



Van plaag tot bouwmeester

Schimmels

BIOWETENSCHAPPEN EN MAATSCHAPPIJ
KWARTAAL 4 2017

Schimmels

Dit cahier is een uitgave van Stichting Biowetenschappen en Maatschappij (BWM) en verschijnt vier maal per jaar. Elk nummer is geheel gewijd aan een thema uit de levenswetenschappen, speciaal met het oog op de maatschappelijke gevolgen ervan.

Stichting BWM is ondergebracht bij ZonMw.

BESTUUR

Dr. J.J.E. van Everdingen
(voorzitter)
Prof. dr. W.P.M. Hoekstra
(penningmeester)
Dr. L.H.K. Defize
Prof. dr. J.T. van Dissel
Prof. dr. E. van Donk
Prof. dr. W.A. van Gool
Prof. dr. ir. F.P.M. Govers
Prof. dr. B.C.J. Hamel
Dr. M.A. van der Hoven
Prof. dr. C.L. Mummery

RAAD VAN ADVIES

Prof. dr. P. van Aken
Prof. dr. J. van den Broek
Prof. dr. J.P.M. Geraedts
Prof. dr. J.A. Knottnerus
Prof. dr. J. Osse
Prof. dr. E. Schroten

REDACTIE

Prof. dr. Han Wösten
Prof. dr. Wiel Hoekstra
Dr. ir. Astrid van de Graaf

BUREAU

Drs. Rianne Blok
Monique Verheij

BEELDREDACTIE

B en U international picture
service, Amsterdam

VORMGEVING

Studio Bassa, Culemborg

DRUK

Drukkerij Tesink, Zutphen

INFORMATIE,

ABONNEMENTEN EN

BESTELLEN LOSSE NUMMERS

Informatie, abonnementen
en bestellen losse nummers
Stichting
Biowetenschappen en
Maatschappij
Laan van Nieuw
Oost-Indië 334
2593 CE Den Haag
telefoon: 070-34 95 402
e-mail: info@
biomaatschappij.nl
www.biomaatschappij.nl

© Stichting BWM

ISBN/EAN 978-90-73196-88-9

Stichting BWM heeft zich
ingespannen om alle
rechthebbenden van de
illustraties in deze uitgave
te achterhalen. Mocht u
desondanks menen rechten
te kunnen laten gelden, dan
verzoeken wij u vriendelijk
om contact met ons op te
nemen.



Inhoud

Voorwoord 2

Inleiding 4

1 Het rijk der schimmels 7

Introductie tot het schimmelrijk 7

Afbraak van organisch materiaal 12

Het wereldwijde web voor plantenwortels 14

Samenleving van schimmel en alg 18

De schimmeltuinen van termieten 22

BOX Paddenstoelen in religie 25

2 Ziekte bij mens, dier en plant 29

Bomen- en plantenverdelgers 29

Belagers van het dierenrijk 32

Ziekteverwekkers bij de mens 36

Antischimmelmiddel-resistentie op komst 39

Waterschimmels treffen algen 41

BOX Golfbanen met dollarvlekken 45

3 Voedsel: bederf en bereiding 47

Fascinerend bederf 47

Een plaag voor de landbouw 50

Eetbare paddenstoelen 56

Als hulp bij de voedselbereiding 59

Veilig werken met schimmels 62

4 Schimmelmodellen 65

Bakkersgist, *Saccharomyces cerevisiae* 65

De kwastschimmel, *Aspergillus* 68

De penseelschimmel, *Penicillium* 71

BOX Schimmelgroei in beeld, *Talaromyces calidicanus* 74

5 Schimmel als bouwmeester 77

Biobrandstoffen 77

Schimmels als materiaal 79

De schimmelfabriek 82

BOX Biocontrole: schimmels tegen insecten
en schimmels 84

Epiloog: een schatkist, waard om behoedzaam
mee om te gaan 86

Meer lezen en kijken 88

Auteurs 89

Illustratieverantwoording 92

Voorwoord

DE SCHIMMEL is de dr. Jekyll en mr. Hyde van de biologie. Als minister van Cultuur ken ik hem vooral van zijn minder aangename kant, bijvoorbeeld als vernietiger van kostbaar cultureel erfgoed. Van houtrot en zwammen in kerken en kastelen. Van schimmel in archieven en andere documenten. Dat maakt ze vooral hinderlijk en schadelijk, omdat ze de geschiedenis dreigen uit te vlakken die we nu juist willen doorgeven. Maar schimmels kunnen zich ook van hun andere, schitterende, veel minder bekende kant laten zien. Een aantal jaar geleden ontdekten wetenschappers bijvoorbeeld dat de 40.000 jaar oude Bradshaw-rotstekeningen in Australië door schimmels en bacteriën worden geconserveerd. De schimmel produceert water waar de bacteriën van kunnen leven. De bacteriën maken koolhydraten waar de schimmel zich mee voedt. Samen houden ze het pigment als het ware levend, waardoor die eeuwenoude tekeningen niet alleen zichtbaar blijven, maar ook verder kunnen worden onderzocht op exacte herkomst.

Schimmelcultuur

Dat schimmels van groot maatschappelijk belang zijn, bewees ook Johanna Westerdijk, grondlegster van het Centraal Bureau voor Schimmelcultures, die 100 jaar geleden benoemd werd als eerste vrouwelijke hoogleraar in Nederland. Tevens was zij directeur van het Willie Commelin Scholten laboratorium in Amsterdam voor plantenziektkundig onderzoek. Onderzoek op dit gebied was nog grotendeels onontgonnen terrein, maar het maatschappelijk belang ervan was groot. Mislukte

oogsten hadden in de jaren daarvoor tot grote hongersnoden geleid en over mogelijke ziekteverwekkers was nog weinig bekend.

Inmiddels weten we veel meer over de oorzaak en bestrijding van bijvoorbeeld de iepenziekte en de aardappelziekte. Met de groeiende wereldbevolking is het onderzoek naar plantenziekten en de rol die schimmels kunnen spelen bij het oplossen van grote maatschappelijke vraagstukken, zoals antibioticaresistentie, actueler dan ooit. Voor dat onderzoek maken wetenschappers dankbaar gebruik van de collectie van het Centraal Bureau voor Schimmelcultures, dat onder leiding van Westerdijk uitgroeide tot de grootste collectie van levende schimmels, gisten en bacteriën ter wereld. Als eerbetoon is het instituut dit jaar – volkomen terecht – omgedoopt tot het Westerdijk Instituut.

Rolmodel

Maar Johanna Westerdijk was niet alleen een gedreven wetenschapper, zij was ook een rolmodel. Tijdens haar wetenschappelijke loopbaan zette zij zich volop in voor de positie van jonge vrouwen in de wetenschap. De proefopstellingen in het lab waren haar barricaden. Bijna de helft van haar 56 promovendi was vrouw. Twee van haar Zuid-Afrikaanse studenten werden later zelf hoogleraar. ‘Mijn meisjes’ noemde ze haar studenten graag. Een van die ‘meisjes’ was mijn eigen oudtante: tante Bery. Van de gesprekken die ik – toen ik zelf studeerde – met haar had, herinner ik me de warmte waarmee ze over Westerdijk sprak en haar enthousiasme voor de wetenschap nog goed.



aantal vrouwelijke hoogleraren te vergroten en zo bij te dragen aan meer diversiteit in de wetenschappelijke top. Het Westerdijkjaar is voor mij pas geslaagd als zich nog meer wegen openen. Nieuwe rolmodellen voor de volgende generatie. En nieuwe doorbraken in het vakgebied dat haar zo dierbaar was. De essays in dit biocahier zijn daarin een nieuwe stap. Laat deze bijzondere vakvrouw die de deuren naar de wondere wereld van schimmels opende, een bron van inspiratie blijven.

Ik wens u veel leesplezier.

Dr. J. Bussemaker

Oud-minister van Onderwijs, Cultuur en Wetenschap (2012-2017)

Tante Bery realiseerde zich dat het voor vrouwen van haar generatie niet vanzelfsprekend was om te gaan studeren of carrière te maken in de wetenschap. Gelukkig is de positie van vrouwen nu een stuk beter. Mede dankzij het enthousiasme van tante Bery en de voortrekkersrol van Johanna Westerdijk. En daar profiteert ook het fascinerende onderzoek naar schimmels van.

Toch is er nog veel werk te doen. Want 100 jaar na Johanna Westerdijk is nog maar achttien procent van de Nederlandse hoogleraren vrouw, terwijl er ondertussen wel meer vrouwen dan mannen naar de universiteit gaan. Met de Westerdijk Talentimpuls spoor ik universiteiten aan om het

Inleiding

■ PROF.DR. WIEL HOEKSTRA

EEN ANDERE passende ondertitel voor dit cahier zou zijn 'Een reis door het schimmelrijk'. De verschillende bijdragen in deze publicatie zijn dan te lezen als reisverslagen, geschreven door mensen met bijzondere en uiteenlopende belangstelling voor wat er allemaal gebeurt in en rond het schimmelrijk.

De bewoners van het schimmelrijk – zeer talrijk en bijzonder divers – zijn voor het grote publiek vaak onbekend en daardoor onbemind. De schimmel heeft onmiskenbaar een slecht imago. Illustratief daarvoor is het mythische verhaal over de wraak van farao Toetanchamon. Rond 1922 stierf een aantal mensen dat betrokken was bij het onderzoek aan het geopende graf van Toetanchamon op onverklaarbare wijze. Waardoor, zo dacht men, de tekst die gevonden werd in het graf: “wie de slaap van de farao verstoort, zal worden aangehaakt door de vleugelen des doods” in vervulling ging. Op zoek naar verklaringen waren het volgens sommigen de schimmels in de graftombe die, gedragen door de lucht, het doodsoordeel van de farao ten uitvoering brachten.

Kommer en kwel

Algemeen overheerst het idee van schimmels als boodschappers van kommer en kwel. In een krantenverslag over het citizen science-project van het Westerdijk Instituut staat: “Zeg schimmel en de gemiddelde Nederlander denkt aan zwarte plekken in de badkamer, problemen tussen de tenen van oma of een groen uitgeslagen boterham in de schooltas” (AD 29 augustus 2017). De lezer van dit cahier wordt in ieder geval bevrijd van deze

vooroordelen maar zal ook na het lezen nog veel vragen overhouden die onbeantwoord blijven. Dat is begrijpelijk omdat de biologie aanvankelijk vooral planten en dieren bestudeerde. Onderzoek naar micro-organismen en dus ook schimmels is pas na 1900 gaan floreren. Er valt nog veel te onderzoeken.

De bijdragen in dit cahier maken duidelijk dat de macht van het schimmelrijk zich uitstrekt tot het bacterierijk, het plantenrijk en het dierenrijk, kortom tot alles wat leeft op, boven en onder de aarde. Een rode draad is de vaststelling dat de bewoners van het schimmelrijk soms schadelijke en vaak nuttige effecten hebben op onze wereld. De bomen in het bos worden bijvoorbeeld gevoed door een ondergronds leger van schimmels, maar er zijn ook schimmels die bovengronds bomen, zoals eertijds de iep en op dit moment de es, terroriseren.

Er zijn schimmels die onze voedselproductie schragen, maar tegelijkertijd zijn er schimmels die onze voedselbronnen aantasten en verpest. Er zijn schimmels die mensen ziek maken en daarnaast zijn er soorten, zoals die behorend bij *Penicillium* om slechts één voorbeeld te noemen, die ons in de vorm van antibiotica effectieve geneesmiddelen tegen bacteriële infecties verschaffen.

Een karakteristiek van schimmels is hun interactieve leefwijze. Zoals kerkgenootschappen zendelingen en missionarissen uitsenden om te bekeren, zo sturen schimmels enzymen uit om te verteren. Deze extracellulaire enzymen katalyseren de afbraak van complexe (planten)structuren tot bouwstoffen die de schimmel voor zijn groei



Johanna Westerdijk met twee assistentes bij de verzameling van het toenmalige Centraal Bureau Schimmelcultures te Baarn.

kan gebruiken. Als de schimmel dood materiaal afbreekt, prijzen we ons gelukkig omdat zo de essentiële natuurlijke kringlopen overeind blijven. Maar als levend materiaal, zoals fruit, wordt aangepakt door de schimmelenzymen, worden we geschaad en voelen ons gedwongen om de schimmel met antischimmelmiddelen (fungiciden) te bestrijden. Soms hebben de interacties het karakter van een symbiose zoals in het geval van de mycorrhiza (symbiose tussen schimmel en plant) en de korstmossen (symbiose tussen alg en schimmel).

Duurzaam beschimmeld

Sommige bewoners van het schimmelrijk worden geëxploiteerd door de mens, andere door bepaalde insecten, zoals beschreven in één van de bijdragen. Die insecten, termieten en ook bladsnijdende mieren, sluiten schimmels op in hun nest om ze daarna te voeren met plantaardig materiaal dat

met volhardende nijver wordt aangevoerd. De met dat voedsel gekweekte schimmels leveren op hun beurt bruikbaar voedsel voor het insect. Als mensen schimmels exploiteren, doen ze iets soortgelijks. Ze sluiten de schimmels op in grote reactorvaten, voeden ze met complexe voedingsstoffen en oogsten de vaak nuttige reactieproducten zoals biobrandstoffen of antibiotica, die de schimmel al groeiende maakt.

Schimmels zijn niet meer weg te denken binnen de hedendaagse biotechnologie en ze zullen, al dan niet in een genetisch gemodificeerde vorm, steeds vaker gebruikt gaan worden om te komen tot een meer duurzame samenleving. Of zoals mycoloog Han Wösten het een keer betitelde 'onze toekomst is duurzaam beschimmeld.'

Het leven in het schimmelrijk is, dat zult u na het lezen van dit cahier kunnen vaststellen, allesbehalve saai en ook niet eentonig. Johanna Westerdijk, de bijna heilig verklaarde schimmelonderzoekster, wist dit al toen ze zei: "Van een saai en eentonig leven gaat zelfs een schimmel dood."

Het schimmelrijk is enorm divers en kent miljoenen soorten. Sommige soorten vormen paddenstoelen, maar de meesten leven onzichtbaar in de vorm van lange draden onder de grond.



Het rijk der schimmels

Schimmels zijn overal, in de lucht, het water en de bodem. Soms als eencellige, soms als spore, maar meestal als lange draden die samen een netwerk vormen. Ongeveer 100.000 soorten zijn bekend en beschreven, dat is naar schatting nog maar 5% van het totale aantal soorten. Schimmels spelen een belangrijke rol bij de afbraak van organisch afval (dode planten en dieren) en daarmee met het weer beschikbaar stellen van essentiële voedingsstoffen voor nieuw leven. Ook weten schimmels innig samen te leven met planten, bomen, termieten en zelfs algen, dit met wederzijds voordeel.

Introductie tot het schimmelrijk

■ PROF. DR. HAN WÖSTEN

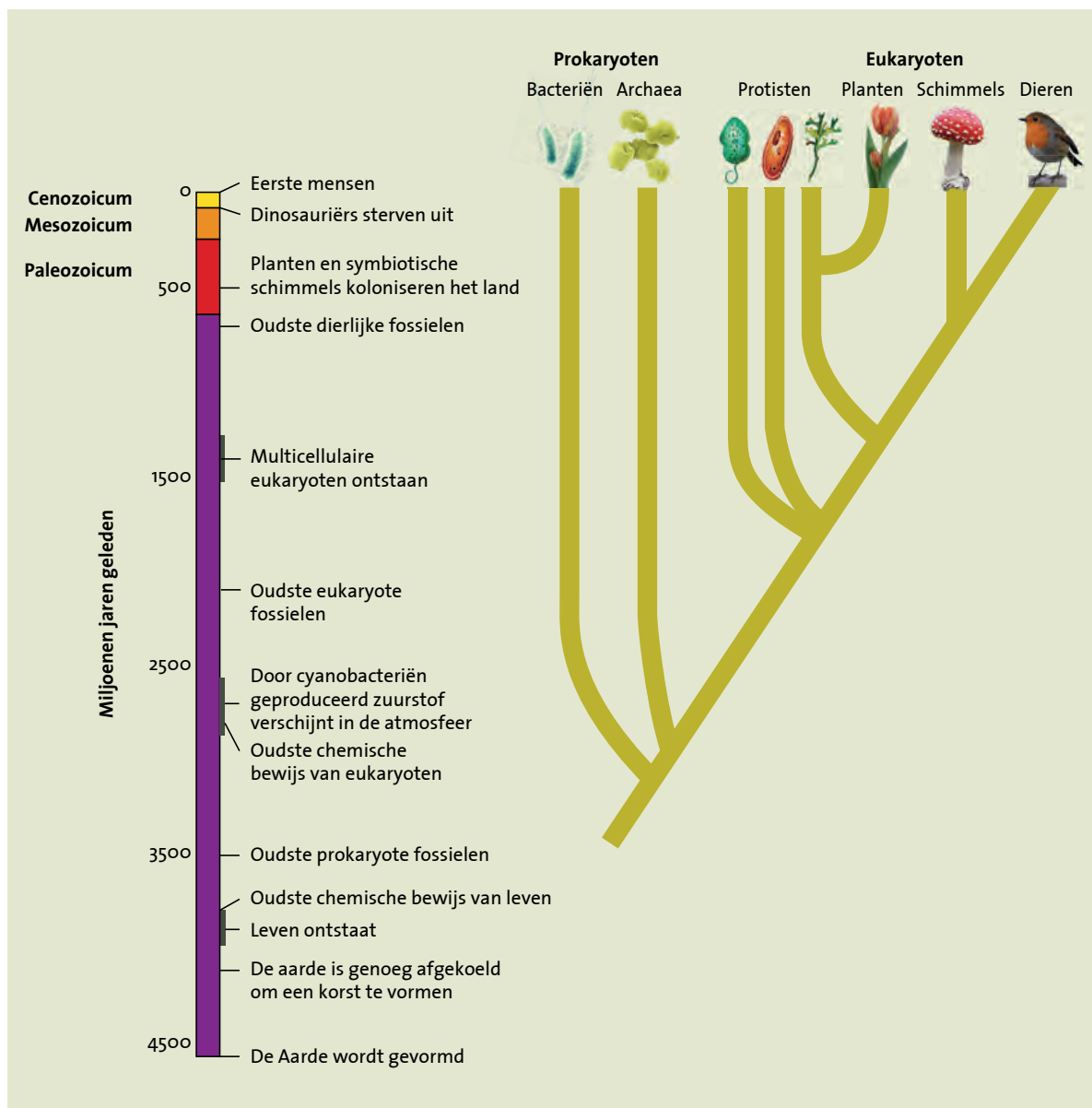
LANGE TIJD deelden biologen organismen in óf bij de dieren óf bij de planten. Ook de micro-organismen werden in dit twee-rijken systeem ingedeeld. De schimmels kwamen bij de planten terecht omdat ze niet mobiel zijn. Pas in 1969 kregen schimmels in het systeem van ecooloog en taxonoom Robert Whittaker hun eigen rijk net als de planten, de dieren, de protisten (onder andere algen) en de monera (bacteriën). Dit vijf-rijken systeem bleef meer dan 20 jaar de geaccepteerde indeling.

De komst van de moleculaire biologie verschaftte op basis van het erfelijk materiaal een veel gedetailleerder inzicht in de boom van het leven. Zo bleken schimmels veel meer verwant aan mensen en dieren dan aan planten. Schimmels zijn zo'n 600-700 miljoen jaar geleden afgescheiden van de tak die tot de dieren leidde, terwijl de voorouders van de huidige planten zich al een paar honderd miljoen jaar eerder hadden afgetakt. De verwantschap van schimmels en dieren leidde dan ook tot de stelling van de Groningse promovendus Ted van der Lende dat champignons beter bij de slager verkocht kunnen worden dan bij de groenteboer.

Verwantschap

De verwantschap tussen schimmels en dieren, en dus met de mens, heeft grote implicaties voor

De stamboom van het leven. Schimmels zijn geen planten, dieren of bacteriën, ze vormen een apart rijk.



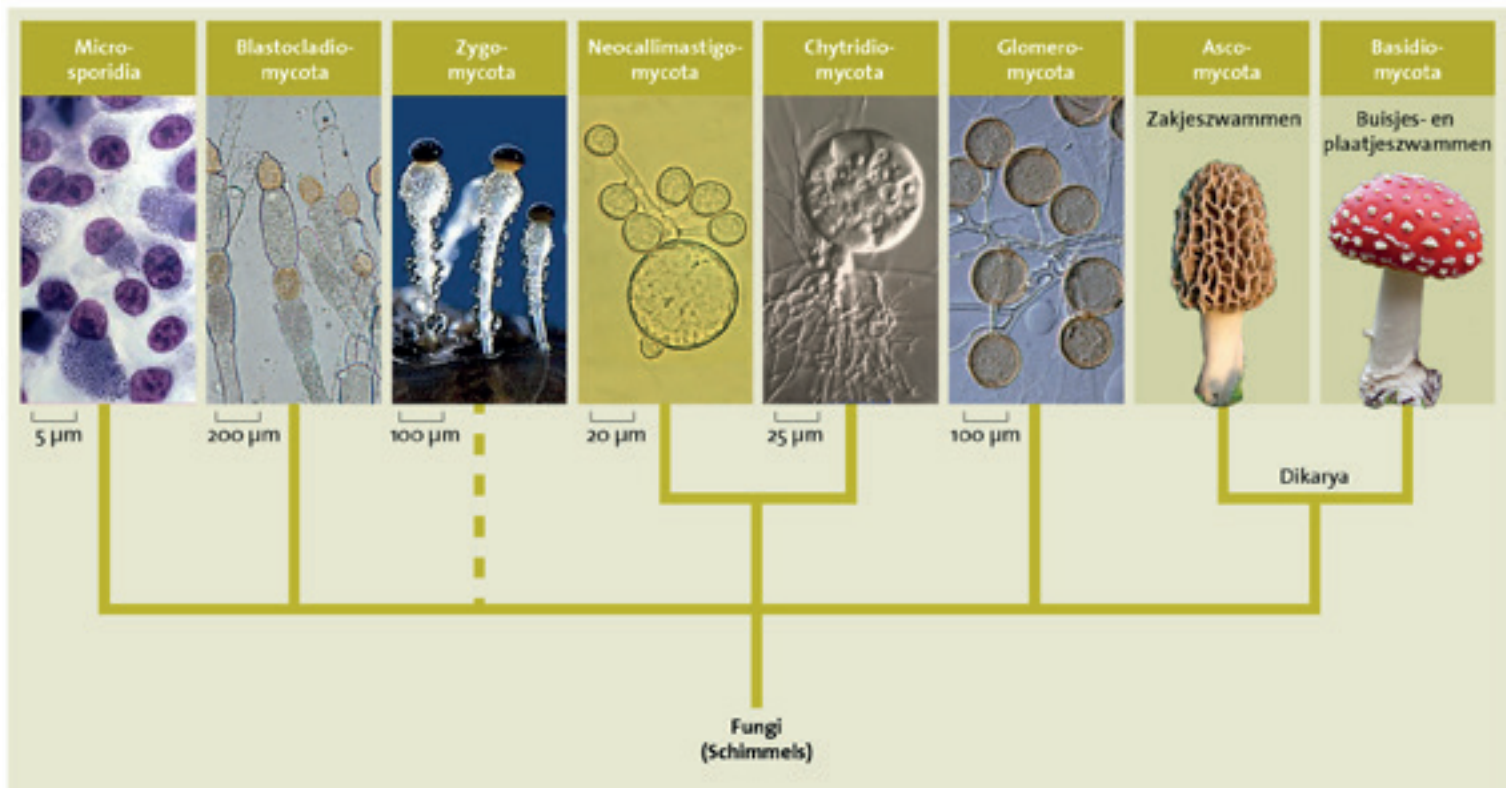
de gezondheid. Het is zeer moeilijk om antibiotica te vinden die effectief zijn tegen schimmels maar niet giftig zijn voor mens en dier. Het aantal beschikbare antischimmelmiddelen is dan ook beperkt, wat alarmerend is met de opkomende

resistentie tegen deze middelen. Op dit moment trekken vooral antibioticaresistente bacteriën veel aandacht. Maar omdat de voorouders van de bacteriën zich al meer dan 3 miljard jaar geleden afsplitsten van de tak die tot de dieren leidde, is het

eenvoudiger antibiotica te vinden die effectief zijn tegen deze micro-organismen dan tegen schimmels.

De verwantschap met mens en dier heeft ook voordelen. Zo komt veel kennis over kanker voort uit het onderzoek naar schimmels. Het delen van menselijke cellen verloopt niet veel anders dan in een eencellige schimmel als bakkersgist die makkelijk is te onderzoeken. In de mens veroorzaakt bijvoorbeeld een bepaalde mutatie in het RAS2-gen blaaskanker. Bakkersgist voorzien van dit menselijke kankergen gaat ook ongecontroleerd delen. Normaal gesproken deelt een gist niet bij hongercondities, maar bakkersgisten met het menselijke kankergen blijven onder deze condities ongeremd doordelen, waardoor ze steeds kleiner worden en uiteindelijk doodgaan.

