bezooijen, M. W. Sabelis, & P. H. Smits. 2001. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters* 4: 292-294.
66. Bezemer, T.M., Wagenaar, R., Van Dam, N.M., & Wäckers, F.L. 2003. Interactions between above- and belowground insect herbivores as mediated by the plant defence system. *Oikos* 101: 555-562.
67. Van Dam, N.M. and Raaijmakers, C.E. In voorbereiding.
68. Harvey, J. A., N. M. Van Dam, & R. Gols. 2003. Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *Journal of Animal Ecology* 72: 520-531.
69. Bezemer, T.M. In voorbereiding.