De indeling van het schimmelrijk.



Schimmelsoorten

Er zijn op dit moment ongeveer 100.000 soorten schimmels beschreven. Schattingen geven echter aan dat er meer dan een miljoen soorten schimmels op aarde zijn, en misschien zelfs vele miljoenen. De meeste soorten moeten dus nog worden gevonden. Schimmels worden onderverdeeld in de *Microsporidia*, *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Blastocladiomycota*, *Neocallimastigomycota*, *Glomeromycota*, *Ascomycota*, en *Basidiomycota*. De eerst genoemde zes groepen zijn relatief klein. De meest bekende schimmels behoren dan ook tot de ascomyceten en de basidiomyceten. Bakkersgist, de broodschimmel, de penseelschimmel, de kwastschimmel en de truffel behoren tot de eerste groep, terwijl de meeste paddenstoelvormende schimmels tot de basidiomyceten behoren.

Net als bij dieren geldt dat een schimmel tot een soort behoort als hij met een andere soortgenoot vruchtbare nakomelingen kan krijgen. Binnen de soort *Schizophyllum commune* wordt wel 10% verschil in het DNA tussen verschillende stammen gevonden. Dat is enorm en vergelijkbaar met de verschillen die men vindt tussen mens en andere zoogdieren zoals de kat en de koe. Er zijn niet alleen veel soorten schimmels, ze zijn dus ook nog een keer binnen de soort enorm divers. Schimmels bevinden zich overal waar de mens zich bevindt, maar ook diep in de bodem van oceanen, hoog in de atmosfeer en zelfs in het sterk radioactief vervuilde Tsjernobyl.

Afbraak

Schimmels vervullen in de natuur een belangrijke rol door organisch afval af te breken, door wederzijds voordelige interacties aan te gaan (denk aan korstmossen en mycorrhiza's) en door planten, dieren en andere organismen te infecteren. In de natuur kunnen infecties nuttig zijn om populaties van bepaalde planten of dieren niet te groot te laten worden.

Voor het vervullen van hun rol in de natuur scheiden schimmels enzymen uit in hun omgeving. Deze enzymen breken biopolymeren in dood en levend materiaal af; zoals zetmeel dat voorkomt als reservestof in planten, cellulose en lignine die voorkomen in hout en het eiwit elastine dat onze longen elastisch maakt. De afbraakproducten worden door de schimmel opgenomen om als energie en bouwsteen te dienen. Terwijl wij ons eten in ons lichaam verteren doen de schimmels dit dus buiten hun 'lichaam'.

Het afbreken van organisch materiaal tot de elementen koolstof, stikstof, fosfaat, zwavel etc, maakt schimmels enorm belangrijk voor de elementencycli in de natuur. Tegelijkertijd veroorzaken ze ook veel schade door voedselbederf en door schade aan gebouwen. Schimmels infecteren niet



Mycelium van de honingzwam *Armillaria mellea* onder boomschors. De honingzwam valt de wortels van veel houtachtige en meerjarige planten aan waardoor die afsterven. Kenmerkend is de witte schimmelgroei onder de boomschors onder aan de boom. De hongingzwam verspreidt zich ondergronds.

alleen planten in de natuur, maar ook alle voedselgewassen, waardoor hele oogsten verloren kunnen gaan. Schimmels maken ook mensen en dieren ziek. Zo kunnen ze allergieën veroorzaken, produceren ze giftige stoffen, mycotoxines genoemd, en kunnen ze mens en dier infecteren. Ziekmakende schimmels die mensen met een goed werkend afweersysteem infecteren zijn echter zeldzaam. Mensen met een verzwakt afweersysteem zijn echter wel gevoelig voor schimmelinfecties.

Werkschimmel

Naast ziekten en schade brengen schimmels ook veel goeds. Schimmels worden gegeten (paddestoelen en Quorn) en worden gebruikt bij de bereiding van voedsel. Ze scheiden ook enzymen, alcoholen, organische zuren en geneeskrachtige verbindingen uit die grootschalig worden toegepast in de geneeskunde en in allerlei technische toepassingen.

Schimmels worden, na genetische modificatie, ook gebruikt voor de productie van eiwitten die zij normaal gesproken niet maken. Dit kunnen eiwitten zijn uit andere schimmels, of uit planten, dieren of de mens. Zo wordt het stremmingsenzym uit kalvermagen dat gebruikt wordt bij kaasbereiding tegenwoordig ook in schimmels geproduceerd, wat het gebruik van dierlijk materiaal

voorkomt. Het woord enzym komt overigens uit het Grieks en betekent 'in gist'. De Franse chemicus Louis Pasteur ontdekte eind 19^{de} eeuw namelijk dat de alcohol in wijn het resultaat was van de activiteit van gist en niet van een chemisch proces. 'Iets in gist' moest deze omzetting doen, zo redeneerde hij, en zo werd later de term 'enzyme' geïntroduceerd.

Bol of draad

Schimmels hebben twee verschijningsvormen. Ze kunnen namelijk groeien als eencellige, de zogenaamde gist, of als draden die hyfen worden genoemd. In het laatste geval spreekt men ook wel van filamenteuze schimmels. Gisten vormen op een vaste voedingsbodem een kolonie die uit miljoenen individuele cellen bestaat. Een gist kan zich onder ideale omstandigheden elke paar uur vermenigvuldigen. Bij een delingstijd van twee uur zijn er na twee dagen net zoveel nakomelingen voortgebracht als er inwoners zijn in Nederland. In het geval van de gist leven deze cellen op een oppervlakte van minder dan een vierkante centimeter.

Een filamenteuze schimmel groeit aan de hyfetop en zal meer naar achteren toe zijtakken vormen. Hij kan zich op deze wijze cirkelvormig uitbreiden. Soms gaat dit heel snel zoals bij de broodschimmel *Neurospora crassa* die negen cm per dag kan groeien, maar vaak gaat het langzamer. Echter, langzame groei of niet, door de jaren heen kunnen zich enorme netwerken vormen in de bodem. Zo kan een enkel theelepeltje aarde twee kilometer aan schimmeldraad bevatten. Sterker nog, schimmels blijken de grootste organismen op aarde te zijn. Het voedende netwerk aan schimmeldraden van een honingzwam in de Verenigde Staten had gedurende 3000 jaar 10 km² bos gekoloniseerd. Alle schimmeldraden bij elkaar leverde een gewicht op groter dan een reuzeboom van de soort *Sequoiadendron giganteum*.

Leven in Tsjernobyl

■ PROF. DR. HAN WÖSTEN

Op 26 april 1986 ontplofte kernreactor 4 van de Tsjernobylcentrale in de Oekraïne. Bij de explosie en daaropvolgende brand kwamen grote hoeveelheden radioactiviteit vrij. Gezien de grote schade die radioactiviteit aan DNA toebrengt, zou leven hier onmogelijk geworden zijn. Toch trof men elf jaar later schimmelgroei aan in en rond de beschadigde reactor. Het betrof 37 schimmelsoorten waaronder *Penicillium*- en *Aspergillus*soorten. In daarop volgende jaren werden nog eens 143 schimmelsoorten gevonden in zwak en sterk besmette zones van de kerncentrale. De soorten die veel melanine bevatten, het pigment dat ook in onze huid en haren voorkomt en beschermt tegen uv in zonlicht, zaten op de zwaarst verontreinigde locaties. Zo werd *Penicillium spinulosum* en *Aspergillus versicolor* aangetroffen op plekken waar een stralingsblootstelling heerste van 10 Gray. Ter

vergelijking: bij 2,5-3,5 Gray zal 50 procent van de bevolking overlijden, terwijl vanaf 10 Gray alle mensen hun leven verliezen.

Opmerkelijk genoeg bleken de sporen van negen van de veertien onderzochte Tsjernobylschimmels sneller te ontkiemen wanneer ze blootgesteld werden aan radioactieve straling. Daarnaast bleken *Penicillium*soorten en *Aspergillus versicolor* gericht naar een radioactieve bron toe te groeien. Ook de melanine bevattende ziekteverwekker *Cryptococcus neoformans* ging sneller groeien in een omgeving met een 500 keer hogere stralingsbelasting dan in een normale omgeving. Op de een of andere manier lijkt het melanine de radioactiviteit om te kunnen zetten in een vorm van energie die de schimmel kan gebruiken om te groeien. Hoe, is nog de vraag.

Uitzicht op spookstad Pripjat vlak bij de kerncentrale van Tsjernobyl.



Afbraak van organisch materiaal

■ PROF. DR. IR. RONALD DE VRIES

ORGANISCH MATERIAAL kent vele vormen en oorsprongen. Zo is er organisch materiaal van planten, van dieren en mensen, van micro-organismen en van algen.

Schimmels spelen een belangrijke rol bij de afbraak en circulatie van dit organisch materiaal in de koolstofcyclus. Dat is het meest zichtbaar en bestudeerd bij organisch materiaal van plantaardige oorsprong. De andere bronnen kunnen schimmels ook afbreken, maar dit is tot nu toe minder onderzocht.

Biopolymeren

Plantenbiomassa is één van de meest voorkomende organische stoffen op aarde en voor veel schimmels de voornaamste koolstofbron. Het bestaat voor een groot deel uit celwanden die zijn opgebouwd uit polymeren, zoals polysachariden (lange suikerketens), lignine (een polymeer van aromatische verbindingen) en eiwitten. Er zijn drie groepen polysachariden: cellulose, hemicellulose en pectine. Deze polysachariden bestaan uit verschillende suikers die met verschillende soorten bindingen aan elkaar zitten. De specifieke structuur van deze polysachariden en de verhouding waarin ze voorkomen verschilt sterk tussen planten en zelfs tussen verschillende onderdelen van de plant (bijvoorbeeld tussen het blad en de stengel). Ook voor lignine geldt dat de structuur en de relatieve hoeveelheid in de plant sterk kan verschillen.

De polymeren samen vormen een matrix die de plantencelwand structuur en stevigheid biedt waardoor de plant rechtop kan groeien. Daarnaast vormen zij een barrière tegen afbraak door bacteriën en schimmels, die echter niet tegen alle micro-organismen bestand is.

Schimmels breken plantenbiomassa af door de

lange polymeerketens in kleinere verbindingen te knippen met de enzymen die ze uitscheiden. Enzymen zijn in het algemeen zeer specifiek en kunnen meestal maar één type binding verbreken. Om de grote variatie aan moleculen en bindingen in plantenbiomassa af te kunnen breken en als voedsel te gebruiken, hebben schimmels een breed spectrum aan enzymen nodig.

Levensstijl

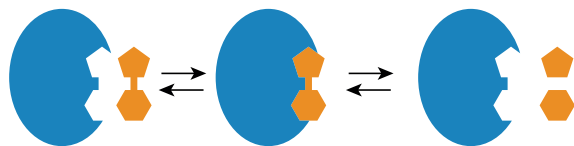
Schimmels gebruiken het plantenmateriaal op verschillende manieren, afhankelijk van hun levensstijl. Schimmels die van dood plantenmateriaal leven, zoals blad-afval en stro, worden saprobe schimmels genoemd. Zij hebben een efficiënt enzymstelsel om de suikers uit het al deels vergane plantenmateriaal te halen.

Niet alle saprobe schimmels gebruiken dezelfde enzymen. Er zijn grote verschillen afhankelijk van het plantenmateriaal waar ze op groeien en of ze cellulose, hemicellulose of lignine willen afbreken om als voedsel te gebruiken. Een voorbeeld hiervan zijn de wit-rot schimmels. Dit is een groep van basidiomycete schimmels die op (dood) hout voorkomen. Dat komt omdat zij de enige groep schimmels zijn die zowel polysachariden als lignine goed kunnen afbreken. Hout is heel rijk aan lignine en de meeste andere schimmels kunnen dit niet afbreken of worden er zelfs door geremd in hun groei.

De plantpathogene schimmels richten zich op levend plantenmateriaal. Evenals saprobe schimmels hebben zij een efficiënt enzymstelsel om het plantenmateriaal af te breken, maar daarnaast moeten zij ook in staat zijn om het afweersysteem van de levende plant te weerstaan. Symbionten, zoals *Mycorrhiza*'s, daarentegen zijn van de gezonde, levende plant afhankelijk voor hun voedsel en maken een fysieke verbinding met de wortels van de plant. Bij het maken van deze verbinding breken zij een deel van de plantencelwand af, maar dit wordt zeer beperkt gedaan om te zorgen dat er zo

Schimmels
produceren
precies de
juiste mix van
enzymen om
planten af te
breken

Algemeen werkingsprincipe van enzymen betrokken bij de afbraak van biomassa.



min mogelijk schade aan de plant wordt aangebracht.

De afbraak

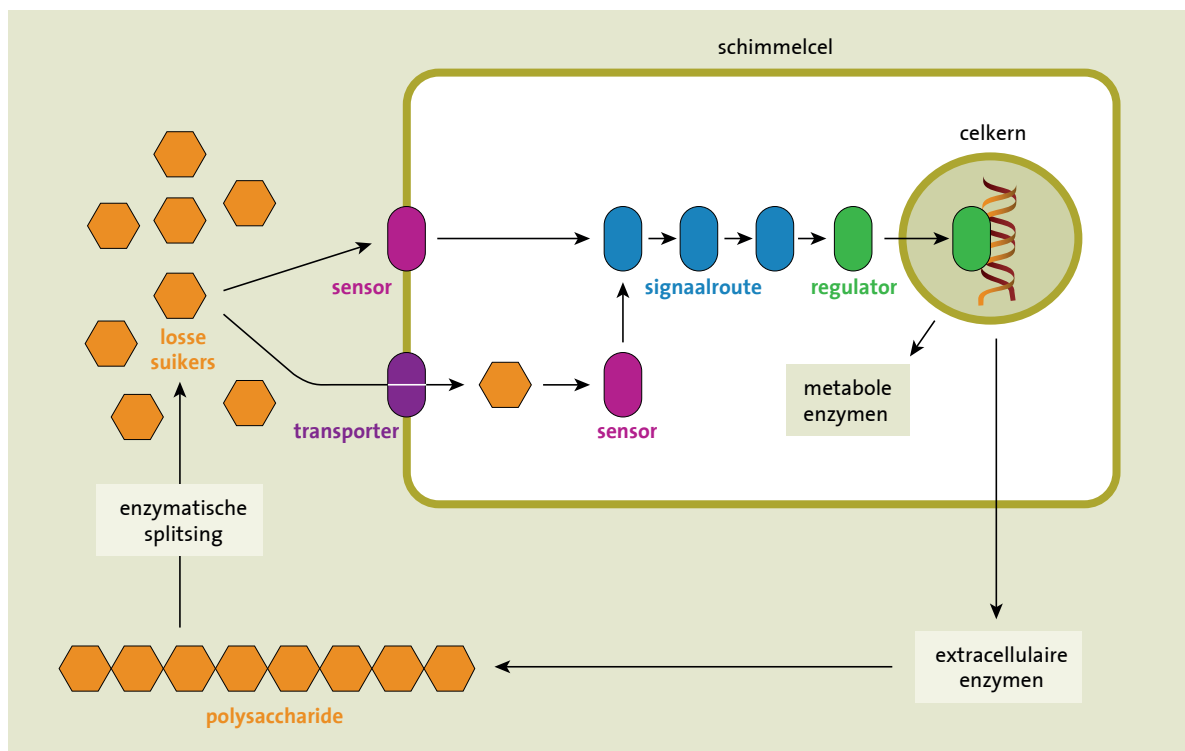
De meeste enzymen die bij de afbraak van organisch materiaal betrokken zijn, werken via een vergelijkbaar mechanisme: zij gaan een interactie aan met het biopolymeer zoals cellulose en splitsen de keten in twee delen.

In de natuur is de competitie voor voedsel zeer groot, ook onder schimmels. Het is dus belangrijk dat de schimmel geen energie verspilt door de verkeerde enzymen te produceren. De samenstelling

van het plantenmateriaal is niet alleen zeer variabel als gevolg van variatie in plantensoort, maar ook het seizoen heeft invloed op de samenstelling. Deze verschillen maken dat er verschillende mengsels van enzymen nodig zijn om plantenmateriaal af te breken.

Om te zorgen dat er daadwerkelijk de juiste enzymen geproduceerd worden, heeft de schimmel een systeem om te controleren welke genen (coderend voor enzymen) aan staan en welke niet. Dit systeem 'voelt' welke suikers aanwezig zijn en in reactie hierop activeert de schimmel de aanmaak van de benodigde enzymen. Hiertoe wordt het waarnemingssignaal door een sensoreiwit doorgegeven en zorgt het voor het aanzetten van een schakelaar (regulator) in de cel. Deze schakelaar kan genen aan- en uitzetten, vergelijkbaar met een lichtschakelaar in een huis.

Schema van de regulatie van enzymproductie door schimmels. Een suiker afkomstig van een polysaccharide wordt waargenomen door de schimmel en in de cel opgenomen. Daar produceert de schimmel enzymen om deze suiker om te zetten in energie en bouwstoffen terwijl tegelijkertijd enzymen uitgescheiden worden om het polysaccharide verder af te breken.



De schakelaar zet twee typen genen aan. Ten eerste, genen die ervoor zorgen dat er enzymen worden geproduceerd die polysachariden of andere biopolymeren omzetten in suikers die de schimmel kan opnemen als voedsel. Ten tweede, genen die ervoor zorgen dat er enzymen worden geproduceerd die de suikers kunnen omzetten in energie en bouwstoffen voor de groei van de schimmel. Het mooie van dit systeem is dat zodra een polysacharide op is, deze niet langer wordt waargenomen en de schakelaar wordt uitgezet, zodat de schimmel ophoudt met het maken van de afbraakenzymen voor dit bepaalde polysacharide.

Schimmelgenomen

Voordat de eerste genoomsequenties van schimmels bekend waren, was ons begrip van de schimmelenzymen die planten afbreken vooral gebaseerd op kennis van enzymen die gezuiverd waren uit schimmelkweken. De eerste genoomsequenties lieten vooral zien hoe weinig we eigenlijk wisten. De sets van enzymen voor biomassa-afbraak in de schimmelgenomen was veel groter dan we tot dan toe dachten. Ook bleken de enzym-sets van schimmels sterk te verschillen, waardoor het mogelijk werd om relaties te leggen tussen de afbraak van verschillende typen plantenbiomassa door schimmels en het potentieel in het genoom van die schimmels. Tevens zorgde dit voor de ontdekking van verschillende nieuwe typen enzymen, wat een enorme invloed heeft gehad op de toepassingen van schimmelenzymen in de productie van papier, voedsel, wijn, biobrandstoffen, biochemicalïen en biomaterialen.

Momenteel zijn de genomen van ongeveer 800 schimmels bekend, wat een rijkdom aan informatie en inzichten opgeleverd heeft, maar wat nog slechts een kleine subset is van alle schimmelsoorten die op aarde aanwezig zijn. Er is dus nog veel te ontdekken en te begrijpen over de afbraak van organisch materiaal door schimmels.

Het wereldwijde web voor plantenwortels

■ PROF. DR. THOMAS KUYPER

IN 2016 werd een reuzenexemplaar van de witte truffel geveild. Het hoogste bod kwam van een Chinese chef-kok, die iets meer dan € 100.000 neertelde voor 1170 gram van deze paddenstoel. Omgerekend naar de prijs per kilo was de truffel – het witte goud van Italië – bijna tweeëneenhalf keer zo duur als dit edelmetaal. Waardoor zijn truffels, ondergrondse paddenstoelen met een complex en verfijnd aroma, zo duur? Waarom kweken we ze niet gewoon in een kas?

Het onderzoek naar de teelt van truffels, en daar aan voorafgaand, naar de leefwijze van truffels, begon anderhalve eeuw geleden. Kort na het einde van de Frans-Duitse oorlog in 1871, gaf de Pruisische minister van Landbouw, Domeinen en Bossen opdracht aan een onderzoeker van de Koninklijke Landbouwhogeschool van Berlijn om te achterhalen hoe truffels gekweekt konden worden. De import van truffels uit Frankrijk lag toen politiek gezien zeer lastig.

Deze onderzoeker, Albert Bernhard Frank, meldde in 1885 niet alleen dat zijn onderzoek nog lang niet was afgerond (en dat extra onderzoeksgeld dus wenselijk was), maar ook dat hij ontdekt had dat het mycelium, het netwerk van ondergrondse schimmeldraden van truffels, verbonden was met de fijne worteltoppen van bepaalde boomsoorten en daar als een soort handschoen overheen lag. Frank kwam tot de, voor die tijd verrassende, hypothese dat die wortelschimmel zelfs noodzakelijk was voor de groei van de boom. Voedingsstoffen uit de bodem konden immers niet rechtstreeks door de boom opgenomen worden, ze moesten eerst die laag van schimmelweefsel passeren. Frank noemde dit verschijnsel *mycorrhiza*, letterlijk zwamwortel, om dit samengestelde orgaan van

Witte truffel
is meer dan
twee keer
zoveel waard
als goud

plantaardig en schimmelweefsel te beschrijven.

Andere onderzoekers deden rond die tijd vergelijkbare ontdekkingen. De Leidse bioloog Jacobus Janse, toen werkzaam in de plantentuin van Buitenzorg (nu Bogor in Indonesië) bestudeerde wortels van tropische bomen. Hij vond dat bij alle boomsoorten schimmelweefsel in de wortelcellen aanwezig was. Doordat het hier gezonde bomen betrof, trok ook Janse de conclusie dat de schimmel niet ten koste van die boom leefde, maar dat die van voordeel voor de boom was. Hij probeerde, overigens tevergeefs, aan te tonen dat die wortelschimmels cruciaal waren voor de stikstofvoorziening van koffiebomen. Inmiddels weten we dat vrijwel alle planten mycorrhiza, een vorm van wederzijds voordelig samenleven, aangaan. Noch de schimmel, noch de plant kan in de natuur zonder de andere partner overleven.

De Korrelige hertentruffel *Elaphomyces granulatus*, waaraan Albert Bernhard Frank onderzoek deed. De truffels worden meestal ongeveer één tot drie centimeter groot. Herten en reeën eten deze truffels graag.



Uit onderzoek aan fossiele planten weten we dat de eerste landplanten al mycorrhiza vormden; en dat de eerste mycorrhiza minstens 460 miljoen jaar geleden leefde. Het is nu algemeen geaccepteerd dat planten het land konden koloniseren doordat zij mycorrhiza vormden. Hierdoor konden ze sommige voedingsstoffen zoals het essentiële fosfaat vanuit een bodem die sterk gebufferd is, toch opnemen.

Ruilhandel

Het netwerk van schimmeldraden dat vanuit de wortel de bodem ingaat, zorgt voor een vergroting van het worteloppervlak. Die vergroting is zeer effectief. In één gram grond vinden we 1 tot hoogstens 10 cm wortel, terwijl we met gemak 100 meter tot wel 1 kilometer schimmeldraden van mycorrhizaschimmels vinden. Daarmee heeft de plant een oplossing van het probleem van schaarste aan opneembare voedingsstoffen in de bodem gevonden. De schimmel neemt die voedingsstoffen op en geeft ze deels aan de plant, terwijl de plant de schimmel voedt door suikers te geven. Mycorrhizaschimmels zijn namelijk niet in staat om deze zelf te maken uit dood plantaardig materiaal en zo in hun energiebehoefte te voorzien. Arbeidsdeling dus, waarbij elke partij zich beperkt tot hetgeen waar hij goed in is. Naast de opname van schaarse voedingsstoffen, biedt de mycorrhiza de plant ook een betere bescherming tegen droogte, zware metalen en ondergrondse (en ook bovengrondse) ziekteverwekkers en belagers, zoals bacteriën, schimmels, aaltjes en insecten.

Deze innige ruilhandel kent natuurlijk ook risico's. Om mycorrhiza te vormen moeten planten hun deuren openen om de schimmel entree te verschaffen; tegelijk moeten planten voorkomen dat ook belagers via die open deur binnen kunnen komen. Daarvoor is een complex communicatieproces vereist, waarbij plant en schimmel via het



Verskil in groei van uien-planten zonder (links) en met (rechts) mycorrhiza

uitscheiden van bepaalde stoffen de boodschap over brengen dat er aan beide kanten sprake is van eerlijk partnerschap.

Rode loper

Dat verfijnde communicatiemechanisme is inmiddels grotendeels ontrafeld, en we weten dat de plant als het ware de rode loper uitlegt voor de mycorrhizaschimmel. Dat communicatiesysteem voldeed zo goed, dat de later in de evolutie ontstane symbiose tussen vlinderbloemigen en stikstofbindende bacteriën grotendeels van dezelfde signaal-uitwisseling gebruik maakt. Die ontdekking heeft onderzoekers de hoop gegeven dat meer planten een symbiose met stikstofbinders aan zouden kunnen gaan, waardoor we aanmerkelijk zuiniger met stikstof kunnen omspringen en dus duurzame landbouw kunnen bedrijven.

Minstens 80% van alle plantensoorten en

vrijwel alle landbouwgewassen vormen mycorrhiza. Gezien de essentiële rol bij de opname van fosfaat, een meststof met eindige voorraden en waarvoor geen alternatief beschikbaar is, is kennis van mycorrhiza voor de duurzame landbouw belangrijk. Enerzijds betreft dat de vraag naar goed bodembeheer waardoor deze schimmels zich goed kunnen ontwikkelen. Daarvoor is het nodig dat de bodem niet te sterk verstoord wordt door ploegen, dat er niet overmatig wordt bemest en dat het gebruik van schimmeldodende middelen zoveel mogelijk achterwege blijft. Anderzijds betreft dat de vraag of het mogelijk is landbouwgewassen zo te veredelen dat zij in sterkere mate profijt hebben van mycorrhiza. Dat onderzoek staat nog in de kinderschoenen; maar een vergelijking van verschillende uienvarianten laat zien dat dit een veelbelovende weg is. Daarmee zijn mycorrhizaschimmels een niet te verwaarlozen component in onze zoektocht naar het behoud van bodemkwaliteit en het bevorderen van duurzame landbouw.

Wereldwijde web

Het mycorrhizanetwerk in de bodem kan verbindingen aangaan met verschillende plantensoorten. Daarmee hebben de schimmels hun eigen ondergrondse wereldwijde web. In dat netwerk kunnen voedingsstoffen tussen planten worden uitgewisseld en kunnen planten met elkaar ondergronds communiceren, waardoor zij zich beter kunnen verdedigen tegen belagers.

Men dacht aanvankelijk dat moederbomen via dat netwerk hun eigen kinderen (de zaailingen in de schaduw van de moederboom) van koolstof voorzien, maar die gedachte was gebaseerd op de aanname dat de plant controle had over die uitwisseling. Inmiddels weten we dat de schimmel de grote regelaar is van die verplaatsing van voedingsstoffen van de ene naar de andere plant; en dat het voordeel voor de schimmel en niet

Bedrog in de mycorrhizawereld

■ PROF. DR. THOMAS KUYPER

Het communicatiesysteem tussen arbusculaire-mycorrhizaschimmels en planten is grotendeels opgehelderd. De schimmel scheidt op chitine gebaseerde moleculen uit, terwijl de plant het hormoon strigolacton uitscheidt. Bij fosfaatgebrek scheiden planten meer strigolacton uit, ofwel schreeuwen om hulp van de mycorrhizaschimmel. Als door mycorrhiza de fosfaatopname toeneemt, wordt de strigolactonproductie weer verlaagd. Daardoor wordt de plant 'onhoorbaar' voor concurrerende schimmels die ook de plantenwortel kunnen koloniseren. De plant dwingt de schimmel zo om eerlijk spel te spelen. Als de mycorrhizaschimmel van de plant koolstof neemt, maar geen fosfaat afstaat, blijft de plant strigolacton uitscheiden waardoor andere, mogelijk eerlijkere schimmels worden aangetrokken. Een plant kan dus invloed

uitoefenen welke schimmels worden beloond en welke niet. De vraag is hoe goed die communicatie werkt. Groeit de plant altijd met de schimmel waarvan zij het grootste profijt heeft? Vrijwel zeker niet; het is namelijk voldoende om met de zich eerst aanbiedende schimmel mycorrhiza te vormen, mits die schimmel voldoende eerlijk is. Wachten op een betere schimmel is riskant aangezien de plant zonder mycorrhiza veel minder groeit.

Zelfmoord

Parasitaire planten uit de bremraapfamilie misbruiken dit communicatiesysteem. De meest beruchte parasiet, striga, veroorzaakt in Afrika meer schade aan graangewassen dan sprinkhanenplagen. Tot 90% van de oogst kan verloren gaan. Zaden van striga kiemen alleen in aanwezigheid van stoffen die door de wortels van die granen worden uitgescheiden. Zonder die stoffen



Parasitaire plant Striga (hier met paarse bloemen) veroorzaakt in Afrika meer schade aan graangewassen dan sprinkhanenplagen.

blijven hun zaden in kiemrust die vele jaren kan duren. Voor striga is dit een slimme strategie, maar voor het graangewas lijkt dit gedrag suïcidaal: aan je grootste vijand je aanwezigheid bekend maken. Dit gedrag is te begrijpen doordat striga kiemt in aanwezigheid van hetzelfde strigolacton waarmee de plant mycorrhizaschimmels aantrekt. Doordat planten met fosfaatgebrek meer strigolacton uitschei-

den, veroorzaakt striga de grootste schade op onvruchtbare bodems, waardoor boeren in een vicieuze cirkel van armoede en voedselonzekerheid blijven. En doordat strigolacton essentieel is voor het aangaan van de mycorrhizasymbiose, is veredeling van graangewassen, zodat deze stoffen niet meer uitgescheiden worden, geen begaanbare weg.

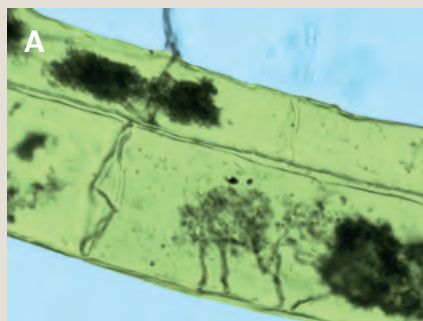
het voordeel voor de individuele plant doorslaggevend is bij deze ondergrondse uitwisseling. Daarmee is opnieuw aangetoond dat schimmels cruciaal zijn voor plantengroei. Zoals het leven op aarde spoedig tot stilstand zou komen als schimmels niet het dode plantenmateriaal zouden

afbreken, zo zou ook de groei van levende planten spoedig tot een einde komen omdat ze zo slecht in staat zijn geheel zelfstandig te leven. Zelfs na meer dan vierhonderdvijftig miljoen jaar evolutie kunnen planten nog steeds niet zonder mycorrhiza.

Diversiteit van mycorrhiza

■ PROF. DR. THOMAS KUYPER

In de loop van de evolutie is mycorrhiza meer dan eens geëvolueerd. Het oudste type is de arbusculaire mycorrhiza, waarbij de schimmel in de wortelcellen van de plant voorkomt. Er zijn wereldwijd waarschijnlijk ongeveer duizend soorten arbusculaire-mycorrhizaschimmels die met driehonderdduizend soorten planten dit mycorrhizatypen vormen. Vrijwel alle kruidachtigen en een groot aantal, vooral tropische, bomen vormen dit type. Ook vrijwel alle landbouwgewassen vormen arbusculaire mycorrhiza. De tien meest belangrijke voedselgewassen: mais, aardappel, zoete aardappel, yam, cassave, sojaboon, sorghum, banaan, tarwe en rijst vormen arbusculaire mycorrhiza. In de top 30 van landbouwgewassen staan maar drie gewassen die geen arbusculaire mycorrhiza vormen (kool, koolzaad en suikerbiet). Het tweede type is ectomycorrhiza dat veel later ontstaan is, vermoedelijk honderdvijftig miljoen jaar geleden. Dit type is meermalen onafhankelijk ontstaan: tenminste 24 maal bij planten en tenminste 66 maal bij schimmels. Er zijn wereldwijd vermoedelijk 25.000 ectomycorrhizaschimmels die met ongeveer 6000 plantensoorten dit type vormen. De belangrijkste bomen in het noordelijk halfrond vormen ectomycorrhiza. Bekende ectomycorrhizaschimmels



A. Geleerde lichtmicroscopie-opname van arbusculaire mycorrhiza. De donkere boomvormige fijnvertakte structuren in de wortelcellen van een maïsplant zijn van een schimmel (arbuscules).

B. Bij de ectomycorrhiza groeien de schimmeldraden om de plantenwortel heen.

zijn, naast de truffel, de vliegenzwam, het eekhoorntjesbrood en de cantharel. Terwijl bepaalde mycorrhizaschimmels een breed palet hebben aan gastheren, zijn andere beperkt tot specifieke plantenfamilies zoals bij de heidemycorrhiza en de orchideeënmycorrhiza.

Korstmossen: samenleving van schimmel en alg

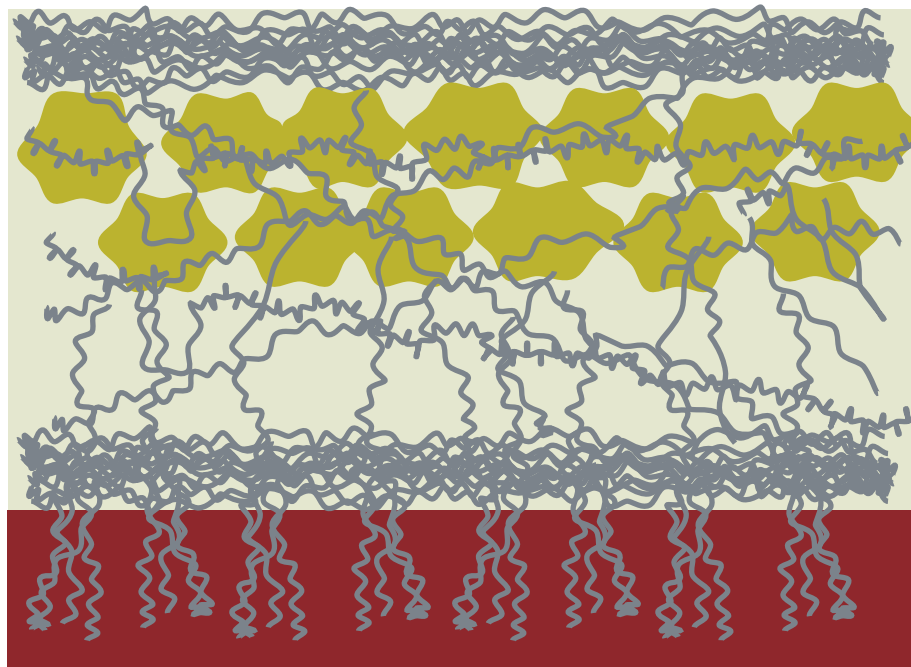
■ DR. LAURENS SPARRIUS

EEN SAMENLEVING ofwel symbiose tussen een schimmel en een alg, dat is de simpele definitie van een korstmos. In de praktijk gaat het om een grote groep, deels niet-verwante schimmels die samenleven met algen en cyanobacteriën. Het korstmos is dus het resultaat van de samenleving tussen een schimmel die zelf geen voedingsstoffen kan maken en een organisme dat via fotosynthese suikers maakt. Doordat de schimmel zorgt voor water en mineralen ontstaat een wederkerig voordelige samenleving.

De algen, meestal groenwieren, of cyanobacteriën liggen ingebed in een weefsel van schimmeldraden. Korstmossen zijn plat of hol van structuur, waarbij de algen aan de zonzijde van het plantenlichaam (thallus) liggen. Op die manier is de fotosynthesecapaciteit maximaal en liggen de schimmeldraden steeds dicht in de buurt van de plek waar voedingsstoffen geproduceerd worden. De suikers die de alg produceert, worden afgetapt door speciale schimmeldraden, haustoriën, die door de celwand prikken. Omdat de alg de opbrengst van de fotosynthese moet delen met de schimmel, groeit het korstmos erg langzaam, hooguit enkele millimeters per jaar.

Korstmossen groeien daarom vooral als pionier op plekken waar ze niet met grotere organismen hoeven te concurreren om ruimte en zonlicht. In Nederland is dat bijvoorbeeld op boomschors, op de grond in zandverstuivingen of op steen. We vinden korstmossen ook op extreme plekken waar grotere organismen nauwelijks overleven: rond de sneeuwgrens in de bergen, de toendra en op de zuidpool op plekken waar de temperatuur soms maar een paar maanden boven nul ligt, of in de woestijn bij hoge temperaturen en nauwelijks water.

Een dwarsdoorsnede door een korstmoss, een symbiotische relatie tussen groene algen en een schimmel. 1. De buitenlaag (cortex) bestaat uit strak verweven schimmeldraden die bescherming bieden. 2. Groene algen 3. Losjes gestapelde schimmeldraden. 4. Verankering (rhizines) van strak verweven schimmeldraden aan de ondergrond.



Korst: dicht weefsel van schimmeldraden (hyfen)

Fotobionte laag: fotosynthetiserende groene algen

Los hyfenweefsel in het zachte korstmoss weefsel (medulla)

Onderkorst: dicht hyfenweefsel met verankerende hyfen (rhizines)

Substraat

Samen één naam

Korstmossen krijgen maar één wetenschappelijke naam, namelijk die van de schimmel. Dat komt omdat de algen in een familie of geslacht van korstmossen vaak hetzelfde zijn. Wereldwijd zijn ongeveer 20.000 soorten korstmossen bekend (700 in Nederland), waarvan de meeste tot de ascomyceten behoren en daarbinnen te vinden zijn in de klassen *Lecanoromycetes* en *Arthoniomycetes*. Op andere plekken in het schimmelryk komen we kleinere groepen korstmossen tegen. Een verklaring daarvoor is dat de symbiose al vroeg in de evolutie is ontstaan, waarbij deze later soms verloren is gegaan. In andere gevallen heeft de symbiose met algen een andere vorm gekregen, zoals mycorrhiza met vaatplanten, of parasitisme, waarbij een plant of alg niet in leven wordt gehouden, maar het loodje legt.

Samen voortplanten

Maar hoe plant je je voort als je uit twee organismen bestaat? Samen of ieder apart? Korstmossen hebben hier twee strategieën voor ontwikkeld. De eerste is geslachtelijke voortplanting met schimmelsporen (de 'zaden' van de schimmel). De meeste korstmossen maken vruchtlichamen (apotheciën), van waaruit de sporen verspreid worden. Die sporen zijn gemiddeld zo'n 10 öm (één honderdste millimeter) groot en kunnen zich gemakkelijk met de wind verspreiden. Voorwaarde voor succesvolle voortplanting is dat de sporen kiemen in de buurt van de bijpassende algensoort. Wanneer zo'n algensoort ook veel vrijlevend voorkomt, zoals in de geslachten *Trebouxia* en *Trentepohlia*, en het korstmoss niet te kieskeurig is, dan is dat geen probleem. Wanneer de selectiedruk op de keuze van de alg sterker is, dan zullen de korstmossen zeldzamer zijn in hun voorkomen.

Indicator voor luchtkwaliteit

■ DR. LAURENS SPARRIUS

Sinds de industriële revolutie in de 19e eeuw is de lucht die wij inademen een stuk vervuilerd geraakt, vooral in de buurt van grote steden. De Nederlander Jan Barkman ontdekte rond 1950 een verband tussen luchtvervuiling en de aanwezigheid van op bomen levende (epifytische) korstmossen en bracht de aanwezigheid van deze soorten voor heel Nederland in kaart. Wat bleek? In een gebied van tientallen kilometers rondom Amsterdam, Rotterdam, Antwerpen en het Roergebied groeiden nog maar één soort korstmos, *Lecanora*

conizaeoides, of 'zwavelvreter', terwijl in Noord-Nederland en op de Veluwe de diversiteit aan soorten veel groter was. Het mechanisme hierachter is puur chemisch: fabrieken die op aardolie en steenkool werken, stootten in die tijd veel zwaveldioxidegas (SO_2) uit. Het gas lost op in regendruppels onder vorming van zwavelig zuur (H_2SO_3). Onder invloed van deze zure regen daalde de pH van de boomschors. Omdat elke korstmossoort gebonden is aan een nauw pH-traject, verdwenen steeds meer soorten totdat alleen de meest zuurtolerante soort overbleef.

Vanaf 1990 zorgde milieuwetgeving voor een drastische verbetering van de luchtkwaliteit en nam de diversiteit aan korstmossen langzaam weer toe. Korstmossen hebben nu vooral nog te lijden onder de uitstoot van ammoniak in de intensieve veehouderij. Het gasvormige ammoniak komt vrij uit dierlijke mest en lost goed op in water. Dat kennen we als huishoudammonia. In tegenstelling tot zure regen is ammoniak een base. Korstmossen vertonen in gebieden met veel intensieve landbouw dan ook het tegenovergestelde effect. Er blijven alleen baseminnende soorten

over. Vaak is dit *Xanthoria parietina* (groot dooiermos) die de stammen van laanbomen soms volledig geel kan kleuren. In schone gebieden groeien meer verschillende soorten, waaronder struikvormige korstmossen zoals *Evernia prunastri* (eikenmos). Nog steeds worden in veel landen, waaronder Nederland, epifytische korstmossen in kaart gebracht om de effecten van luchtvervuiling op de natuur te meten.

- A. Groot dooiermos ofwel *Xanthoria parietina* komt veel voor in gebieden met intensieve landbouw. De aanwezigheid van ammoniak bevordert de groei.
B. Doorsnede door bekertjesmos. De groene algen net onder het oppervlak van schimmeldraden zijn duidelijk zichtbaar.



Korstmos kunnen wel meer dan een eeuw oud worden

Hetzelfde geldt voor soorten met grote sporen (tot wel een halve millimeter!).

De andere manier van verspreiden is vegetatief. Dat is vergelijkbaar met het stekken van een plant. Een meerderheid van de korstmossen produceert korrels (sorediën) of gemakkelijk afbrekende staafjes (isidiën) waarin zowel de schimmel en de alg aanwezig zijn. Deze fragmenten verspreiden zich door de wind of dieren. Wanneer ze op een geschikte plek terechtkomen, groeien ze uit tot een nieuwe plant. Sommige sorediën bestaan maar uit een enkele schimmeldraad en algencel en zijn dan met 10 à 20 μm even groot als een schimmelspore. Sommige korstmossen, zoals *Lepraria* spp. (poederkorsten) bestaan uit een aaneengesloten mat van fijne sorediën. Ondanks dat dit geslacht zeer soortenrijk en wereldwijd verspreid is, is er bij deze soorten nog nooit een vruchtlichaam waargenomen. Het ontstaan van nieuwe soorten zonder geslachtelijke voortplanting is één van de mysteries in de korstmossenkunde, de lichenologie.

Kleurrijke stoffen

Omdat korstmossen lang leven, soms wel meer dan een eeuw, liggen er veel gevaren op de loer. Tot wel 30% van het drooggewicht van een korstmos kan bestaan uit kristallen van complexe organische verbindingen die het korstmos moet beschermen tegen ultraviolet licht en vraat door dieren. Vanwege de grote diversiteit aan stoffen – er zijn er zo'n 700 bekend – is er net als bij planten belangstelling vanuit de medische wereld omdat er potentiële nieuwe medicijnen bij kunnen zitten. Omdat veel van deze verbindingen ook kleurstoffen zijn, vormen korstmossen een kleurrijke groep organismen. Sommige verbindingen worden door de mens gebruikt, waaronder lakmoes, dat in de 18^e eeuw op grote schaal in West-Europa uit korstmossen werd gewonnen en als textielverf werd gebruikt.

Ecosysteem Korstmos

Wie wel eens naar korstmossen kijkt, zal maar zelden een dood exemplaar aantreffen. Dat is opmerkelijk, want waar bijvoorbeeld in een bos veel hout en strooisel ligt, lijken de afgestorven delen van korstmossen bijzonder snel opgeruimd te worden. Door nieuwe DNA-analysetechnieken kunnen tegenwoordig alle organismen die in en op een korstmos aanwezig zijn geïdentificeerd worden. Zoals verwacht, zijn er in de vele holle ruimten en aan de buitenzijde van het korstmos tientallen andere soorten bacteriën en schimmels aanwezig die afbraak van dood materiaal faciliteren. Hier zijn soorten bij die uitsluitend van korstmossen bekend zijn en vermoedelijk samen geëvolueerd zijn.

De schimmeltuinen van termieten

■ DR. DUUR AANEN

EEN PADDENSTOEL van de schimmel *Termitomyces titanicus* staat vermeld in het *Guinness book of records* als de grootste ter wereld, met een diameter van meer dan een meter en een gewicht van meer dan drie kilogram. Niet alleen is deze paddenstoel de grootste, tevens is hij een van de lekkerste en meest eiwitrijke. De paddenstoel is dan ook een zeer gewilde eiwitbron en wordt verzameld en verkocht op markten in veel Afrikaanse en Aziatische landen. Pogingen om de soort te kweken zijn tot nog toe echter mislukt. Waarom lukt het niet deze soort te kweken? En is er een goede verklaring voor de voedselrijkdom van deze paddenstoel?

Paddenstoelen van *Termitomyces*.

A. Moeder en zoon plukken paddenstoelen in Zambia. Deze paddenstoelen van de soort *Termitomyces titanicus* zijn in het *Guinness book of records* beschreven als de grootste eetbare paddenstoel. B. Paddenstoelen van *Termitomyces albuminosus*. De paddenstoelen zijn verbonden met het hart van een kolonie van schimmelkwekende termieten.



Om deze vragen te beantwoorden, moeten we ondergronds. Als we een paddenstoel van *Termitomyces titanicus* uitgraven, zien we dat deze afkomstig is uit het hart van een termietenkolonie waar *Termitomyces*-schimmels worden gekweekt door termieten in ondergrondse schimmeltuinen. Recent onderzoek laat zien dat deze symbiose tussen insecten en schimmels heel veel parallellen vertoont met menselijke landbouw.

Ondergrondse nesten

De schimmelkwekende termieten komen voor in Afrika en Azië. Evenals andere termietensoorten vormen ze kolonies die uit duizenden tot zelfs wel miljoenen steriele werkers en soldaten kunnen bestaan, alle zijn de nakomelingen van één 'koninklijk paar', de koning en koningin. De koningin is een ware 'broedmachine', zij kan naar schatting 25000 eieren per dag leggen. Sommige soorten



vormen weinig opvallende ondergrondse nesten, andere zeer opvallende bovengrondse ‘forten’ die tot wel vijf meter hoog kunnen worden. Vooral in de drogere savannegebieden spelen schimmeldwektermieten een belangrijke rol in de koolstofkringloop doordat zij met hun schimmels dood plantenmateriaal verteren. Alle nu levende afstammelingen van deze voorouder, ongeveer 350 verschillende soorten, zijn voor hun voedselvoorziening volledig afhankelijk van de kweek van schimmels van het geslacht *Termitomyces*.

Volledig afhankelijk

Uit recent onderzoek is gebleken dat de overgang naar landbouw bij termieten onomkeerbaar was: eenmaal overgestapt op landbouw, is er geen enkele van de nu levende 350 soorten weer afgestapt van deze leefwijze. Ook voor de gekweekte schimmel was de leefwijze onomkeerbaar, want er zijn geen vrij-levende schimmels bekend die afstammen van gekweekte voorouders. Dit is niet zo vreemd als we bedenken hoezeer termieten hun schimmels vertroetelen, in een beschermde omgeving en met een constante aanvoer van nieuw groeisubstraat. In de loop van de jaren heeft de schimmel competitieve eigenschappen verloren die nodig zijn voor een vrij-levende schimmel en is daardoor volledig afhankelijk geworden van zijn ‘gastheer’.

De schimmeltuin

Binnen een kolonie is er een duidelijke taakverdeling tussen soldaten, die belast zijn met verdedigende taken en werkers, die zorg dragen voor de voedselvoorziening van de kolonie. De werkers creëren in hun kolonies de optimale omstandigheden voor schimmeldwek, een constante hoge temperatuur en luchtvochtigheid. Bij sommige soorten zijn er zeer geavanceerde ventilatiesystemen door speciale schoorsteenachtige constructies, die verrassend snel kunnen worden aangepast



De schimmeldwektermieten. A. Nest van een *Macrotermes*-soort. Soorten van dit geslacht vormen indrukwekkende forten. De uitstulpingen dienen om het klimaat van de kolonie te beheersen. B. Werkers in actie bij de oogst van de minipaddenstoeltjes.

bij wisselende weersomstandigheden, zelfs in de loop van de dag.

In het centrum van de kolonie bevindt zich de schimmeltuin, die bij sommige soorten in meerdere losse compartimenten is verdeeld. De werkers leggen de schimmeltuin aan en houden deze ziekte- en onkruidvrij. Tussen de werkers is er ook een taakverdeling. Jonge werkers voegen nieuwe gedeelten aan de schimmeltuin toe, terwijl oude werkers nieuw groeisubstraat aanvoeren en oudere gedeelten van de schimmeltuin opeten. De jonge werkers eten het door oudere werkers verzamelde plantenmateriaal en gelijktijdig ook de mini-paddenstoeltjes die sporen bevatten, zodat het plantenmateriaal in hun darm vermengd

De mens kan deze paddenstoel niet kweken, maar de termiet wel

wordt met schimmelsporen. Het uitgepoepte mengsel bestaat dus uit vermalen plantenmateriaal beënt met schimmelsporen. Dit is het ideale groeimedium voor de schimmel en binnen een á twee weken verschijnen de kleine paddenstoeltjes die weer worden geoogst. Het dan verteerde plantenmateriaal, doorgroeid met schimmel, wordt gegeten door oudere werkers. De onverteerbare gedeelten, de zogenaamde finale feces, worden buiten het nest uitgepoept.

Schimmelerfenis

Net als mierenkolonies, produceren termietenkolonies een of enkele malen per jaar gevleugelde individuen (*alaten*) die uitvliegen om een nieuwe kolonie te stichten. De meeste soorten starten een nieuwe kolonie zonder schimmel. Aangezien de schimmel een absolute levensbehoefte is voor schimmelkwekende termieten, moet een nieuwe kolonie de schimmel dus na het stichten van een kolonie verkrijgen. Hoewel dit nooit direct is aangetoond, gaan de meeste onderzoekers er van uit dat de eerste werkers van een nieuw gestichte kolonie als zij plantenmateriaal verzamelen ook schimmelsporen het nest binnenbrengen, en zo de eerste schimmeltuinen kunnen vormen. De benodigde sporen zijn afkomstig van de paddenstoelen, die eenmaal per jaar uit een kolonie van schimmelkwekende termieten groeien, zoals die van *Termitomyces titanicus*.

Er zijn ook enkele soorten waar de schimmel wordt geërfd van de ouderlijke kolonie. Bij deze soorten hoeft de schimmel dus niet uit de omgeving te worden verkregen, maar neemt een alaat een stukje schimmel mee uit het ouderlijk nest, waarmee hij de schimmeltuinen van een nieuwe kolonie kan beënten.

Monocultuur

Recent onderzoek heeft aangetoond dat termieten hun schimmels kweken als monocultuur: per nest

is er altijd maar één schimmelstam aanwezig. Dit is een interessante parallel met moderne menselijke landbouw, waar gewassen meestal ook als monocultuur worden geteeld. Een kolonie kan wel enkele decennia oud worden en gedurende al die jaren moet de schimmelmonocultuur productief blijven. Een belangrijke vraag is hoe termieten de productiviteit van deze monocultuur zo lang kunnen handhaven en hoe zij deze ziektevrij kunnen houden.

Mogelijk is het antwoord op deze vraag ook interessant voor toepassingen, voor teelt van eetbare paddenstoelen als champignon en oesterzwam, maar ook schimmelteelt ten behoeve van enzymproductie. Steeds vaker worden schimmels ingezet voor de industriële productie van enzymen. Bij beide toepassingen zien we soms vrij plotseling een sterke daling van de productiviteit. Het is meestal onbekend wat de oorzaak is voor deze productiedaling. Mogelijk biedt het antwoord op de vraag hoe termieten hun productie op peil houden ook een sleutel tot het antwoord op deze vraag.

Daarnaast blijft het een interessante uitdaging paddenstoelen van *Termitomyces titanicus* te kweken. Het voorwerk is al gedaan: de termieten hebben de schimmel 30 miljoen jaar geleden gedomesticeerd en gedurende al die miljoenen jaren veredeld tot één van de meest eiwitrijke paddenstoelen. Maar het is nog onbekend hoe de schimmel eens per jaar kan 'ontsnappen' aan de kolonie door paddenstoelen te produceren. Waarom laten de termieten dit toe en welke factoren maken dit mogelijk? In Wageningen onderzoeken we deze vragen. Als we het antwoord weten kunnen we mogelijk paddestoelvorming van deze schimmel induceren, en hebben we niet alleen de grootste, maar ook een van de smakelijkste en meest voedselrijke paddenstoelen in handen.

Paddenstoelen in religie

■ PROF. DR. HAN WÖSTEN

PADDENSTOELEN ZIJN door de eeuwen heen geassocieerd met religie en vruchtbaarheidsrites. Dat zij in een enkele nacht tevoorschijn kunnen komen, sprak sterk tot de verbeelding, evenals hun vormen die grote overeenkomsten vertonen met mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen. Daarnaast, en niet onbelangrijk, produceren bepaalde paddenstoelen hallucinogene stoffen die religieuze ervaringen kunnen oproepen. Sinds de jaren 60 van de vorige eeuw is de relatie tussen godsdienst en paddenstoelen een populair onderwerp, waarbij het moeilijk is om feit en fictie te onderscheiden.

De vliegenzwam, of 'godenvoedsel', bevat de psychoactieve stof muscimol en werd gebruikt door priesters om in contact te komen met goden.



Vliegenzwam

In veel oude godsdiensten speelt de onsterfelijkheid van goden en mensen een belangrijke rol. Goddelijkheid en daarmee onsterfelijkheid werd verkregen door het eten van het godenvoedsel, soma genoemd. Het eten van soma wordt ook in verband gebracht met het in contact komen met goddelijkheid of met godheid op zich. De Amerikaans schrijver Wasson die de historische en sociologisch impact van schimmels bestudeerde, kwam in zijn boek *Soma, the divine mushroom of immortality* in 1968 tot de conclusie dat het godenvoedsel de vliegenzwam was. Vliegenzwammen werden en worden in Noord Europa en Azië gebruikt door priesters, zoals de sjamanen in Siberië, vanwege hun hallucinerende werking. De psychoactieve stof in de vliegenzwam is muscimol. Net als het slaapmiddel benzodiazepine bindt het aan de receptor GABA_A die overal in de hersenen voorkomt en betrokken is bij het natuurlijke ontspanningssysteem. Verder veroorzaakt muscimol euforie en visuele en auditieve vervormingen en daarmee nieuwe inzichten. Echter, in de vliegenzwam komen ook andere stoffen voor zoals iboteenzuur en muscarine die tal van onaangename effecten hebben zoals misselijkheid, overgeven, verwarring en vergeetachtigheid.

Kaalkopjes

Priesters van indianenvolken in Midden-Amerika gebruikten kaalkopjes zoals *Psilocybe mexicana* en *Psilocybe cubensis* om een bemiddelende rol tussen de mens en hogere machten te vervullen. Ook hier komt de wijsheid via een trance dat veroor-



A. Detail van de bronzen deur van de kerk in Hildesheim met Adam en Eva.

B. De bronzen Bernwardzuil met een spiraalvormig bandreliëf in de kathedraal met daarop Zacheus en de vijgenboom.

zaakt wordt door de werkzame stof psilocine die voorkomt in deze paddo's. Deze stof bindt aan de 5-HT_{2A}- en 5-HT_{1A}-serotoninereceptoren in de hersenen. Het beoogde effect is een eufoor gevoel gecombineerd met hallucinaties. Bij lagere dosering worden felle kleuren, bewegende meetkundige figuren en een aaneenschakeling van fantastische levendige beelden waargenomen. Bij hogere doseringen kunnen de hallucinaties een sterke religieuze ervaring oproepen, wat ook middels wetenschappelijk onderzoek is aangetoond.

Verborgene paddenstoelencultus

De Engelse wetenschapper John Allegro beschreef in zijn boek 'De Heilige Paddenstoel en het Kruis'



dat het christendom afkomstig zou zijn van een paddenstoelencultus. De vliegenschimmel zou de penis in de moederschoot representeren en daarmee de voortplanting. In het vroege christendom zou God synoniem zijn geweest aan vruchtbaarheid en het eten van de paddenstoel zou de mens tot God brengen. Nergens in de bijbel worden paddenstoelen direct benoemd maar volgens Allegro zouden er overal cryptische verwijzingen naar de heilige paddenstoel staan. De basis van zijn betoog is gebaseerd op het herleiden van de oorsprong van de Griekse en Hebreeuwse woorden van de Bijbel naar de Sumerische taal; de oudst bekende geschreven taal. Allegro komt in zijn boek tot de conclusie dat veel gebruikte woorden terugverwijzen naar

Sumerische woorden die paddenstoel of vliegenzwam betekenen.

Een paar van de vele voorbeelden. In Mattheüs 16 vers 18 wordt verwoord hoe Petrus de rots is waarop de kerk zal worden gebouwd. In de visie van Allegro zou Petrus niet rots betekenen, maar magische paddenstoel. De paddenstoel zou de basis zijn waarop de kerk gebouwd zou worden en zou de sleutel zijn tot het Rijk der Hemelen door het geven van magische religieuze belevingen. Een ander voorbeeld betreft Marcus 3 vers 17 waar Johannes en Jacobus zonen van de donder worden genoemd; een benaming die ook aan paddenstoelen wordt gegeven.

Boom van de Kennis van Goed en Kwaad

De relatie tussen de paddenstoel en het christendom wordt verder uitgebouwd door Allegro middels de bewering dat de heilige paddenstoel wordt weergegeven als representatie van de Boom van de Kennis van Goed en Kwaad. Een voorbeeld hiervan zou te vinden zijn in een twaalfde-eeuwse kerk in Plaincourault nabij Poitiers. In de kerk bevindt zich een muurschildering waarin Adam en Eva te zien zijn nabij een boom die zou bestaan uit een aantal paddenstoelen.

Andere voorbeelden zou men kunnen vinden in de crypte van de kathedraal van Sint Savin, behorend tot het Unesco wereldgoed, en op een oud schilderij in de Marienkirche in Lübeck. Volgens bepaalde bronnen zou een afbeelding van Adam en Eva nabij een paddenstoel ook te vinden zijn op een duizend jaar oude bronzen deur in de kathedraal van Hildesheim. Maar wie daadwerkelijk gaat



kijken raakt niet snel overtuigd. Zo vindt men in de kerk te Hildesheim een afbeelding van Zaccheus de tollenaar in de vijgenboom. Deze vijgenboom lijkt sprekend op de eerder genoemde boom van de Kennis van Goed en Kwaad op de bronzen deur, wat de bewering ontzenuwt.

Onomstreden is de beschrijving van schimmels in het Oude Testament in relatie tot onreine huizen. In Leviticus 14 vers 33-53 wordt geïnstrueerd hoe om te gaan met een beschimmelde woning met als ultieme maatregel de afbraak van het gehele huis.

Bomen met de vorm van een paddenstoel. Wellicht heb zij ook bijgedragen aan de paddenstoelencultus in het christelijk geloof.

A microscopic image of a mold spore. The central part of the image shows a dense cluster of small, round, clear spores. From this central cluster, several long, thin, branching hyphae extend outwards in various directions. The hyphae are composed of multiple cells, with visible cross-walls (septa). The entire structure is set against a dark blue background.

Schimmelsporen zijn overal. Zodra de omstandigheden gunstig zijn, ontkiemen ze en groeien ten koste van de gastheer of waardplant verder.

Ziekte bij mens, dier en plant

Schimmels hebben een significante invloed op ons leven. Of het nu een plant, dier of de mens zelf is, schimmels vinden een manier om hun gastheer te treffen. Ze doodden bijna alle iepen in Europa, decimeerden het aantal vuursalamanders in Nederland en troffen vele mensen door aardappeloogsten te verrotten tijdens de Grote Ierse hongersnood. Door bestrijding van schimmelinfecties in de landbouw met overmatig gebruik van antischimmelmiddelen worden schimmels inmiddels resistent. Omdat dit dezelfde soort antischimmelmiddelen zijn die wij gebruiken bij schimmelinfecties, worden die onbehandelbaar, met alle gevolgen van dien.

Bomen- en plantenverdelgers

■ PROF. DR. IR. FRANCINE GOVERS

OOK PLANTEN worden ziek. Net als mensen hebben planten last van vaatvernauwingen, gezwollen, verstoringen in de hormoonhuishouding en schurft. Vaak zijn het overdraagbare ziekten die veroorzaakt worden door microben zoals virussen, bacteriën en schimmels.

Er is een grote diversiteit aan plantpathogene schimmels en ook de ziekten die ze veroorzaken zijn zeer divers. Ze vormen niet alleen een bedreiging voor onze landbouw waar planten van dezelfde soort dicht bij elkaar staan en schimmelsporen zich gemakkelijk en snel kunnen verspreiden. Ook bomen en struiken die ons landschap

sieren en vegetaties in natuurgebieden kunnen slachtoffer zijn.

De iepenziekte

Een bekend voorbeeld is de iepenziekte die begin vorige eeuw opdook en zich verspreidde over West-Europa en Noord-Amerika. Alleen al in Nederland werden toen meer dan 700.000 iepen het slachtoffer en in de Verenigde Staten zijn bijna alle iepen geveld. De schimmel *Ophiostoma ulmi* groeit in de houtvaten (het xyleem) van de iep, deze raken daardoor verstopt, het watertransport blokkeert en de iep verwelkt en gaat dood.

De schimmel produceert kleverige sporen die blijven plakken aan de pootjes en beharing van de iepenspintkever. Jonge kevers vliegen uit en nemen de sporen mee. Zo gebruikt de schimmel

de kever voor verspreiding en om nieuwe infecties te veroorzaken. De kevers boren zich in de schors van een gezonde iep en brengen de sporen op een plek waar ze gaan kiemen. Zo kan de schimmel gemakkelijk de houtvaten bereiken. Iepenziekte staat ook bekend als *Dutch elm disease* vanwege de ontdekking in Nederland door vrouwelijke wetenschappers onder leiding van Johanna Westerdijk.

Essen in nood

Een ander voorbeeld is essentaksterkte, een ziekte die momenteel sterk in opmars is in Europa en waaraan vooral jonge essen bezwijken. De schimmel genaamd het vals essenvlieskelkje (*Hymenoscyphus fraxineus*), is een invasieve soort afkomstig uit Azië die voor het eerst in 1995 in Europa is aangetroffen. De meeste essen zijn gevoelig voor essentaksterfte en toen het vals essenvlieskelkje in Europa arriveerde, vond hij vele gewillige slachtoffers en verspreidde zich razendsnel. In de kelkvormige vruchtlichamen worden grote aantallen sporen gevormd die met de wind meewaaïen. De schimmel tast de bast aan en de cellaag daaronder (het cambium) met als gevolg verstoring van de sapstroom en verdorde takken. Hoe deze invasieve soort vanuit Azië Europa bereikt heeft is niet bekend maar waarschijnlijk is het een gevolg van menselijk handelen.

Aardappelziekte

Het wereldwijde transport van levend plantenmateriaal vormt een groot risico. De eerste zieke aardappelplanten die in 1845 de voorbode waren voor een epidemie die culmineerde in de Ierse hongersnood, werden aangetroffen in de omgeving van Oostende, een havenstad in België waar boten aanmeerden met vracht afkomstig uit de Nieuwe Wereld. *Phytophthora infestans*, de veroorzaker van de aardappelziekte, lifte mee met die vracht, ging aan land en bereikte binnen acht maanden Ierland. Evenals het vals essenvlieskelkje trof *Phytophthora*

vele gewillige slachtoffers aan, zeer gevoelige aardappelrassen die snel afstierven. Het weer in dat jaar was gunstig voor *Phytophthora* en de miljarden sporen zorgden voor een snelle verspreiding.

Kastanjekanker

Wanneer een ziekteverwekker ontsnapt uit zijn oorsprongsgebied en terechtkomt in een omgeving waar veel gevoelige gastheerplanten groeien, is er een grote kans op een epidemie. Bij de aardappelziekte verliep die epidemie heel snel. Binnen één jaar werden bijna alle aardappelvelden in West-Europa ziek en kon er niet geoogst worden. Bij boomziekten gaat dit vaak wat geleidelijker, niet zozeer omdat de sporen zich minder goed zouden verspreiden maar omdat het meerdere jaren kan duren voordat een aangetaste boom sterft.

Kastanjekanker: de gele vruchtlichamen van de schimmel *Cryphonectria parasitica* zijn zichtbaar op een Amerikaanse kastanjeboom.



In 1904 werden in New York voor het eerst zieke kastanjabomen aangetroffen. Ze waren geïnfecteerd met *Cryphonectria parasitica*, een schimmelsoort afkomstig uit Azië. In 1940 had kastanjekanker zich verspreid tot in de staat Alabama en geleidelijk zijn alle kastanjabomen in de Appalachen ten onder gegaan. De majestueuze boom die het landschap domineerde is helemaal verdwenen. Ook deze schimmel tast de bast en het cambium aan met alle gevolgen van dien. Rondom de aantasting zwelt het weefsel op en doet de boom een poging om de infectie te stoppen. Deze afweerreactie lijkt op een kankergezwell, vandaar de naam kastanjekanker.

Waterschimmels

Plantpathogenen komen wijdverspreid in het schimmelrijk voor en zelfs daarbuiten. De aardappelziekte wordt hierboven gemakshalve onder de noemer gevat van schimmelziekten. Dat is niet terecht. *Phytophthora* behoort tot de waterschimmels of oömyceten. Deze lijken sterk op schimmels; ze groeien als mycelium en vormen sporen voor hun voortplanting, maar ze hebben geen evolutionaire verwantschap met schimmels. Vroeger maakten de oömyceten onderdeel uit van het schimmelrijk maar in de huidige classificatiesystemen, gebaseerd op verschillen en overeenkomsten in DNA, zitten de oömyceten in een geheel andere tak van de *tree of life*.

De overeenkomst in vorm en ecologische niche van plantpathogene schimmels en oömyceten is een voorbeeld van convergente evolutie. Ook de verschillende mechanismen die beide groepen gebruiken om hun gastheer aan te vallen en te koloniseren zijn zeer vergelijkbaar en net als schimmels zijn oömyceten enorm divers en schadelijk. Zo lijken de eiken in het westen van de VS eenzelfde lot beschoren als de kastanjabomen in het oosten maar dan ten gevolge van een waterschimmelepidemie.

Eikensterfte

De ziekte *Sudden Oak Death* werd zo'n twintig geleden voor het eerst aangetroffen in Californië. De veroorzaker is *Phytophthora ramorum*, die nu verspreid over de gehele westkust voorkomt en die veel plantensoorten, met name bomen en struiken, als gastheer heeft. Op sommige plantensoorten is het pathogeen latent aanwezig en veroorzaakt slechts milde symptomen. Andere soorten gaan onherroepelijk dood. Op luchtfoto's is de massale sterfte zichtbaar als bruine plekken in de groen beboste gebieden. Zo ook in Engeland waar sinds 2009 *Ramorum disease* heerst waardoor lariksen, een naaldbomensoort, in het hele land ten dode opgeschreven zijn.

De pathogenen die iepenziekte, essentaksterkte, kastanjeziekte en aardappelziekte veroorzaken hebben een nauwe waardplantenreeks: ze gedijen op slechts één plantensoort of een paar verwante soorten. Dit in tegenstelling tot *Phytophthora ramorum* met zijn brede waardplantenreeks.

Preventie en burgerinitiatieven

Het bestrijden van plantenziekten in het landschap of in natuurgebieden vormt een grote uitdaging. Er zijn vaak geen effectieve bestrijdingsmiddelen en bovendien is grootschalige bespuiting in een natuurgebied of stadspark ongewenst. De enige manier is preventie, dat wil zeggen aangetaste bomen vernietigen en alles in het werk stellen om verspreiding tegen te gaan. Belangrijk daarbij is dat het publiek goed geïnformeerd wordt. Burgers kunnen de autoriteiten helpen met het opsporen van nieuwe brandhaarden en door bewust handelen, zorgen dat het pathogeen zich niet verder verspreidt.

Burgers kunnen echter ook tegendraads zijn en juist in opstand komen als bomen gekapt worden omdat ze ziek zijn. Dit is bijvoorbeeld het geval bij de rode beuk in het Wilhelminapark in Utrecht. Deze boom, bijna 170 jaar oud, is ziek en bloedt.

Schimmels
kunnen
massale
bomensterfte
veroorzaken



Hier is weer een andere *Phytophthora* soort in de weer, *Phytophthora plurivora* die pas sinds 2009 bekend is en het vooral op beuken gemunt heeft. Het boek *Beukenbloed*, tot stand gekomen met crowdfunding, beschrijft de historie van de beuk en zijn warme band met de burgers. Op zijn eigen Facebook pagina (Rode Beuk Utrecht-Oost) vertelt de beuk over zijn teloorgang door de ziekte en de behandelingen die hij krijgt.

Om onze essen te behouden is onlangs een oproep gedaan aan burgers om mee te helpen in de zoektocht naar essen die resistent zijn tegen essentaksterfte. Het Centrum voor Genetische Bronnen Nederland (CGN) wil zo resistent uitgangsmateriaal in handen krijgen dat na toetsing en vermeerdering gebruikt kan worden voor nieuwe aanplant.

Waarschuwbord van de Forest Service in Noord-lerland met informatie en instructies. Duizenden geïnfecteerde Japanese larksen, een bladverliezende coniferensoort, zijn gekapt na een uitbraak van *Phytophthora ramorum*.

Belagers van het dierenrijk

■ DR. HANS DE COCK

VAN DE meer dan een miljoen soorten schimmels die op aarde voorkomen is het merendeel ziekteverwekker van planten, maar liefst zo'n 200.000 soorten. Een kleiner maar nog steeds indrukwekkend aantal kan infecties veroorzaken in dieren, vooral insecten zijn de klos met naar schatting zo'n 70.000 belagers. Slechts 400 soorten kunnen infecties bij de mens veroorzaken. Deze verschillen in gevoeligheid komt deels door de eigenschappen van de schimmel, deels door het afweermechanisme van de gastheren en deels door hun lichaamstemperatuur.

De meeste schimmels zijn opportunisten. Dit betekent dat ze alleen infecties veroorzaken als de afweer verminderd is of als ze kunnen binnendringen in het lichaam, bijvoorbeeld na verwonding. Deze Infecties kunnen worden veroorzaakt door schimmels die al in symbiose leven met de gastheer maar ook door schimmels uit de omgeving.

Veel schimmels veranderen tijdens het infectieproces van vorm, de zogeheten *dimorfe switch*, en groeien in de gastheer verder als bolvormige gist of als draadvormige schimmel (hyfen). Hyfen zijn veel moeilijker door het afweersysteem op te ruimen omdat macrofagen grotere structuren niet kunnen omhullen en opruimen. Daarnaast bezitten hyfen de vervelende eigenschap dat zij in weefsels kunnen binnendringen waardoor verspreiding in het lichaam mogelijk is.

Mee op transport

Er zijn relatief meer infecties beschreven in insecten, vissen, amfibieën en reptielen dan in vogels en zoogdieren. De dramatische afname van amfibieën wereldwijd, die veroorzaakt wordt door een infectie met de schimmel *Batrachochytrium dendrobatidis*, is hier een voorbeeld van.

De schimmel die recent in West-Europa salamanders bedreigt is in 2013 beschreven als *Batrachochytrium salamandrivorans*. Deze schimmel komt normaal alleen in Azië voor, maar is nu in West-Europa terechtgekomen, wellicht door reizende mensen of meeliftend met transport van dieren of materialen uit die landen. Verschillende salamandersoorten blijken vatbaar voor deze schimmel waarbij de infectie voor vuursalamanders dodelijk is. Uit recent onderzoek blijkt dat geïnfecteerde vuursalamanders allemaal sterven, zelfs bij blootstelling aan een relatief lage dosis, omdat ze geen weerstand tegen de schimmel kunnen ontwikkelen. De combinatie van gevoeligheid van de salamanders, de ziekmakende eigenschappen van de schimmel en de mogelijkheden van de schimmel zich goed te kunnen handhaven en verspreiden, zorgen ervoor dat de vuursalamander in West-Europa nu met uitsterven wordt bedreigd.

Effect van temperatuur

Dat vogels en zoogdieren minder last hebben van schimmelinfecties heeft onder meer te maken met de optimale groeitemperatuur van schimmels. Een zeer groot deel van de schimmelsoorten groeit het best bij een temperatuur tussen de 25°C en 35°C. Bij hogere temperaturen groeien alleen thermotolerante schimmels. Dit is een relatief kleine groep. Vogels en zoogdieren zijn warmbloedig en handhaven een basistemperatuur van rond de 37°C. Konijnen hebben zelfs een basistemperatuur van 38°C tot

Door infectie met de schimmel *Batrachochytrium salamandrivorans* heeft de populatie vuursalamanders in Nederland tussen 1997 en 2014 een achteruitgang laten zien van 99.9%. Links, een gezonde vuursalamander; rechts, een ziek exemplaar.



40°C, een temperatuur die geïnfecteerde zoogdieren ook kunnen bereiken als ze koorts krijgen.

Een hogere lichaamstemperatuur in combinatie met een goed afweersysteem lijkt het verschil in vatbaarheid voor schimmelinfecties tussen warmbloedige en koudbloedige dieren te verklaren. Zo kan de schimmel *Cryptococcus neoformans* geen infecties veroorzaken in gezonde konijnen maar wel in konijnen die behandeld worden met ontstekingsremmers die de afweer verlagen. Ook kunnen sommige koudbloedige dieren genezen van schimmelinfecties door de lichaamstemperatuur tijdelijk te verhogen. Kikkers geïnfecteerd met *B. dendrobatidis* genezen van hun schimmelinfectie als ze bijvoorbeeld 16 uur bij 37°C verblijven. Sommige koudbloedige organismen hebben zelfs gedrag ontwikkeld om zich op te warmen en zo een koorts te ontwikkelen als verdediging tegen infecties.

De opkomst van warmbloedige dieren op aarde wordt ook in verband gebracht met de gevoeligheid voor schimmels van koudbloedige dieren. Na de inslag van een enorme meteoriet in Midden-Amerika tijdens het Krijt-Tertiair volgde een periode van catastrofale uitroeiing van onder andere planten en reptielen. De lange koele periode die volgde gaf massale schimmelgroei op dode planten. Men neemt aan dat dit weer leidde tot verhoogde (dodelijke) schimmelinfecties in koudbloedige dieren. De warmbloedige dieren hadden in deze periode een belangrijk voordeel vanwege hun hogere lichaamstemperatuur en daardoor hun betere afweer tegen schimmels.

Een analyse van de warmtebestendigheid (thermotolerantie) van 4802 schimmelstammen uit 144 geslachten, afkomstig uit de grote schimmelcollectie van het Westerdijk Instituut, gaf aan dat schimmels die insecten en dieren infecteren een grotere thermotolerantie bezitten dan schimmels die in de grond en op planten leven. Elke graad stijging van de kweektemperatuur tussen 30°C en 40°C gaf een afname van 6% van de soorten die bij die tempera-

tuur konden groeien. Hogere lichaamstemperatuur van warmbloedige dieren levert dus een belangrijk voordeel op tegen schimmelinfecties.

De toename van infecties van waaierkorallen door *Aspergillus sydowii* wordt waarschijnlijk mede veroorzaakt door opwarming van zeewater. Maar ook warmbloedige dieren worden bedreigd door de opwarming van de aarde. Aan de ene kant kan de verhoogde temperatuur leiden tot een verdere verspreiding van pathogene schimmels in nieuwe opgewarmde gebieden. Aan de andere kant vindt er selectie plaats op thermotolerante pathogene schimmels. Het zou goed zijn om meer onderzoek te verrichten aan schimmels die nauw verwant zijn aan huidige pathogenen maar die thermotolerantie nog missen omdat deze groep de potentiële pathogenen van de toekomst zijn.

Voorkeur voor warmte

Schimmelsoorten die warmbloedige dieren infecteren overlappen voor een belangrijk deel met de schimmelsoorten die mensen infecteren. Enkele bekende voorbeelden van deze schimmels zijn basidiomyceten zoals *Cryptococcus* (vooral katten, honden, paarden, geiten en vogels) en ascomyceten zoals *Aspergillus* (vooral vogels, honden, katten en paarden), *Candida* (vooral varkens en veulens), *Histoplasma*

(vogels en vleermuizen), *Blastomyces* (vooral katten en honden) en *Coccidioides* (vooral honden).

Mens en landbouwhuisdieren worden daarom met dezelfde type antischimmelmiddelen behandeld, vooral van het type azolen. De toename van schimmels die resistent zijn tegen azolen wordt mede hiermee in verband gebracht. Er zijn ook schimmels die vooral bij dieren infecties veroorzaken. Bekende voorbeelden zijn schimmels bij de chitridiomyceten (vooral vissen en amfibieën), zygomyceten (vooral amfibieën, reptielen en kangaroo-achtigen) en de schimmelachtige oömyceten (vooral vissen, paarden en honden).

Veel schimmelsoorten kunnen meerdere gastheren infecteren. Deze infecties variëren van oppervlakkige huidinfecties tot invasieve infecties die zich door het hele lichaam kunnen verspreiden, vooral als de afweer is verzwakt of als dieren stress ervaren. Zo kan *Aspergillus fumigatus* niet-invasieve infecties veroorzaken in de bijholte van honden met lange neuzen, maar ook invasieve longinfecties bij paarden. Deze schimmel is een goed voorbeeld van de ongelooflijke capaciteit die schimmels bezitten om in zeer diverse organismen verschillende soorten infecties te veroorzaken en in zeer diverse ecologische niches te leven.

Schimmels moeten zich binnen de gastheer aanpassen aan de temperatuur, de beschikbaarheid aan voedsel (denk aan koolstof- en stikstofbronnen en ijzer) en zuurstof en aan afweerreacties. Door interacties tussen schimmel en gastheer kan er selectie optreden van varianten die meer virulent of meer resistent zijn. Recent is bijvoorbeeld aangetoond dat relatief laagpathogene varianten van *Cryptococcus neoformans* na passage in een konijn hypervirulent waren geworden. Onderzoek naar het aanpassingsvermogen van schimmels en het ontrafelen van de onderliggende genetische mechanismen is niet alleen nodig om te begrijpen hoe ze infecties veroorzaken maar ook om methoden te ontwikkelen om ze te bestrijden.

Isolaten van *Aspergillus fumigatus* uit de bijholte (sinus) van honden met lange neuzen. Deze schimmel groeit gemakkelijk bij de lichaamstemperatuur van warmbloedigen.



Sommige schimmels kunnen zelfs het gedrag van hun 'prooi' bepalen

Manipulatieve schimmels

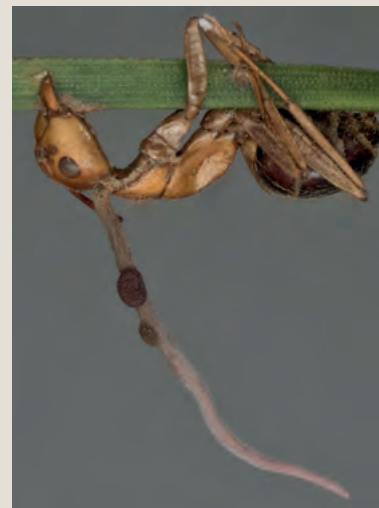
■ DR. CHARISSA DE BEKKER

Insecten zijn enorm succesvol en het aantal soorten wordt geschat op 900.000. Een reden voor dit succes is hun exoskelet dat bescherming biedt tegen uitdroging, predatoren en parasieten. Er zijn echter parasieten die zich gespecialiseerd hebben in het slechten van deze barrière. Dit zijn de insect-infecterende (entomopathogene) schimmels. Zij vormen gespecialiseerde structuren, appressoria, waarmee de schimmel zich een weg door het exoskelet baant. We vinden deze schimmels voornamelijk onder de ascomyceten. Ze zijn op diverse manieren geëvolueerd om insecten te infecteren en te gebruiken voor verspreiding van hun sporen.

Eén van de meest intrigerende strategieën die deze schimmels gebruiken om na infectie hun sporen te verspreiden, is gedragsmanipulatie. Een berucht voorbeeld hiervan vormen de zogeheten zombiemieren, houtmieren die zijn geïnfecteerd met *Ophiocordyceps unilateralis*. Deze schimmel beïnvloedt het gedrag van de werkmier dusdanig dat zij het nest verlaat en op zoek gaat naar een plant om zich aan vast te bijten. Als de mier op een plek is aangekomen die gunstig

is voor schimmelgroei wat betreft temperatuur, hoeveelheid licht en luchtvochtigheid, dan klimt ze omhoog en bijt ze zich vast. Dit is waar het eindigt voor de mier, maar niet voor de schimmel. Deze consumeert de miereningewanden en gebruikt de verkregen energie voor de groei van een vruchtlichaam met sporen om zo weer nieuwe mieren te infecteren.

De vraag hoe deze gedragsmanipulatie tot stand komt, houdt wetenschappers behoorlijk bezig. Momenteel weten we hier nog niet veel van maar onderzoek naar de genen, eiwitten en metabolieten die een belangrijke rol spelen, probeert hier verandering in brengen. Zo wordt gedacht dat *Ophiocordyceps* neuroactieve stoffen (alkaloïden) uitscheidt, die receptoren in mierenhersen activeren of deactiveren. Daarnaast denkt men dat de schimmel gifstoffen (enterotoxines) produceert die de communicatie van de mier belemmeren. Ook zijn er aanwijzingen dat de schimmel, de mier, de gedragsmanipulatie en de sporenverspreiding allemaal een dag-nacht ritme volgen en dat de biologische klok dus een belangrijke rol speelt. Stukje bij beetje leren we dus meer over deze schimmels, hoe zij gedrag manipuleren en daarbij hoe gedrag op



Een zombiemier. Een houtmier is door de *Ophiocordyceps*-schimmel geïnfecteerd en heeft zich vastgebeten aan een dennennaald. Het vruchtlichaam groeit vanachter uit haar kop.

het moleculaire niveau tot stand komt. Gedragsmanipulatie is echter een complex fenomeen en er zal nog veel onderzoek nodig zijn om de geheimen van deze intrigerende schimmels volledig te ontrafelen.

Ziekteverwekkers bij de mens

■ DR. SYBREN DE HOOG

HET IS een vreselijk idee dat je kunt worden opgegeten door een schimmel. Weliswaar zeer zelden, maar het gebeurt. Ook in Nederland komen zeer agressieve infecties voor waarbij binnen enkele weken oogkassen, gezicht en mondholte zwart worden van necrotiserend weefsel, en die als er niet snel wordt ingegrepen de patiënt doen overlijden.

De infectie wordt veroorzaakt door schimmels, zoals *Rhizopus* en andere mucoralen, die zich overal om ons heen bevinden: op rottend fruit, nat brood, vochtige houtsnippers en composterend afval. De gezonde buitenlucht bevat miljoenen sporen van deze schimmels. We ademen ze in, ze zitten in onze kleren. Dat we dit niettemin doorgaans probleemloos overleven, komt niet doordat deze schimmels niet gevaarlijk zouden zijn, maar doordat besmette patiënten een bijzondere, zeldzame conditie hebben met hoge gevoeligheid voor schimmelinfectie.

In het bovengenoemde geschetste dramatisch beeld gaat het om patiënten met ongecontroleerde, ketoacidotische diabetes. Bij deze personen is de zuurgraad van het bloed zo laag dat het eiwit transferrine onvoldoende in staat is om ijzer uit het bloed weg te nemen. Gebonden aan andere stoffen is dit ijzer een groeifactor voor de schimmel, die de bloedvaten binnendringt en deze verstopt zodat het weefsel afsterft.

Van nature zijn schimmels dus helemaal geen echte ziekteverwekkers. Ze groeien bij voorkeur op dood plantenmateriaal of voedselresten. Bij een infectie in de mens 'vergist' de schimmel zich. Hij heeft niet de bedoeling een levende persoon op te eten, maar is daar bij toeval terechtgekomen, en door de zeer speciale condities in de patiënt, zoals de afwezigheid van afweer, kan de schimmel zich ontwikkelen.

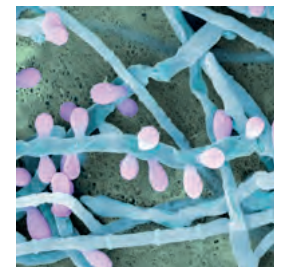
Leven van hoorn

Maar er bestaan wel degelijk schimmels die de mens op het oog hebben als hun favoriete groeiplaats. Bijna iedereen heeft weleens voetschimmel. Dat is een groep van schimmels die leeft van hoornhuid: de dermatofyten. De buitenste laag van de huid bestaat grotendeels uit keratine, een zeer moeilijk afbreekbaar eiwit.

In de natuur vinden we tientallen soorten dermatofyten die leven van haren, veren en huidschilfers, en daarin een bijzondere niche hebben gevonden waar ze niet worden belaagd door andere micro-organismen. Gezien hun natuurlijke habitat in hollen en nesten van zoogdieren noemen we ze geofiel, dat wil zeggen grond-minnend. Ze maken een gecompliceerde levenscyclus door, met ingewikkelde seksuele vruchtlichamen. Veel zoogdieren dragen zulke schimmels mee in hun vacht, zonder dat ze er last van hebben. Maar mensen hebben geen vacht. De schimmels die zich aan onze huid hebben aangepast worden van mens tot mens overgedragen. Op onze naakte huid betekent het opeten van keratine onmiddellijk infectie en een lichte ontsteking.

Op de huid is geen plek voor een ingewikkelde levenscyclus, en daardoor bestaan zulke antropofiele dermatofyten alleen nog maar uit draadjes die uit elkaar vallen en zich klonaal vermeerderen. Sommige van deze schimmels zijn uiterst succesvol. Sinds we gesloten schoenen zijn gaan dragen, hebben we een warm,

Voetschimmel kan veroorzaakt worden door een aantal schimmelsoorten uit de groep van de dermatofyten die zich graag vestigen op een vochtige huid. Hier een ingeleurde scanning elektronenmicroscopische foto van de voetschimmel *Trichophyton rubrum*, de draadvormige structuren zijn de hyfen en roze knopen daarop zijn sporen.



vochtig en benauwd milieu gecreëerd rond onze voeten – ideaal voor schimmels. De dermatofyt *Trichophyton rubrum* heeft zich sinds de 19^e eeuw over de hele wereld verspreid. Gelukkig bestaan

er effectieve antischimmelmiddelen. Je moet wel een beetje volhouden want zo'n schimmel is niet zomaar weg, maar met enige discipline is zo'n infectie wel te bestrijden.

Ötzi en de tonderzwammen

■ PROF. DR. HAN WÖSTEN

Toen twee bergbeklimmers in 1991 op een lichamelijk overschot stuitten, konden zij niet vermoeden hoe belangrijk die vondst was. Het bleek de oudste mummie te zijn die ooit in Europa is gevonden. Ötzi was op natuurlijke wijze gemummificeerd op 3200 meter hoogte in de Ötztal Alpen tussen Oostenrijk en Italië. Het lichaam lag beschermd in een kom waardoor gletsjers het niet konden meesleuren en breken.

De 5300 jaar oude mummie bleek ontzettend goed geconserveerd evenals de spullen die Ötzi ooit had meegenomen. Zo droeg Ötzi tonderzwammen en een berkenzwam met zich mee. De laatste paddenstoel werd lang gebruikt als vloeiblad en om scheermessen te slijpen. Ötzi gebruikte de paddenstoel waarschijnlijk vanwege zijn medicinale werking. Het wekt diarree op, is actief tegen wormen in het spijsverteringsstelsel, het werkt kalmerend en verlicht vermoeidheid. Het zachte weefsel in de tonderzwam werd traditioneel gebruikt



De tonderzwam is een harde, hoefvormige houtzwam en grijsachtig van kleur. Hij groeit op eiken, beuken en vooral berken en kan een doorsnede van 50 centimeter bereiken.

om vuur te maken en te vervoeren. Met vuurstenen ontvlamt het snel en het blijft lang smeulen waardoor het meegenomen kon worden op reis en gebruikt om aan het einde van de dag een vuur aan te leggen. Het zachte weefsel van tonderzwammen wordt traditioneel in Oost-Europa gebruikt om viltachtige hoeden van te maken. Ook worden er al duizenden jaren medicinale krachten aan toege-

kend. Zo stopt het bloedingen, verlicht menstruatiepijn, het bevordert het urineren en heeft een laxerende werking. In China wordt het gebruikt om verschillende vormen van kanker te behandelen. Al met al zou dit kunnen verklaren waarom in 2013 tonderzwammen uit de Veluwe bossen werden meegenomen nadat ze op brute wijze van de boomstammen geslagen waren.



De huidschimmel *Candida albicans* gedijt goed in een vochtige omgeving, en komt voor in darmen, vagina en mond. Bij jonge kinderen of pasgeboren baby's die borstvoeding krijgen, kan *Candida albicans* een infectie in de mondholtte veroorzaken, genaamd spruw.



Verborgene schimmels

Naast dermatofyten die specifiek op de huid van de mens groeien, zijn er ook schimmels die bij de mens diepe infecties veroorzaken. Anders dan veel virussen en bacteriën die zich van patiënt tot patiënt verspreiden, komen deze infecties uit de omgeving, en patiënten zijn niet besmettelijk. We noemen zulke schimmels 'omgevings-pathogenen'. Ze hebben een dubbele levenscyclus vergelijkbaar met de geofiele dermatofyten, met ingewikkelde seksuele vruchtlichamen. De natuurlijke habitat is heel specifiek. *Histoplasma* bijvoorbeeld groeit in grotten op guano van vleermuizen, en *Coccidioides* vinden we in de alkalische woestijngrond in Californië, en zo zijn er nog talloze andere soorten met heel specifieke niches.

Op enig moment produceren ze diepe infecties in de longen van lokale zoogdieren, of, als deze toevallig voorbij komt, in de mens. Waarom ze dat doen, is niet helemaal duidelijk, maar dat ze er belang bij hebben, blijkt wel uit de vorming van heel specifieke groeivormen in het levende weefsel van de gastheer. Gezonde patiënten hebben er meestal niet veel last van en ook de lokale zoogdieren lijken met zo'n longinfectie goed te kunnen leven. Maar helemaal kwijtraken lukt niet: er blijft altijd wel een pocket met slapende cellen achter. Pas als de specifieke afweer van de patiënt achteruit gaat, bijvoorbeeld als gevolg van aids,

worden deze cellen gereactiveerd en ontstaat een uitgebreide infectie verspreid door hele lichaam, die zonder therapie dodelijk kan aflopen.

Op huid en darm

Op de buitenkant van de huid vinden we ook schimmels die leven van de producten die door de gastheer worden gevormd, maar niet van de gastheer zelf. Zulke niet-infectieuze organismen noemen we commensalen. *Candida* is eigenlijk zo'n commensaal, levend in een gist-vorm in de darmen van alles wat voorbijkomt; weliswaar in het lichaam, maar niet in het weefsel. Maar wanneer de afweer van de gastheer het laat afweten, vormt *Candida* schimmeldraden die het weefsel van de patiënt binnendringen en een infectie veroorzaken. Zo'n verzwakking van de afweer kan gering zijn: ongesteldheid of zwangerschap is al voldoende om groei van *Candida* te bevorderen. Gevolg is een irritante maar lokale infectie. Alleen patiënten met zeer ernstige afweerstoornissen komen uiteindelijk te overlijden door *Candida* – de *Candida* die ze misschien al lange tijd met zich mee droegen zonder er last van te hebben. Zo zijn we weer aangeland bij het opportunistische begin: de schimmel doet normaliter niet veel, maar grijpt z'n kans bij problemen met de afweer.

Schimmelangst

Angst voor schimmelinfecties wordt vaak overdreven, misschien door hun plaats in de voedselketen: afbraak van organisch materiaal en dus hun associatie met verrotting. Maar ondanks de massale aanwezigheid van schimmelsporen in ons huis, het sportcentrum, en in bos en wei, is de kans om een ernstige infectie op te lopen vrijwel nihil.

Antischimmelmiddel- resistentie op komst

■ PROF. DR. PAUL VERWEIJ

RACHEL IS ziek. Bij het meisje van 8 jaar is leukemie vastgesteld. Leukemie is een kwaadaardige ziekte van het beenmerg, waardoor zij veel minder bloedcellen en afweercellen aanmaakt en uiteindelijk ernstige bloedingen of infecties krijgt. Tegenwoordig is leukemie gelukkig goed te behandelen en heeft Rachel een overlevingskans van meer dan 90%. Echter, tijdens deze behandeling is zij gevoelig voor infecties met bacteriën en schimmels omdat ze geneesmiddelen krijgt die de afweer nog verder onderdrukken. Met name de schimmel *Aspergillus fumigatus* is berucht voor het veroorzaken van longinfecties (aspergillose).

Deze schimmel groeit van nature graag in compost en is daardoor in tegenstelling tot de meeste

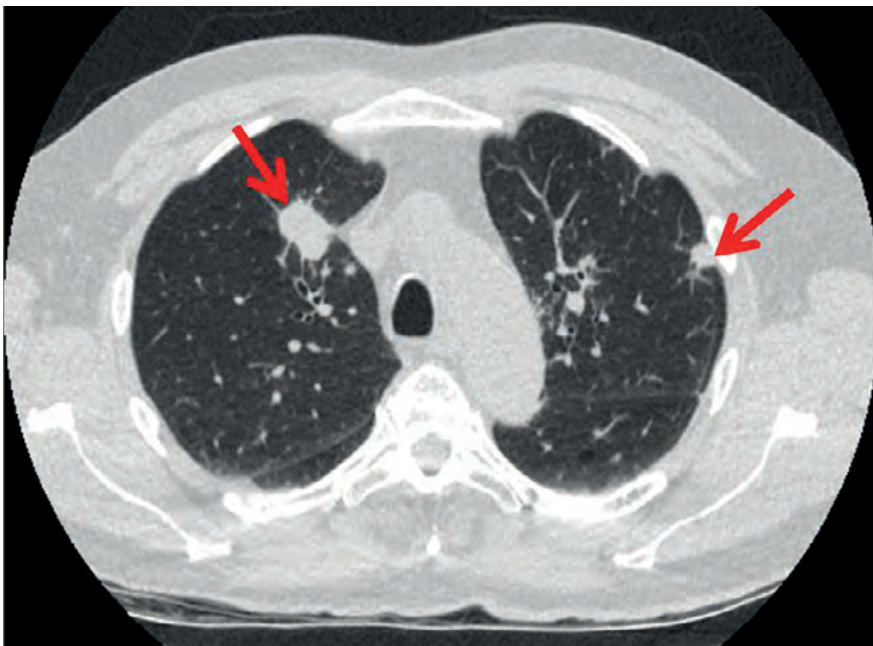
andere schimmels goed aangepast om te groeien bij hogere temperaturen zoals onze lichaamstemperatuur van 37°C. In de natuur geeft de schimmel sporen af die iedereen vervolgens met de lucht inademt. Normaal ruimen de afweercellen in de long de schimmelsporen op voordat ze ontkiemen en uitgroeien. Maar wanneer bij iemand de afweer sterk verminderd is, lukt dat niet goed en kan de schimmel uitgroeien en een infectie veroorzaken. Dat is een vervelende complicatie omdat bij één op de drie patiënten zo'n aspergillusinfectie niet goed onder controle te krijgen is en de patiënt dan overlijdt. Ook Rachel krijgt te maken met een aspergillusinfectie. De infectie ontstaat in de long waarbij de sporen uitgroeien en te zien zijn als witte 'bolletjes' op de longfoto.

Behandeling

Gelukkig zijn er antischimmelmiddelen waarmee we patiënten zoals Rachel kunnen behandelen. We hebben alleen niet zoveel soorten middelen tot onze beschikking. Dit komt omdat, anders dan bij bacteriën (prokaryoten), de schimmel qua celopbouw erg lijkt op de mens. Dit betekent dat bij het bestrijden van een schimmelcel met antischimmelmiddelen de kans groot is dat de menselijke cel daar ook last van heeft. En dat het gebruik gepaard gaat met vervelende bijwerkingen zoals nier- en leverfunctiestoornissen.

In de afgelopen 50 jaar zijn maar drie klassen van geneesmiddelen ontwikkeld die we kunnen gebruiken tegen schimmels, waarvan de azolen de belangrijkste middelen zijn. Omdat azolen de beste kans op genezing geven, wordt de behandeling bij Rachel gestart met voriconazol. Dit middel verhindert de vorming van ergosterol, een stof die schimmels nodig hebben voor hun celmembraan. Zonder deze stof kunnen ze niet meer groeien. De mens heeft een vergelijkbaar stofje in de celmembraan namelijk cholesterol.

Longfoto van een patiënt met een Aspergillusinfectie. De longen zijn zichtbaar als zwarte velden waarin op bepaalde plekken verschillende witte afwijkingen zijn te zien. Daar zit de schimmelinfectie (rode pijlen).



Resistentie

De afgelopen 10 jaar is duidelijk geworden dat de schimmel *A. fumigatus* resistent kan worden tegen de azolen, waardoor het middel niet meer werkt. Dat kan tijdens een behandeling gebeuren, maar ook in de natuur blijkt dat de schimmel resistent kan worden. Dezelfde azolen worden namelijk gebruikt voor de bestrijding van schimmelaantasting van planten en materialen.

Veel gewassen zoals tarwe en maïs, zijn gevoelig voor aantasting van schimmels en om dat te voorkomen bespuiten boeren hun gewassen met antischimmelmiddelen. Zonder het spuiten zou een deel van de oogst verloren gaan en komt de voedselproductie in gevaar. Ook worden antischimmelmiddelen gebruikt om schimmelgroei in materialen te voorkomen zoals matrassen, leer, hout en zelfs kleding. Ook worden zij toegevoegd aan verf of kit om schimmelgroei, bijvoorbeeld in de badkamer, tegen te gaan.

Een onbedoeld neveneffect

Wetenschappers hebben aangetoond dat de schimmel *A. fumigatus* resistent kan worden tegen antischimmelmiddelen die gebruikt worden om

schimmelbederf tegen te gaan. Dit is een vervelend en onbedoeld neveneffect. *A. fumigatus* zelf tast namelijk gewassen niet aan, de antischimmelmiddelen zijn gericht op andere schimmelsoorten die het gewas aantasten. Maar omdat *A. fumigatus* groeit in het afval dat overblijft na de oogst wordt het wel blootgesteld aan antischimmelmiddelen. Hierdoor wordt de schimmel waarschijnlijk resistent.

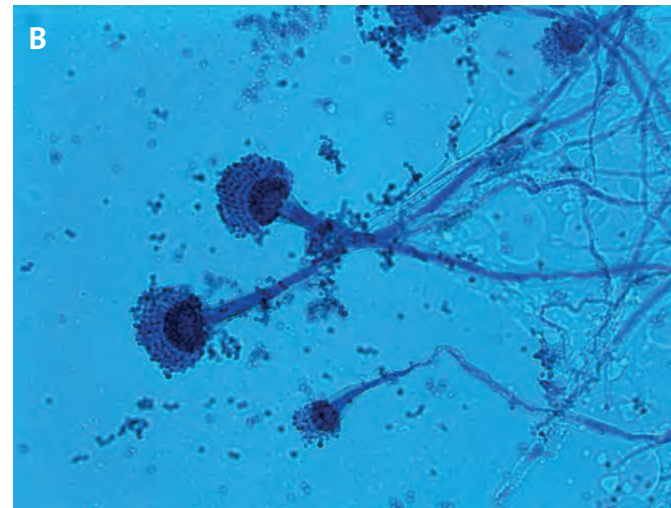
Omdat de molecuulstructuur van antischimmelmiddelen die we gebruiken om infecties bij de mens te bestrijden erg veel lijkt op deze antischimmelmiddelen, is een behandeling met azolen bij de mens steeds minder succesvol. De kans om te overlijden bij een infectie veroorzaakt door een resistente aspergillusschimmel is bijna 90% vergeleken met 35% bij een gevoelige variant. Rachel had een infectie door een gevoelige variant en ze is genezen. Zij heeft geluk gehad.

Voórkomen en voorkómen

Resistentie bij *A. fumigatus* blijkt in Nederland veel voor te komen. Bij patiënten bij wie het afweersysteem is verzwakt, zoals Rachel, en die dus gevoeliger zijn voor een aspergillusinfectie wordt resis-

A. Agarplaat met enkele kolonies van de schimmel *Aspergillus fumigatus* afkomstig van patiëntmateriaal na 2 dagen kweken.

B. Microscopische opname (400x vergroting) van *A. fumigatus* afkomstig van een kolonie op de agarplaat, met schimmeldraden, sporen en het orgaan dat sporen vormt.



tentie bij 25% tot 30% gevonden. Omdat bij het begin van de behandeling meestal niet bekend is of de schimmel resistent is, wordt vaak meteen met een antischimmelmiddel van een andere klasse begonnen of met twee middelen tegelijk. Dit om de kans te vergroten dat de patiënt de infectie met de resistente schimmel overleeft.

Beter nog is om de resistentievorming te voorkomen. Daarvoor is het belangrijk om te begrijpen hoe de resistentie in het milieu ontstaat zodat het probleem gericht kan worden aangepakt. Omdat resistentie wereldwijd wordt gevonden, is het belangrijk om dit probleem samen met andere landen aan te pakken. Want als we niets doen zullen er steeds nieuwe resistente varianten ontstaan en kunnen we straks azolen helemaal niet meer gebruiken bij de behandeling van aspergillusinfecties.

Hoewel er in Nederland veel onderzoek verricht wordt naar antimicrobiële resistentie ligt de nadruk van dit onderzoek vrijwel uitsluitend op resistentieproblemen bij bacteriën. Meer aandacht voor resistentie bij schimmels is gewenst, met name omdat er sowieso maar weinig antischimmelmiddelen zijn. Gelukkig zijn er wel enkele nieuwe middelen in ontwikkeling die een ander aangrijpingspunt hebben dan de azolen. Er is echter nog vele jaren onderzoek nodig voordat we deze middelen kunnen gebruiken om patiënten (met een resistente infectie) te behandelen.

Resistentie tegen geneesmiddelen is ook bij schimmelbehandeling een groot probleem

Waterschimmels treffen algen

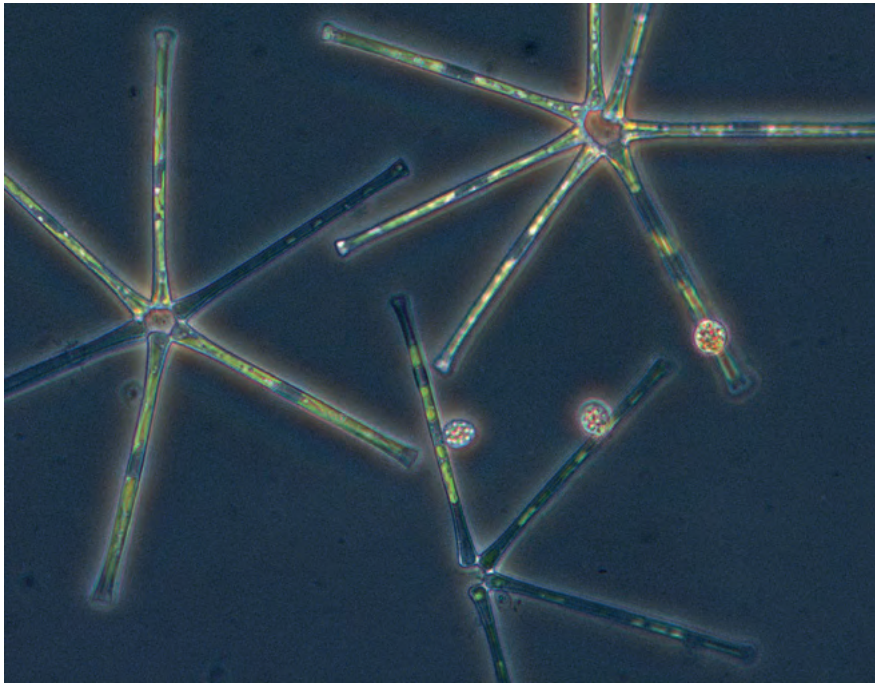
■ IR. THIJS FRENKEN EN DR. ALENA GSELL

Eczeem, een allergische ontstekingsreactie van de huid, kan een vervelende irriterende jeuk en een schilferige huid veroorzaken, zoals bijvoorbeeld bij zwemerseczeem het geval is. Vreemd genoeg is zwemerseczeem helemaal geen eczeem. Het is een schimmel die zich met dode huidcellen voedt. En het is in tegenstelling tot eczeem wel besmettelijk. Afvallende huidschilfers bevatten namelijk schimmeldeeltjes die op andere plekken op je lichaam, of bij een ander persoon, nieuwe infecties kunnen veroorzaken. Vaak vindt besmetting plaats in zwembaden of op andere plaatsen waar mensen op blote voeten lopen.

Er zijn ook veel schimmels die zich voeden met levend materiaal en als parasiet op dieren of planten leven. Een van de minder bekende, maar wel invloedrijke groep schimmels wordt gevormd door de parasitaire chytriden. Dit zijn de meest simpele en primitieve vormen van schimmels die aanwezig zijn op onze planeet. Ze zijn meer dan 500 miljoen jaar oud en houden van natte milieus. Meestal komen deze schimmels dan ook voor in zoet en zout water of in de bodem. Ze komen bijna overal voor en kunnen zich voortplanten op zowel planten als dieren. Er bestaan overigens wel chytriden die op dood materiaal leven, bijvoorbeeld in de maag van herkauwers zoals koeien en schapen.

Oneetbare algen ...

Een van de levende slachtoffers van chytriden zijn algen. Algen zijn microscopische plantjes die rondzweven in het water en verantwoordelijk zijn voor meer dan de helft van de wereldwijde zuurstofproductie. Ze komen bijna overal voor, van het aquarium thuis tot onder het poolijs van de Arctische oceaan. Algen zorgen, net als planten op het land, voor de basis van de voedselketen in



De stervormige kiezelalgen hebben last van infectie veroorzaakt door de bolvormige chytride schimmels.

het water. Doordat het tijdens het vroege voorjaar warmer wordt en er veel voedingsstoffen beschikbaar zijn kunnen algen hard groeien, met vaak hoge concentraties tot gevolg. Deze zogenaamde voorjaarsbloei vormt een belangrijk moment voor dierlijk plankton (zoöplankton), omdat tijdens deze periode opeens veel algen als voedsel beschikbaar zijn. Zoöplankton wordt op zijn beurt weer gegeten door vissen. Niet alle algen zijn even goed eetbaar voor zoöplankton. Sommigen zijn te groot of vormen kolonies, zoals bijvoorbeeld kiezelalgen. Anderen vormen een hard skelet of zijn zelfs giftig. Hierdoor zijn ze slecht te eten en te verteren door zoöplankton.

... worden eetbaar

Kiezelalgen mogen dan goed beschermd zijn tegen dierlijk plankton, zoals watervlooien, ze kunnen wel worden geïnfecteerd door de parasitaire chytriden. De schimmels hechten zich aan de alg, waarna

ze binnendringen met kleine wortelachtige draden. Deze schimmeldraden scheiden enzymen uit die de alg van binnenuit verteren. Daarna zuigt de schimmel de alg dus als het ware leeg. Nadat ze alle voedingsstoffen uit de alg hebben opgenomen, maakt de schimmel nieuwe sporen aan die op zoek gaan naar gezonde algen om te infecteren. Op deze manier kan een epidemie ontstaan die zelfs een algenbloei totaal kan wegvagen.

Appels of peren

Net als andere schimmels gebruiken de chytriden sporen voor hun voortplanting. Maar, in tegenstelling tot andere schimmels, produceren chytriden zoösporen met een zwemstaartje. Hiermee kunnen ze zich door het water verplaatsen. Zoösporen zijn te vergelijken met appels of peren. Bomen investeren veel energie in het maken van fruit. Hiermee geven ze hun zaden extra energie mee, maar maken het daarmee ook aantrekkelijk als voedsel voor dieren. Dit is bij zoösporen eveneens het geval. Deze sporen dienen als een hoge-kwaliteit voedselbron voor dierlijk plankton, bijvoorbeeld voor de watervlo *Daphnia* of het raderdiertje *Keratella*, die deze sporen kunnen verteren. Op die manier dragen deze parasieten positief bij aan de voedselketen door de voedingsstoffen uit de oneetbare algen via hun sporen toch nog aan het dierlijk plankton te voeren.

Eigen ondergang

Klimaatverandering heeft een sterke invloed op het aantal infecties door parasitaire schimmels. De schimmels houden erg van warm water en kunnen zich bij hogere temperaturen sneller voortplanten. Dit zou kunnen betekenen dat als het warmer wordt de algen zieker worden.

In de Maarsseveense plassen vormt de stervormige kiezelalg *Asterionella* vaak een voorjaarsbloei. Hier heeft lange-termijn onderzoek dat 30 jaar duurde, aangetoond dat klimaatverandering, in het

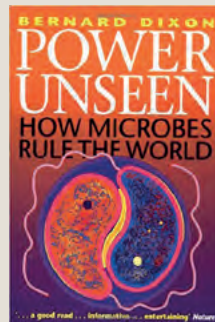
Wereldhervormers

■ PROF. DR. WIEL HOEKSTRA

De microbioloog Bernard Dixon schreef in 1994 het boek *Power Unseen* met als veelzeggende onder-titel *How microbes rule the World*. Hij beschrijft aan de hand van circa tachtig voorbeelden dat micro-organismen het reilen en zeilen van onze wereld in hoge mate hebben bepaald.

Een negental voorbeelden voor zijn stellige boodschap is ontleend aan vertegenwoordigers uit het schimmelrijk. Zo beschrijft hij uitgebreid hoe in Ierland rond 1845 infecties veroorzaakt door de schimmelachtige oömyceet *Phytophthora infestans*, aardappelen op het land deden wegrotten. Aardappelen waren de enige bron van inkomsten van de toch al arme en uitgebuite boeren. Om aan de hongerdood en de uitzichtloze toekomst te ontsnappen verlieten miljoenen Ieren hun land. Velen gingen naar Amerika om daar een nieuw leven te beginnen. Tot de Ierse emigranten, behoorden de families Fitzgerald en Kennedy. En zó, stelt Dixon, heeft *Phytophthora infestans* naast alle ellende er indirect voor gezorgd dat John Fitzgerald Kennedy in de jaren zestig van de vorige eeuw een politiek leider werd in onze wereld. *Microbes rule the World*, direct dan wel indirect.

Dixon beschrijft ook dat Italië tot het midden van de 20-ste eeuw met de productie van citroenzuur uit citrusvruchten een monopolie had. Gaandeweg de twintigste eeuw werd citroenzuur echter op commerciële basis geproduceerd door de schimmel *Aspergillus niger* en was de rol van de Italianen volledig uitgespeeld. We mogen verwachten dat de bio-industrie met micro-organismen, waaronder heel prominent schimmels, als werknemers steeds vaker de markt zal hervormen.



bijzonder het verdwijnen van winterijs, een sterke invloed heeft op infecties door parasitaire schimmels. Tijdens koude winters is de schimmel namelijk niet actief, hierdoor kan *Asterionella* ongeremd groeien en een voorjaarsbloei vormen.

Door klimaatverandering komen minder winterdagen met vorst voor. Tijdens zachte winters blijft de watertemperatuur de hele winter boven 3°C, waardoor de waterschimmel actief blijft. Hierdoor wordt de groei van de kiezelalg onderdrukt en kan deze niet tot bloei komen. Als er geen algen zijn, lopen de schimmels op hun beurt hun voedingsstoffen mis. Kortom, het warmere klimaat is geen goed nieuws voor zowel de parasitaire schimmel als de kiezelalg.

Golfbanen met dollarvlekken

■ PROF. DR. PIERRE DE WIT

OVER SCHIMMELS die onze land- en tuinbouwgewassen aantasten is veel bekend. Jaar in jaar uit gaat een deel van de oogst verloren, wanneer geen preventieve of curatieve maatregelen worden getroffen, zoals het gebruik van resistente rassen of, wanneer die niet beschikbaar zijn, het gebruik van antischimmelmiddelen. Door veredeling zijn in veel voedingsgewassen resistentiegenen uit wilde soortgenoten ingekruist zodat de belangrijkste ziekteverwekkers beteugeld kunnen worden zonder gebruik van bestrijdingsmiddelen. Veel minder is er echter bekend over schimmels die (wilde) grassen aantasten.

Grassen op golfbanen en sportvelden worden ook regelmatig aangetast door schimmels zoals roesten (gele roest, *Puccinia striiformis*; bruine roest, *Puccinia graminis*), branden (steenbrand, *Tilletia*soorten; stuifbrand, *Ustilago*soorten) en echte meeldauwen (*Erysiphe*soorten) die parasiteren op grassprietten. Ook schimmels in de bodem die wortels aantasten zoals *Gaeumannomyces*-, *Rhizoctonia*-,

Fusarium- en *Verticillium*soorten, en op schimmels lijkende oömyceten zoals *Pythium*-en *Phytophthora*-soorten, belagen de grassen.

Omgevingsfactoren

Verder bepalen naast hun vatbaarheid omgevingsfactoren, zoals bodemtype, bodemgesteldheid, temperatuur en neerslag, de mate van aantasting door schimmels. Zo hebben golfbanen in Nederland die op zandgrond zijn aangelegd andere problemen met schimmelziekten dan golfbanen op kleigrond. Zandgrond is meestal goed waterdoorlatend en heeft een lagere pH dan kleigrond. Ook is het voorkomen van bepaalde schimmelziekten sterk afhankelijk van het jaargetijde en of er sprake is van extreme temperaturen en neerslag. Een compendium over schimmelziekten die mondiaal op golfbanen voorkomen, beschrijft meer dan vijftig soorten. Toch hebben de meeste golfbanen in Nederland slechts last van een klein aantal schimmelsoorten. Het zijn wel vaak schimmels die niet gemakkelijk te voorkomen of te bestrijden zijn.

Ecologisch beheer

Het gebruik van antischimmelmiddelen op golfbanen en sportvelden is sterk aan banden gelegd en wordt binnen enkele jaren zelfs wettelijk verboden. Voor het beheer van deze velden moet daarom naar cultuurtechnische of biologische middelen gezocht worden. De meeste golfbanen in Nederland worden ecologisch beheerd om een zo groot mogelijke diversiteit aan flora en fauna te verkrijgen. Naast beschermde natuurgebieden bezitten golfbanen de grootste diversiteit aan planten en dieren.

Aantasting van greens door de sneeuwschimmel *Microdochium nivale*. De schimmel tast het gras bovengronds aan en vormt concentrische ringen die zich langzaam uitbreiden over het veld.



De meeste golfbanen zijn gecertificeerd door de Golf Environment Organisation (GEO), hetgeen inhoudt dat ze zuinig omspringen met het gebruik van water, kunstmest en geen of nauwelijks bestrijdingsmiddelen gebruiken. Ook wordt er zoveel mogelijk gebruik gemaakt van sterke grasvariëteiten. Grassoorten zoals rood zwenkgras (*Festuca rubra*) en gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*) worden veel toegepast omdat ze redelijk droogte- en ziekteresistent zijn. Straatgras (*Poa annua*) is ongewenst omdat het vatbaar is voor veel schimmelziekten en zich snel over de velden uitbreidt omdat het veel zaad produceert dat makkelijk ontkiemt op kort gemaaide, gezande en beregende golfvelden (met name op de greens).

Sneeuwschimmel

Een ander probleem is dat maatregelen die de uitbreiding van de ene schimmel onderdrukken een andere ongewenste schimmel in een bepaald jaargetijde juist kunnen stimuleren. De sneeuwschimmel *Microdochium nivale* en de schimmel *Sclerotinia homoeocarpa* zijn twee van dergelijke soorten die veel voorkomen op golfbanen in Nederland. *M. nivale* tast het gras bovengronds aan en vormt concentrische ringen met donkerbruine randen die zich langzaam uitbreiden over het veld. Vooral in het voor- en najaar kan deze schimmel schade aan fairways (speelveld van de golfbaan waar het gras minder kort wordt gemaaid dan op de greens), maar vooral aan greens veroorzaken.

De sneeuwschimmel dankt zijn naam aan het feit dat hij onder een sneeuwlaag bij temperaturen tussen 0 en 10°C nog kan groeien, en zo gras

kan aantasten dat beneden 10°C in rust is. Bij deze lage temperaturen is de sneeuwschimmel dus in het voordeel omdat het gras inactief is en geen weerstand biedt. De schimmel heeft minder kans indien het gras in het najaar de gelegenheid krijgt om winterhard te worden door een geleidelijke daling van de temperatuur en het nauwelijks tot geen kunstmest (stikstof) krijgt. Wanneer de temperatuur in het najaar echter hoog blijft en de winter plotseling invalt, kan de schimmel toeslaan.

Dollarplekken

S. homoeocarpa houdt van vocht en hoge temperaturen en produceert kleine bleekbruine licht ingezonken vlekken ter grootte van een dollar muntstuk, vandaar de naam *dollar spot*. Wanneer in de zomer en vroege najaar het vochtig is en de temperatuur 20-30°C dan slaat deze schimmel toe. Hij kan onderdrukt worden door de greens wat extra kunstmest (stikstof) te geven, waardoor het gras kan herstellen. In een warm najaar bevordert een extra stikstofgift echter de kans op sneeuwschimmel in de daaropvolgende winter en vroege voorjaar omdat het gras dan onvoldoende is afgehard. Het probleem van dollar spot wordt nog versterkt bij snelle temperatuurstijging en langdurige periodes van regen waardoor het gras te lang nat blijft.

Gelukkig doodt geen van beide schimmels de graszode, maar vermindert wel de speelbaarheid van de golfbaan voor golfers die snelle vlakke greens willen. De hoofdgreenkeepers moeten gezondheidstoestand van de golfbaan dus dagelijks controleren en met mate en zeer gericht met het gebruik van stikstof omspringen.

Aantasting van gras door de schimmel *Sclerotinia homoeocarpa* die 'dollar spot' veroorzaakt. De schimmel tast de randen van grassprietten aan. Wanneer deze met elkaar in contact komen kan de schimmel zich verder uitbreiden over een groter oppervlak waardoor veel ronde vlekken van 1-5 cm in diameter in de greens ontstaan.





Voedsel bewerkt door schimmels kan overheerlijk smaken, maar soms is de stap naar voedselbederf heel klein.

Voedsel: bederf en bereiding

*Schimmels maken voedsel beter verteerbaar, lekkerder en langer houdbaar. Voor de bereiding van wijn, bier en brood is de hulp van bakkersgist onmisbaar. Ook beleven de eetbare schimmels een opmars als vleesvervanger. Maar soms is de scheidslijn tussen gefermenteerd en bedorven voedsel lastig te trekken. De blauwschimmel *Penicillium roqueforti* is in kaas overheerlijk maar veroorzaakt op rogge ziekte en verderf door de productie van gifstoffen. Schimmels zijn dan ook een plaag voor de landbouw en voedselopslag.*

Fascinerend bederf

■ DR. JAN DIJKSTERHUIS

NAAR SCHATTING komt een derde van al het voedsel niet in onze magen terecht. Bij groenten en fruit kan dat oplopen tot de helft. Voedsel kan door allerlei oorzaken verloren gaan. In de geïndustrialiseerde wereld gaat bij de consument thuis veel voedsel verloren omdat het bijvoorbeeld tijdens lang verblijf in de koelkast wordt aangetast door schimmels. In ontwikkelingslanden eten mensen hun voedsel sneller op na aankoop maar gaat het voedsel juist verloren tijdens productie en opslag. Hoewel precieze schattingen moeilijk te geven zijn, spelen schimmels een grote rol bij bederf thuis of tijdens productie en opslag, misschien wel 20%.

Plantendoorboring

Sommige schimmels, zoals *Colletotrichum*, kunnen met een piepkleine pons dwars door de celwand van groenten en fruit heen prikken en zo de plant infecteren. Deze structuren heten appressoria en kunnen een druk opbouwen tot wel 60 Bar (atmosfeer). Ter vergelijking, de druk in fietsbanden is tussen de 5 en de 10 Bar. Appressoria zijn ronde cellen die tegen de vruchtschil of bladoppervlak aangeplakt zitten, druk opbouwen en vervolgens een piepklein schimmeldraadje door de wand heen ponsen. Mogelijk geholpen door nog wat verteringsenzymen die de celwand zwakker maken.

De schimmeldraden kunnen een tijdje in de plantencellen groeien zonder schade aan te richten en zelfs in een slaaptoestand raken. Echter, op enig moment, zoals bij de tomaat wanneer deze rijp

en rood is geworden, wordt de schimmel wakker, groeit hij uit en veroorzaakt het rot.

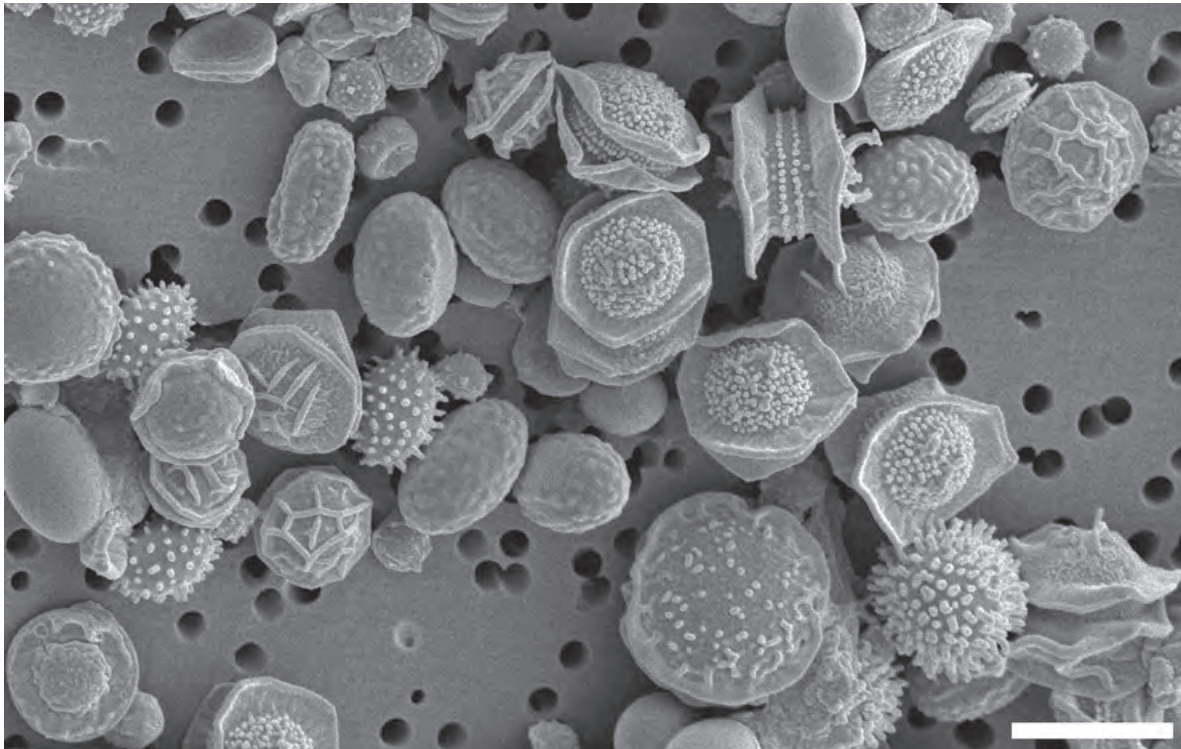
Er zijn veel schimmels die een beschadiging of opening nodig hebben om in groente of fruit te kunnen groeien. Op appel komt *Penicillium expansum* voor. De appel wordt halfzacht en een beetje groen. Een andere schimmel, *Penicillium digitatum*, is bekend van de groene sinaasappels die eindigen in de kliko. Bij het opruimen is enige voorzichtigheid geboden want het groene laagje bestaat uit miljarden schimmelsporen. Deze sporen, ook wel conidia genoemd, komen normaal in de lucht voor, maar kunnen in grote aantallen, zoals op een sinaasappel, overgevoeligheid veroorzaken. Overigens zal *P. expansum* nooit op sinaasappels groeien en andersom zal *P. digitatum* nooit op appels gedijen, ze zijn 'gastheer'-specifiek. Bederfsschimmels zijn dus niet zomaar schimmels die beginnen

te groeien op voedsel, maar hebben een hoge mate van aangepastheid.

De wedloop tussen bederfsschimmel en mens

Voedselproducten, gebaseerd op plantaardige grondstoffen, zijn dus zeer aantrekkelijk voor schimmels. Door de geschiedenis heen heeft de mensheid allerlei middelen en technieken uitgevonden om bederf van voedsel tegen te gaan, zoals drogen, behandeling met zout, fermentatie met schimmels of bacteriën, koelen, behandeling met hitte (pasteurisatie) of toevoeging van organische zuren. Er zijn ook modernere methoden zoals het bewaren van voedsel onder CO₂-atmosfeer of via een hogedrukbehandeling.

Schimmels zijn echter innovatief en hebben manieren gevonden om de conserveringsmethoden te omzeilen. Er zijn schimmels die goed tegen



Ascosporen van verschillende schimmelsoorten. Veel van deze sporen kunnen gemakkelijk een pasteurisatie overleven. Sterker nog, ze gaan door deze behandeling zelfs sneller ontkiemen! Het witte streepje is 1/200 millimeter.

Builenbrand als kaviaar

■ PROF. DR. HAN WÖSTEN

De brandschimmel *Ustilago maydis* is een ziekteverwekker van mais en teosinte, de wilde variant binnen het maisgeslacht. Met de introductie van mais vanuit Mexico is ook de schimmel naar Europa gebracht. Hier staat de schimmel bekend als builenbrand. De schimmel kan in principe alle delen van de maisplant aantasten maar vaak vindt infectie in de zich ontwikkelende kolf plaats. Dit verstoort de ontwikkeling van de maiskolf waarbij tumoren ontstaan. In het ergste geval bestaat de kolf uit slechts enkele zeer grote korrels. In die builen ontwikkelt de schimmel zich verder en vormt sporen die vrijkomen zodra de builen openknappen. De zwarte kleur van de sporen verklaart de naam 'brand'.

Oogstverliezen tot een paar procent per jaar worden gerapporteerd. Dit lijkt weinig maar met een jaarlijkse productie van een miljard ton mais is dat zeer aanzienlijk. Gelukkig is geïnfecteerde mais niet giftig. Sterker nog, het wordt als een delicatessen beschouwd en onder de naam huitlacoche verkocht, een samensmelting van de Azteekse woorden 'Huitlatl' en 'coche' die zich laten vertalen als uitwerpselen en raaf. Niet voor niets wordt het ook wel de maistruffel genoemd of Mexicaanse kaviaar. Het werd reeds door de Azteken gegeten, lang voordat Columbus voet aan wal zette in Amerika.



Een ware delicatessen, mais geïnfecteerd met de brandschimmel *Ustilago maydis*.

Huitlacoche heeft een geheel eigen smaak door een pallet aan smaakstoffen. Zo bevat het drie van de vier aminozuren die de umami-smaak veroorzaken, waaronder glutamaat dat ook wel bekend staat als vetsin. Verder bevat het vanillin en hexanal, de geur van vers gemaaid gras. De vraag naar huitlacoche neemt toe; niet verwonderlijk dat men niet meer afwacht totdat de schimmel de maisplant infecteert, maar dat boeren *Ustilago* een handje helpen door planten te beënten met de schimmelsporen. Claims dat huitlacoche een superfood zou zijn, moet de vraag verder omhoogstuwen.

zout kunnen (zoals bij de fermentatie van olijven), of tegen veel suiker (jam) of tegen droogte (banketstaven of diervoer). Sommige schimmels gaan pas groeien na pasteurisatie en andere groeien weer in een koelkast. Op een voorgebakken pistoletje of ander broodje is soms ineens de krijtschimmel te zien. Die kan goed tegen de hoge hoeveelheid koolzuurgas in de verpakking. Zo hoort bij elk voedselproduct een eigen groep bederfsschimmels. Zelfs het bederfwerend middel sorbinezuur of de zouten daarvan (E200 en E202), dat aan veel voedselproducten wordt toegevoegd om schimmelm groei te weren, wordt door een aantal schimmels afgebroken.

Bedorven voedsel

Schimmelenzymen maken het weefsel van voedsel zacht en bruin. De structuurverandering heeft invloed op het 'mondgevoel'; het voedsel wordt zompig terwijl de consument een fris krakend gevoel verwacht. Ook de afbraakproducten uit de schimmel kan de smaak negatief beïnvloeden. Verder kunnen bepaalde schimmels mycotoxines maken. In Nederland wordt voedsel op uitgebreide schaal getest op de aanwezigheid van deze giftige stoffen. Zo is de schimmel *Aspergillus flavus* bekend van bijvoorbeeld pinda's en pistachenoten. Deze schimmel produceert aflatoxine (afla = *A. flavus*), dit is een zeer giftige en ook kankerverwekkende stof. Ook *P. expansum* op appel maakt een giftige stof, patuline, dat merkwaardig genoeg ook een krachtig antibioticum is tegen verschillende soorten beruchte antibioticum-resistente bacteriën.

De scheidslijn tussen bedorven voedsel en 'gefermenteerd' voedsel is soms maar dun. Gefermenteerd voedsel is eigenlijk voedsel dat 'netjes' is bedorven en daardoor beter voor consumptie. Fermentatieschimmels maken enzymen die kaas en worst geschikter maken voor consumptie. Een ander voorbeeld is Tempeh, gekookte sojabonen, die aan elkaar gegroeid worden door de schimmel



Rhizopus oligosporus. Schimmel en sojabonen zijn samen beter verteerbaar en tempeh kan een goed alternatief zijn voor vlees. De schimmel *Penicillium roqueforti* is kenmerkend voor blauwschimmelkaas. Dezelfde schimmelsoort is echter een problematische bederfschimmel op roggebrood waar het mycotoxin roquefortin C kan produceren.

Herkennen

Aan het witte dons van de schimmel is niet te zien of het om een schimmel gaat die voedsel fermenteert of juist bederft. De schimmel *Aspergillus oryzae* lijkt als twee druppels water op *A. flavus*, maar maakt geen gif. Deze schimmel is belangrijk voor de bereiding van sojasaus dat vele miljoenen mensen dagelijks gebruiken. De impact van voedselbederf en het herkennen ervan is een maatschappelijk belangwekkend thema. Schimmelwetenschappers bestuderen dan ook bederfschimmels, zodat we bijvoorbeeld weten welke *Penicillium*soort op appels of sinaasappels groeit en of het gifstoffen maakt. Dit werk gebeurt in Nederland bij het Westerdijk Instituut in Utrecht.

De schimmelsoort *Ustilago esculenta*, verwant aan de builenbrandschimmel, wordt in China al eeuwenlang voor consumptie gecultiveerd op een wilde rijstsoort *Zizania latifolia*. De schimmels zorgt ervoor dat de plant geen rijstkorrels meer maakt maar een stengelgal, een malse kern die smaakt als verse bamboe.

Een plaag voor de landbouw

■ PROF. DR. IR. FRANCINE GOVERS

DE WERELDBEVOLKING groeit gestaag. De voorspelling is dat de teller stijgt van 7,5 miljard nu naar 9,7 miljard in 2050; miljarden monden extra die gevoed moeten worden. Met de overdaad aan producten in onze supermarkten is het moeilijk voor te stellen dat het tekort aan voedsel één van de grootste bedreigingen vormt voor het voortbestaan van de mensheid. Toch is dat de realiteit. Om massale uitsterfing te voorkomen moet de voedselproductie in de komende 30 jaar toenemen met maar liefst 70% en dat terwijl het beschikbare landbouwareaal nauwelijks toeneemt en de kwaliteit ervan verslechtert door erosie, droogte en uitputting van de bodem. Minder vlees en meer plantaardig voedsel is niet voldoende; de opbrengst per hectare moet drastisch omhoog. Plantenveredelaars moeten nieuwe rassen ontwikkelen die onder extreme omstandigheden kunnen overleven en floreren en die bestand zijn tegen ziekten en plagen. Immers, de verliezen door 'landbouwplagen' zijn enorm en in veel gevallen zijn schimmels de boosdoeners.

Mysterieuze schimmelziekten

In 1940 verscheen het boek 'The advance of the fungi' waarin Ernest C. Large op een levendige wijze verschillende schimmelziekten beschrijft die hun opmars hebben gemaakt in de landbouw. Het boek begint met de Ierse hongersnood, ook bekend uit de geschiedenisboeken vanwege de economische en sociale impact en de massale emigratie van Ieren naar de Verenigde Staten. De ontdekking in de 19^{de} eeuw dat de waterschimmel *Phytophthora infestans* de aardappelziekte veroorzaakt, wordt vaak genoemd als een mijlpaal die de geboorte van de discipline plantenziektenkunde markeert. Maar schimmelziekten zijn van alle tijden.

De Romeinen vereerden de god Robigus die tarwe zou beschermen tegen roest, een schimmelziekte die zich manifesteert als oranje-bruine vlekken op het blad. Ieder jaar op 25 april offerden zij een roestkleurige hond in de hoop dat dit voor Robigus een goed alternatief zou zijn voor roestige tarwebladeren. Desondanks werd de tarwe aange-tast met als gevolg hongersnood en sociale onrust. Een schimmel was daardoor medeverantwoordelijk voor de ondergang van het Romeinse rijk.

In de middeleeuwen stak verspreid over Europa ergotisme de kop op, een armeluisziekte, die gekenmerkt wordt door afvallende ledenmaten en hallucinaties. Lang is gedacht dat het een besmettelijke infectieziekte was die zich manifesteerde als een epidemie. Nu weten we dat de oorzaak een landbouwplaag was van de schimmel moederkoorn. Als geïnfekteerde rogge tot bloei komt en gaat rijpen neemt deze schimmel de regie over. In plaats van graankorrels zitten er zwarte harde schimmelmassa's in de aren die gifstoffen bevatten. Deze werden met het graan geoogst en het gif kwam zo in het roggebrood terecht, de dagelijkse kost voor arme boeren. Ook het vee werd slachtoffer. Door spontane abortus ging een groot deel van de veestapel verloren. Het gif bestaat uit alkaloiden, stoffen die de bloedvaten dichtknijpen of de geest verlichten. LSD is zo'n alkaloid waarvan een verwant molecuul door moederkoorn gemaakt wordt. Waarschijnlijk was het besmette roggebrood ook de dagelijkse kost voor de vermeende heksen die het slachtoffer waren van de grootschalige heksenjachten tussen 1450 en 1700.

Koffieroest

Ceylon, het huidige Sri Lanka, staat bekend om zijn thee, een belangrijk exportproduct. Dat Ceylon en het nabijgelegen India ooit belangrijke koffieproducenten waren, is minder bekend. Het was de Nederlandse Vereenigde Oostindische Compagnie die in 1658 de eerste koffieboomen aanplantten



op Ceylon. Tweehonderd jaar later was het eiland grotendeels ontgonnen en had het oerwoud plaatsgemaakt voor grote winstgevende koffieplantages. Maar dat veranderde in 1869 toen ook hier de bladeren oranje-bruine vlekken kregen waar de planten uiteindelijk aan ten gronde gingen. De koffieroestschimmel kwam uit het niets en kon zich ongehinderd over de eiland verspreiden en zelfs daarbuiten. In twaalf jaar tijd waren alle koffieplantages verdwenen en was de koffieproducerende industrie in het Indische Rijk geruïneerd.

De ziektedriehoek

Dit zijn slechts enkele voorbeelden van schimmelziekten die uit het niets leken op te komen. Of een ziekte zich ontwikkelt, hangt niet alleen af van de schimmel maar ook van de plant en de omgeving. Dit is zichtbaar in de ziektedriehoek,

De Kreupelen een olieverfschilderij van Pieter Breughel de Oude (1568). In de middeleeuwen stak verspreid over Europa ergotisme de kop op, een armeluisziekte, die gekenmerkt wordt door afvallende ledenmaten en hallucinaties.

een basisconcept in de plantenziektenkunde. De oppervlakte van de driehoek is een maat voor de intensiteit van de ziekte en deze wordt bepaald door de lengtes van de zijden van de driehoek. Één zijde is de schimmel. Als er weinig sporen zijn of de schimmel is te zwak om te infecteren, dan is de lengte kort. De tweede zijde is de plant. Bij een volledig gevoelige plant is die zijde lang, maar als de plant resistent is en de groei van de schimmel volledig blokkeert, is de lengte nul en is er geen ziekte. De derde zijde staat voor de omgeving. Als de luchtvochtigheid hoog is, voelt een waterschimmel zoals *Phytophthora* of valse meeldauw zich als een vis in het water en kan de ziekte gedijen. Sporen van een echte meeldauwschimmel kiemen juist alleen bij een lage luchtvochtigheid en zullen dus bij nat weer minder schade berokkenen.

Moederkoorn *Claviceps purpurea* zichtbaar als donkerbruine tot paarsachtige structuren (sclerotiën) op een aar. Dit zijn ruststructuren en bestaan uit ingedroogd mycelium of schimmelpluis.



Kas of buitenlucht

In een kas kan de paprika- of komkommerteler de omgevingsfactoren zodanig aanpassen dat het gewas goed groeit maar dat het voor de ziekteverwekkers minder aangenaam is. Dat is altijd zoeken naar de juiste balans zeker als er meerdere belagers zijn die verschillen in temperatuuroptimum en behoefte aan vocht en licht. In de buitenlucht is dat een stuk lastiger. Een fruitteler kan met moderne technieken het microklimaat in de boomgaarden nog enigszins beïnvloeden maar dat is ondoenlijk voor een akkerbouwer die vaak meer dan 100 hectaren beheert. Het weer is allesbepalend voor de opbrengst en om de ziektedriehoek zo klein mogelijk te houden moet óf de schimmel onderdrukt worden, wat vaak neerkomt op chemische bestrijding, óf de plant moet resistent zijn.

Er zijn aanwijzingen dat de klimaatverandering en de opwarming van de aarde invloed heeft op de verspreiding van sommige ziekteverwekkers. Ze bewegen richting de polen en met name op het noordelijk halfrond worden de uitdagingen om deze ziektes onder controle te houden steeds groter.

Resistente rassen

Veel wilde plantensoorten die verwant zijn aan onze cultuurgewassen zijn resistent tegen ziekteverwekkers. Door co-evolutie van plant en schimmel in hun natuurlijke habitat is een evenwicht ontstaan waarin ze beide kunnen overleven. Plantenveredelaars benutten resistentiegenen uit wilde soorten en combineren zo ziekteresistentie met ander gewenste eigenschappen, zoals hoge opbrengst of vruchtkleur en -smaak, in één ras.

Er zijn mooie voorbeelden van gewassen die niet meer afhankelijk zijn van chemische bestrijding. De natuurlijke weerstand via veredeling ingebracht, is afdoende om het gewas gezond te houden. Er zijn echter minstens zoveel voorbeelden te noemen waar resistentieveredeling niet of nauwe-

Grauwsluiers en vlekken

Veel plantensoorten hebben hun eigen roest- of meeldauwschimmel: tarweroest, koffieroest, eikenmeeldauw, druiven-meeldauw. Schimmels met een nauwe waardplantenreeks. De grauwe schimmel, *Botrytis cinerea*, is echter niet zo kieskeurig en heeft meer dan 200 waardplanten, voornamelijk groente- en fruitgewassen. Vaak betreft het ziekten die na de oogst of in gerijpte vruchten optreden. Mooie roodgekleurde aardbeien op de fruitschaal krijgen een grauwe sluier, gerbera's krijgen vlekken op de bloembladeren, uien in opslag rotten en druiven hangen beschimmeld aan de ranken.

Botrytis cinerea is een typisch voorbeeld van een necrotrofe schimmel die een voorkeur heeft voor dode plantencellen. Necrotrofen scheiden enzymen uit die de celwanden afbreken waardoor het plantenweefsel afsterft en creëren zo een voedingsbodem voor zichzelf. Biotrofe schimmels daarentegen, zoals meeldauw en roest hebben levende cellen nodig om te kunnen infecteren en zich te vermenvuldigen. Ze vormen vaak een speciale bolvormige of vingervormige structuur in de plantencel, een zogenaamd haustorium.



Edele rotting. Beschimmelde druiven hoeven niet altijd nadelig te zijn. De exclusieve *Botrytis* wijn die gemaakt wordt van aangetaste druiven heeft door deze edele rotting een poreuze schil waardoor het gehalte aan suikers toeneemt en de aroma verbetert.

Hierdoor wordt de oppervlakte waar schimmel en plant nauw met elkaar in contact staan sterk vergroot. De schimmel gebruikt het haustorium om stoffen uit te scheiden die in de levende plantencel terechtkomen.



Veelal zijn dit eiwitten die de natuurlijke afweer van de plant tegen de schimmelinvasie onderdrukt. Via het haustorium onttrekt de schimmel voedingsstoffen aan de plant.

lijks werkt. De schimmel past zich razendsnel aan en weet zo herkenning door het afweersysteem van de plant te omzeilen. Die herkenning werkt volgens het sleutel-en-slot principe. De schimmel scheidt eiwitten uit die nodig zijn voor infectie en kolonisatie van de gastheer. Deze eiwitten, effectoren genaamd, manipuleren de plant zo dat de plant de schimmel niet herkent en de natuurlijke afweer

wordt onderdrukt. De effectoren zijn 'sleutels' die passen op de 'sloten' in de plant en zo de toegang tot de plant ontsluiten.

Door een resistentiegen in te brengen en daarmee één 'slot' volledig te blokkeren kan de plant de schimmel al stoppen. De tegengzet van de schimmel is het aanpassen van de betreffende 'sleutel'. Door een mutatie in het DNA verandert of verdwijnt de

Schimmels kunnen ook dienen als vergif

Een factor in de geschiedenis

■ PROF. DR. HAN WÖSTEN

Schimmels hebben bedoeld of onbedoeld een rol gespeeld in de wereldgeschiedenis. In het jaar 54 werd de keizer van het Romeinse rijk Claudius vermoord door zijn vrouw Agrippina. Zij had hem haar zoon Nero laten adopteren en wilde dat hij en niet zijn eigen zoon Britannicus hem zou opvolgen. De overlevering leert ons dat Agrippina de zeer giftige kleverige knolamaniet mengde in een schotel van de zeer smakelijke keizersamaniet om de opvolging te bespoedigen. In het jaar 55 laat Nero Britannicus vergiftigen en later brengt hij ook zijn moeder om. Toen in 64 een groot deel van Rome vernietigd werd door een brand gaf Nero de christenen de schuld. Zij kregen volgens de geschiedschrijver Tacitus zeer wrede straffen: 'Gekleed in dierenvellen werden ze in stukken gescheurd door honden, gekruisigd of in brand gestoken, zodat ze 's nachts als verlichting dienden.'

Ook Karel de Zesde, keizer van het Heilige Romeinse Rijk, overleed na het eten van giftige paddenstoelen, dit keer de groene knolamaniet. De resulterende instabiliteit maakte dat zijn dochter Maria Theresa het rijk dat zij van hem erfde moest verdedigen tegen de legers van Pruisen, Beieren, Frankrijk, Spanje, Saksen en Polen. Ze wist de kroon te behouden maar verloor Silezië aan Pruisen en Parma aan Spanje.

Moederkoorn

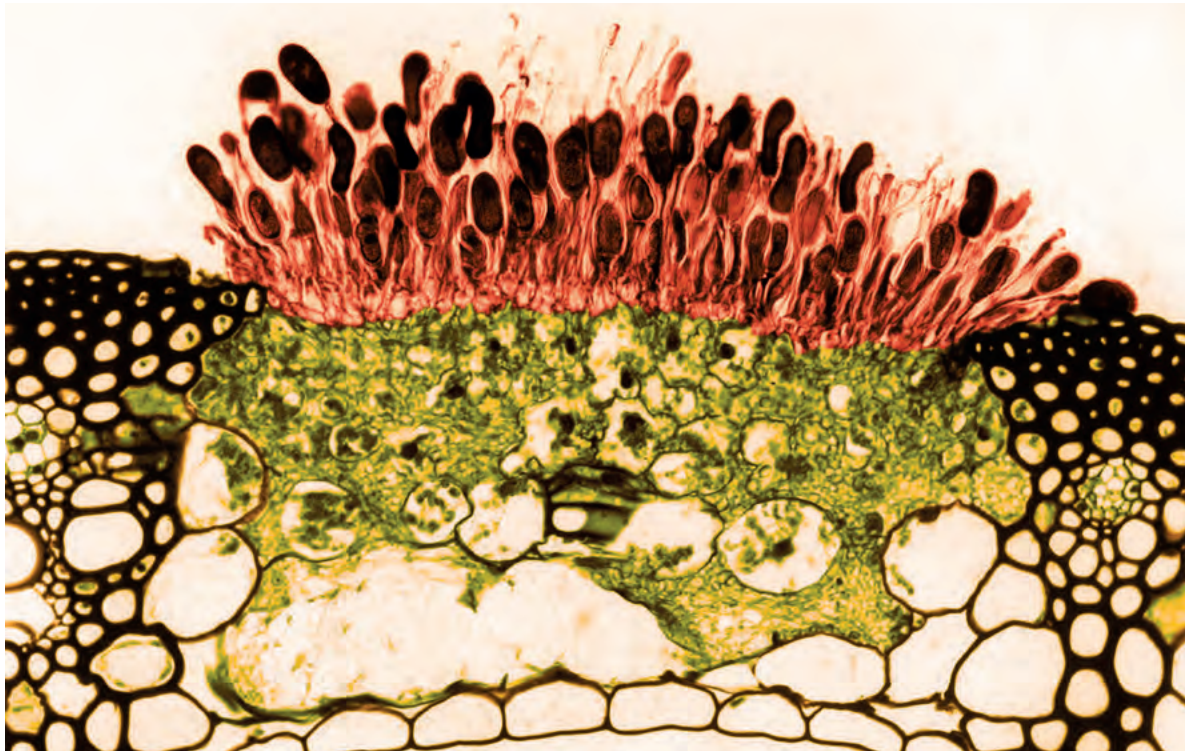
Een andere schimmel die zijn stempel op de geschiedenis heeft gedrukt is *Claviceps purpurea*, beter bekend als moederkoorn. Wanneer graan, met name rogge, dat geïnfecteerd is met deze schimmel wordt verwerkt in brood treedt de ziekte ergotisme op, ook wel kriebelziekte of Sint-Antoniusvuur genoemd. De schimmel produceert een aantal alkaloiden zoals



De keizersamaniet, *Amanita caesarea*, was de favoriete paddenstoel van Julius Caesar.

ergotamine. Deze verbindingen veroorzaken onder andere het samentrekken van spieren en bloedvaten, waardoor stuipen, vroeggeboorten en koudvuur kunnen ontstaan. In combinatie met een gebrek aan vitamine A kunnen hallucinaties optreden, de verbindingen zijn namelijk verwant aan de harddrug LSD. Er wordt beweerd dat de Noormannen succesvol waren in Frankrijk doordat de inheemse bevolking verzwakt was door het ergotisme. Ook zou een geplande inval van Tsaar Peter de Grote in 1722 in Turkije zijn afgeblazen omdat zijn leger door ergotisme was gevelde. Er zijn echter ook positieve kanten. De alkaloiden werden vroeger gebruikt door vroedvrouwen om geboorten op te wekken wanneer de geboorte te lang op zich liet wachten. Tegenwoordig worden ze gebruikt om bloedingen te stelpen.

Zwarte roest, een schimmelziekte van graangewassen, op een tarwestengel. Daarnaast een ingekleurde lichtmicroscopische foto van een geïnfecteerd tarweblad met zwarte roest (*Puccinia graminis*).



betreffende effector en wordt het geblokkeerde 'slot' omzeild. De schimmel heeft de resistentie doorbroken en kan weer z'n gang gaan. Deze cyclus herhaalt zich zodra de veredelaar weer een nieuw resistentiegen ingekruist heeft.

Blast en zwarte roest

Toen in 1999 in Oeganda een stam van zwarte roest werd aangetroffen die de ingebouwde resistentie in tarwe kon omzeilen brak grote paniek uit. Al meer dan dertig jaar hadden de resistente tarwecultivars wereldwijd standgehouden en waren er nauwelijks zwarte roest epidemieën geweest. De Ug99-schimmelstam kan 80-90% procent van alle tarwecultivars aantasten en heeft zich inmiddels verspreid over geheel Oost Afrika van noord naar zuid, met als gevolg grote oogstverliezen. Ug99 is ook al in Iran gesignaleerd en

de weg naar de uitgestrekte tarwevelden in Midden en Oost-Azië ligt open.

Een nieuwe dreiging voor tarwe is de tarweblast-schimmel die in 2016 circa 60% van de tarweoogst in Bangladesh heeft vernietigd. In 1985 dook deze ziekte op in Zuid-Amerika maar was tot 2016 nog nooit buiten Amerika waargenomen.

Tarwe behoort tot de top drie van de voedselgewassen in de wereld. Om te kunnen blijven oogsten en liefst nog meer te kunnen oogsten, moet de strijd aangeboden worden met roesten, blast's en andere schimmelziekten. Voor plantenziektkundigen is het fascinerend om te zien hoe deze schimmels te werk gaan. Als zij de onderliggende mechanismes kunnen doorgronden, moet het mogelijk zijn om strategieën te ontwikkelen om deze landbouwplagen effectief te ondermijnen.



De Antwerpse paddenstoelenmarkt eind 17^{de} eeuw met daarop afgebeeld twee beurshandelaren die paddenstoelen kopen (Gravure van Edouard van Ordonie, 1675, Antwerpen).

Eetbare paddenstoelen

■ DR. ANTON SONNENBERG EN PROF. DR. TEUN BOEKHOUT

IN DE klassieke oudheid werden paddenstoelen nog gezien als godenbrood. Na de kerstening van de Middeleeuwse Europeanen veranderde dat in duivelsbrood. Misschien wel vanwege het onregelmatige verschijnen van de snelgroeiende vruchtlichamen en het giftige en hallucinogene karakter van sommige paddenstoelen.

Pater en mycoloog Franciscus van Sterbeeck is in 1675 de eerste die in het Nederlandse taalgebied de culinaire aspecten van paddenstoelen belicht. In zijn opus magnum 'Theatrum fungorum oft tooneel der campernoelien' geeft hij verfijnde recepten met paddenstoelen, waaronder pasteien, taarten, pannenkoeken, frikandellen en stevige soepen. Er zijn zelfs aanwijzingen, afgeleid uit tandplak op het gebit van de 19.000 jaar oude 'Red Lady of El Mirón', dat paddenstoelen al vanaf het stenen tijdperk worden gegeten.

Tussen volken bestaan opvallende verschillen in hun waardering voor deze organismen. Nederland is lang gezien als een mycofoob land, waar nauwelijks paddenstoelen werden geplukt en gegeten. Dit is de laatste jaren veranderd en het zogenaamde wildplukken heeft een (te) grote vlucht genomen.

Prijzige paddenstoelen

Alleen van paddenstoelvormende schimmels die op dood organisch materiaal groeien, kunnen er een aantal geteeld worden. Dit geldt niet voor schimmels die in en om de worteltoppen van bomen groeien, de zogenaamde ectomycorrhizavormers. Dit betekent dat deze altijd in de natuur verzameld moeten worden.

In de handel van eetbare paddenstoelen die geplukt zijn in de natuur gaan grote bedragen om. Prijzen voor de zwarte truffel kunnen oplopen tot € 4000 per kilo. Ook de cantharel, hoorn van

overvloed, eekhoorntjesbrood, gele stekelzwam, matsutake, de oranjegroene melkzwam en morieljes zijn zeer geliefd en kunnen op de Amsterdamse boerenmarkt meer dan € 50 per kilo kosten.

De wereldwijde handel in geplukte paddenstoelen betreft vele miljoenen tonnen waarin in de jaren negentig van de vorige eeuw al meer dan 2 miljard dollar in omging. Meer recente gegevens laten zien dat alleen al van eekhoorntjesbrood er per jaar tenminste 100.000 ton per jaar wordt verhandeld.

Er zijn geen aanwijzingen dat het plukken van paddenstoelen schadelijk is voor de soorten. Gedurende een langlopend onderzoek in Zwitserland waarbij in een bepaald gebied alle paddenstoelen werden geplukt, geregistreerd en het aantal vruchtlichamen geteld, bleek er na meer dan 20 jaar geen achteruitgang waar te nemen. Of dit ook geldt voor de grootschalige commerciële pluk valt echter nog te bezien.

Indirecte effecten zoals verdichting van de bodem door betreding kunnen mogelijk wel nadelige gevolgen hebben op de groei van ondergrondse schimmeldraden (mycelia) en op andere organismen. Ook is het effect van de paddenstoelenpluk voor andere organismen die (deels) van paddenstoelen leven onduidelijk. Daarnaast kunnen er esthetische overwegingen zijn om paddenstoelen niet te plukken, bijvoorbeeld wanneer deze gezichtsbepalend zijn langs wandelpaden.

Champignonenteelt

Het telen van eetbare paddenstoelen wordt in delen van de wereld al heel lang gedaan. In China, het land met grootste variatie in geteelde soorten, wordt de shiitake (*Lentinula edodes*) al sinds 1100 geteeld. In Europa is de teelt van de champignon in de 17^{de} eeuw in Frankrijk begonnen. In 1707 werd beschreven dat paardenmest waarop champignons waren gegroeid weer gebruikt kon worden om versbereide mest te beënten. Aan het

Tabel. Productie van geteelde champignons in verschillende landen. Absolute koploper is China, gevolgd door de Verenigde Staten. Landen uit de Europese Unie produceren samen 976.400 ton. Wereldwijde productie in 2009: 3.923.000 ton.

Land	Jaarlijkse productie	Land	Jaarlijkse productie
Poland ¹	250000	Romania ²	17000
Netherlands ¹	230000	Serbia ²	10000
France ¹	102400	Slovakia ²	3000
Spain ¹	93500	Croatia ²	5000
Italy ¹	64500	Bosnia ²	3000
Germany ¹	58000	Macedonia ²	1500
Ireland ¹	55000	Bulgaria ²	3000
UK ¹	43000	Russia ²	9751
Bulgaria ¹	40000	Turkey ²	30000
Belgium/Luxemb.	34000	Ukraine ²	30000
Hungary ¹	20000	Australia ³	61000
Denmark ¹	2300	New Zealand ⁴	8500
Austria ¹	700	South Africa ²	20000
Others ¹	24000	USA ⁵	356936
		China ⁶	2181053

1) Europese vereniging van champignonproducenten. 2) Schattingen van experts.
3) Australische Vereniging van paddenstoelentelers. 4) Nieuw-Zeelands Exportbedrijf.
5) Amerikaanse handelsorganisatie voor paddenstoelentelers. 6) Chinese Kamer van Koophandel.

eind van de negentiende eeuw werden champignons op grotere schaal geteeld in kalkgroeven die een optimale temperatuur en luchtvochtigheid hadden voor de groei van champignons. Nu worden ongeveer 70 paddenstoelensorten geteeld waarvan ongeveer 18 soorten op grote (industriële) schaal.

Vanaf de zestiger jaren is de teelt van champignons in Europa snel gegroeid. Waren champignons in de jaren vijftig en zestig van de vorige eeuw nog een delicatessen, nu hebben champignons een vaste plek in de supermarkten veroverd. De consumptie van champignons en andere paddenstoelen is in

Schimmelige vleesvervanger

Quorn dat in het schap met vleesvervangers van de supermarkt ligt, bestaat uit schimmeldraden van *Fusarium venetatum* die met kippeneiwit bijeengehouden worden. Het schimmel-eiwit (mycoproteïne) is tot op de dag van vandaag het enige in zijn soort dat voor menselijke consumptie is toegelaten. Het wordt al sinds 1985 verkocht, maar pas nadat enkele grote supermarktketens het in hun assortiment opnamen, werd het een succesverhaal. Het product is sinds 2006 in Nederland verkrijgbaar.



Nederland vergeleken met Aziatische landen nog steeds aan de lage kant met 1 à 2 kg per persoon per jaar. In China wordt de consumptie geschat op 6-10 kg per persoon per jaar.

In Nederland is de productie van champignons inmiddels gegroeid tot 235.000 ton per jaar, maar Polen heeft de koppositie in Europa overgenomen met 300.000 ton. Hoewel de consumptie van andere paddenstoelen dan champignons nog gering is, is er de laatste jaren wel duidelijk een stijging te zien. Betrouwbare cijfers over de productie aan paddenstoelen zijn lastig te verkrijgen omdat een flink deel op kleine schaal wordt geteeld zonder registratie. In 2009 werd de wereldwijde productie op ca. 4 miljoen ton geschat en deze hoeveelheid is sindsdien verder gestegen. De groeiende belangstelling naar gezonde voeding speelt daarbij een rol.

Vol vezel en mineralen

Champignons en andere paddenstoelen hebben een unieke mix aan voedingsstoffen die je niet vindt in andere voedselwaren. Ze bevatten erg weinig calorieën en verzadigen snel. Ze passen daarom uitstekend in het calorie-beperkt dieet. Vaak wordt beweerd dat paddenstoelen een goede bron van eiwitten zijn maar dat is niet helemaal terecht. Het stikstofgehalte van paddenstoelen is weliswaar hoog maar zit voornamelijk in de celwanden in de vorm van chitine, een voor de mens onverteerbare vezel. Deze vezel functioneert overigens wel als een voedingsvezel, zoals bij andere plantaardige producten met dezelfde positieve effecten.

Paddenstoelen zijn wel een rijke bron voor mineralen zoals kalium, koper en selenium. Paddenstoelen bevatten juist weinig natrium (keukenzout) en zijn dus geliefd omdat ze de juiste mix aan mineralen hebben. Tenslotte zijn paddenstoelen gewild om hun gehalte aan B-vitaminen: B1 (thiamine), B2 (riboflavine), B3 (niacine) en B5 (pantotheenzuur). Wildgeplukte paddenstoelen bevatten ook vaak vitamine D omdat ze zijn blootgesteld aan ultraviolet-B uit zonlicht. Door geteelde paddenstoelen na de oogst kort te belichten met ultraviolet -B zijn ook die te verrijken met deze vitamine. In een aantal landen wordt dit al toegepast en de verwachting is dat champignons met deze verrijking binnenkort ook in Nederland op de markt komen.

Als hulp bij de voedselbereiding

■ DR. IR. ROB NOUT

VAN DE bijna ontelbare soorten gisten en schimmels zijn er maar relatief weinig die een wezenlijke positieve bijdrage leveren als 'hulp in de huishouding' bij de bereiding van voedings- en genotmiddelen. Echter, deze selecte groep heeft een enorme betekenis voor de voedings- en genotswaarde van ons eten en drinken, en voor de economie.

Brood, bier en wijngist

Van de gisten, de ééncellige schimmels, is de soort *Saccharomyces cerevisiae* van groot belang bij de pro-

ductie van alcoholische dranken en brood. Er zijn nog andere, minder bekende gistsoorten die ook aan de kwaliteit van gefermenteerd voedsel bijdragen, zoals bijvoorbeeld *Schizosaccharomyces pombe* in Afrikaans maïsbiere, *Brettanomyces bruxellensis* in Belgisch Lambiekbier, en *Hansenula anomala* als wilde gist in de wijnbereiding.

S. cerevisiae wordt zowel in de bakkerij gebruikt voor het laten rijzen van brooddeeg als in de fermentatie van wort (gerstenat) tot ale-bier. Een verwante soort, *S. pastorianus*, fermenteert wort tot lagerbier en *S. bayanus* fermenteert most (druivensap) voor de bereiding van wijn.

Net als een aantal andere gisten heeft *Saccharomyces* twee manieren om aan energie te komen voor groei, namelijk ademhaling (respiratie) en fermentatie. Voor respiratie is zuurstof nodig om suiker (glucose, $C_6H_{12}O_6$) te oxideren. Hierbij komen per molecuul glucose maar liefst 36 moleculen ATP vrij. ATP, officieel adenosinetrifosfaat, is een drager van chemische energie die een gistcel kan gebruiken voor allerlei processen. Deze grote hoeveelheid energie wordt grotendeels gebruikt voor de aanmaak van nieuwe gistcellen. Het kweken van bakkersgist vindt daarom plaats in sterk beluchte vaten.

Fermentatie daarentegen vindt plaats in afwezigheid van zuurstof en levert aanmerkelijk minder energie op (2 moleculen ATP per molecuul glucose) maar hierbij ontstaan wél de voor de voedselbereiding belangrijke producten ethanol (alcohol) en CO_2 (koolzuurgas). Tijdens de fermentatie van deeg, wort of most, zal dus betrekkelijk weinig gistgroei plaatsvinden. De belangrijkste functie van gist bij de productie van brood is het rijzen van het deeg. Door de gasvorming ontstaat een luchtige structuur en is het brood prettig eetbaar. In bier en wijn speelt juist de vorming van alcohol en aromastoffen zoals fruitige esters een belangrijke rol. Verder is in bier en mousserende wijn de vorming van koolzuurgas essentieel voor de smaakbeleving.

De klassieke toepassingen van schimmel voor de bereiding van bier, brood en kaas.



Vaten vol met Japanse rijstwyn sake.



Schimmelkazen

Soorten van het geslacht *Penicillium* vinden we in schimmelkazen. *Penicillium roqueforti* geeft de karakteristieke blauwgroene aderpatronen in blauwschimmelkazen zoals Roquefort, Stilton, en Gorgonzola. Tijdens het kaasmaken worden de schimmelsporen door de wrongel (kaasmassa) gemengd, voordat deze in vorm wordt geperst. Daarna wordt de jonge kaas met naalden ingeprikt waardoor luchtkanaaltjes ontstaan en de schimmel kan gaan groeien. De gekleurde sporen zorgen voor de blauwe kleur. Tevens oxideert de schimmel melkvetzuren waarbij aromastoffen (ketonen) ontstaan die de kaas een pikante smaak geven.

Penicillium camemberti is een belangrijke kaas-schimmel voor zachte schimmelkazen zoals Camembert en Brie. Deze schimmel wordt na de vorming van de kaasjes op hun oppervlak

aangebracht door ze te besprenkelen met schimmelsporen. In donkere en vochtige ruimten laat men de schimmel als een witte laag over de kaas groeien voordat deze verpakt wordt. Het effect van de schimmel is drieledig: de crème-witte kleur, de steeds zachter wordende consistentie en de smaak. Doordat de schimmel eiwitsplitsende enzymen produceert, wordt een gedeelte van het melkeiwit afgebroken. Hierbij komt onder meer ammoniak vrij (dat gaat geuren) dat de pH verhoogt en de kaasmassa zacht maakt.

Aziatische schimmels

De schimmels *Rhizopus oligosporus*, *Rhizopus oryzae* en *Mucor*soorten worden gebruikt voor de fermentatie van gekookte sojabonen tot tempé, ook bekend als tempeh, een van oorsprong Indonesisch sojaproduct dat bij ons steeds meer belangstelling krijgt als gezonde vleesvervanger. De schim-

Juist de schimmel maakt gefermen- teerde soja zo gezond

mel doorgroeit de sojabonen en vormt een licht verteerbare, stijve koek die goed snijdbaar is en op allerlei manieren kan worden bereid. Tijdens de fermentatie vormt de schimmel ook een aantal gezondheidsbevorderende stoffen zoals vitamines, isoflavonen en oligosachariden. Sojapectine, een stofje in de sojaceelwand, wordt door de tempé-schimmel afgebroken waarbij oligosachariden ontstaan. Deze geven bescherming tegen diarree.

Aspergillus sojae is belangrijk bij de bereiding van sojasaus, zoals ketjap en shoyu. Voor het maken van sojasaus worden gekookte sojabonen en geroosterde tarwe gemengd en na afkoelen worden de schimmelsporen toegevoegd. De schimmel krijgt 3-5 dagen de tijd om de massa te doorwoeken waarbij allerlei enzymen worden uitgescheiden. De beschimmelde massa wordt gedurende een aantal maanden in een pekelbad gerijpt. Tijdens deze periode worden de eiwitten, koolhydraten en vetten in soja en tarwe grotendeels afgebroken tot kleine moleculen zoals peptiden, aminozuren en aromastoffen die oplossen in het pekelwater. Het aminozuur glutaminezuur is een belangrijk bestanddeel van soja-eiwit; sojasaus bevat door eiwitafbraak veel glutaminezuur dat bekendheid heeft gekregen als smaakversterker. Het is verantwoordelijk voor de vijfde smaak: 'umami', Japans voor 'heerlijk' of 'hartig'. Sojasaus bevat aanzienlijke hoeveelheden zout waardoor dit product weliswaar lang houdbaar is maar minder gezond.

Aspergillus oryzae is een belangrijke schimmel in koji, een fermentatiestarter die voor allerlei Aziatische producten wordt gebruikt waarbij zetmeelhoudende ingrediënten worden afgebroken tot suikers. Voorbeelden van zulke producten zijn de Japanse rijstwijn sake en Cu, een Chinese azijn gemaakt van Sorghum. In de fabricage van beide producten wordt eerst gekookte rijst- of sorghum-massa gefermenteerd met *A. oryzae* zodat vergistbare suikers ontstaan uit het graanzetmeel. Bij

Saké worden daarna in een tweede stap de suikers in gefermenteerde rijst door gisten zoals *Saccharomyces saké* en *Hansenula anomala* omgezet in alcohol en aromastoffen. Het proces voor Cu kent zelfs drie stappen, namelijk afbraak van zetmeel door *A. oryzae*, vervolgens omzetting van suikers in alcohol door *Saccharomyces cerevisiae*, en tenslotte oxidatie van alcohol tot azijnzuur door azijnzuurbacteriën die met name behoren tot *Acetobacter*-soorten.

En morgen?

Naast deze klassieke voorbeelden is voor gisten en schimmels de komende tijd een nieuwe rol weggelegd. Dit keer als hulp voor het verbeteren van het milieu, energiegebruik, gezondheid en voedselveiligheid. Het volgende voorbeeld geeft een illustratie. De toenemende vraag naar vleesvervangers biedt interessante mogelijkheden voor de productie van tempé. Niet alleen gemaakt van sojabonen, maar ook van andere peulvruchten zoals lupine en spliterwten. Het voordeel van de schimmelfermentatie voor de consument is de sterk verbeterde verteerbaarheid en vermindering van flatulentie (winderigheid).

Veilig werken met schimmels

■ DR. HANS DE COCK

SINDS EIND jaren 90 van de vorige eeuw staat biologische veiligheid in de schijnwerpers. Rond die tijd nam de recombinant DNA-technologie een enorme vlucht en maakten overheden zich druk over risico's van genetisch gemodificeerde micro-organismen. Daarbij werd men zich opnieuw bewust van de risico's van het werken met niet gemodificeerde micro-organismen. Zo is *Penicillium roqueforti* al heel lang in gebruik bij de productie van blauwe schimmelkazen, een veilig product. Deze schimmel is niet ziekteverwekkend voor de mens, dier of plant en veroorzaakt geen opportunistische infecties. Maar wanneer deze schimmel op een totaal ander medium dan kaas wordt gekweekt, zoals op roggebrood, kan het toch schadelijke stoffen produceren, zoals alkaloïden en mycotoxines. Daarom vereist werken met deze schimmelculturen in het laboratorium het dragen van handschoenen.

De 10 belangrijkste
plantpathogene schimmels

Schimmelsoort	Plant
<i>Magnaporthe oryzae</i>	rijst
<i>Botrytis cinerea</i>	o.a. aardbei, druif, tomaat
<i>Puccinia</i> spp.	o.a. graan, prei en asperges
<i>Fusarium graminearum</i>	graan
<i>Fusarium oxysporum</i>	o.a. aardbei, bieten, ui en banaan
<i>Blumeria graminis</i>	graan
<i>Mycosphaërella graminicola</i>	graan
<i>Colletotrichum</i> spp.	o.a. graan, tomaat, aardappel, ui
<i>Ustilago maydis</i>	mais
<i>Melampsora lini</i>	vlas

Inventarisaties van incidenten tijdens het werken met virussen, bacteriën, en schimmels in het laboratorium gaven aan dat per jaar 1 tot 5 personen per 1000 medewerkers een infectie opliepen. Dit kwam doordat ze zich prikten dan wel sneden tijdens labwerk of bij dit werk gevormde aerosolen inademden. Aerosolen zijn kleine vloeistofdruppels die micro-organismen kunnen bevatten en zich verspreiden via de lucht.

Bioveiligheid

Wanneer micro-organismen of hun producten, zoals gifstoffen (toxines), een gevaar vormen voor onze gezondheid dan worden ze voorzien van het biohazardsymbool. Om te zorgen dat mensen veilig met gevaarlijke micro-organismen, waaronder ook bepaalde schimmels, kunnen werken, worden in en rond laboratoria maatregelen genomen om ongelukken te voorkomen. Dit met het doel 'to keep bad bugs from the people'.

Een geheel andere situatie ontstaat als personen of groepen bewust ziekteverwekkers gaan verspreiden om andere mensen, dieren of planten opzettelijk te besmetten. Er is dan sprake van bioterrorisme of biocrime. Dan is het zaak 'to keep bad people from the bad bugs'. Dit kan ook gaan over de mycotoxines die schimmels produceren. Aflatoxine, een kankerverwekkende stof die gemaakt wordt door *Aspergillus flavus*, kan in granen of noten zoals pinda's voorkomen. Deze grondstoffen moeten daarom zorgvuldig gescreend worden op verontreinigingen. In vochtige gebouwen zijn schimmels van het geslacht *Stachybotrys* berucht vanwege de productie van vluchtige toxines die



Het symbool voor biogevaar (biohazard) is in 1966 ontwikkeld door Dow Chemical Company. Het bestaat uit vier cirkels die verwijzen naar de keten van infectie: het ziekmakend organisme (agens), de gastheer, de bron van het agens en de mogelijkheden van verspreiding (via contact, planten, dieren water of lucht). In 2007 heeft de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW) de Biosecurity code opgesteld om bewustwording bij onderzoekers te bevorderen dat de ontwikkeling van kennis, producten of technologieën ook misbruikt kan worden door kwaadwillenden.

een rol spelen in het sickbuildingsyndroom. Deze producten kunnen als bioterrorisme wapen worden ingezet.

Er is een lijst van quarantaine schimmels die planten kunnen infecteren. Op deze lijst staan onder andere schimmels die cruciale voedingsgewassen zoals granen kunnen infecteren, bijvoorbeeld *Fusarium graminearum*. Om hiermee te mogen werken is speciale toestemming nodig van de Nederlandse Voedsel en Warenautoriteit.

Verstekeling

Bij het inzetten van de parasiet *Prorops nasuta* voor de biologische bestrijding van de koffieboor in diverse koffieproducerende landen bleek dat deze parasiet besmet was met de schimmel *Aspergillus westerdijkiae*. Omdat deze schimmel het carcinogene en neurotoxische ochratoxine kan produceren is het belangrijk dat bij toepassing van dergelijke bestrijdingsmethoden vooraf het voedingsproduct getoetst wordt op veiligheid. Ook via wereldwijd transport van goederen kunnen potentieel gevaarlijke micro-organismen worden verspreid. Biologische veiligheid zal naar verwachting een toenemende rol gaan spelen om tijdig pathogene schimmels te detecteren om zo verspreiding van infectieziekten bij mens, dier en planten te voorkomen en om voedselveiligheid te garanderen.



**Door schimmels in detail te bestuderen
proberen onderzoekers hun geheimen
te ontfutselen en die in te zetten voor
duurzame toepassingen.**

4 Schimmelmodellen

*Van al die vele schimmelsoorten zijn er enkele uitverkoren voor onderzoek in het lab en als werkpaard in de industrie voor productie van voedings- en geneesmiddelen. De meest bekende is bakkergist *Saccharomyces* die voor het bereiden van brood, bier en wijn wordt gebruikt. De draadvormige schimmels *Aspergillus* en *Penicillium* zijn uitgebreid bestudeerd tot op DNA-niveau en zijn favoriet bij biotech bedrijven die enzymen en antibiotica produceren.*

Bakkersgist, *Saccharomyces cerevisiae*

■ PROF. DR. TEUN BOEKHOUT EN DR. MARIZETH GROENEWALD

DE GIST *Saccharomyces cerevisiae*, letterlijk de suikerschimmel uit bier, wordt sinds mensenheugenis gebruikt voor het bereiden van brood, bier en wijn. Zo is in meer dan 5000 jaar oude Egyptische wijnkruiden het DNA van deze gist teruggevonden. Vermoedelijk was het de Delftse pionier in de microbiologie, Antonie van Leeuwenhoek, die in de 17^{de} eeuw als eerste gistcellen in gistend bier waarnam. Hij noemde deze 'kleine deeltjes'. Het duurde echter tot de 19^{de} eeuw voordat de Franse chemicus Louis Pasteur aantoonde dat deze deeltjes (gisten) actief betrokken waren bij de anaerobe omzetting van suikers in ethanol en koolzuurgas.

Eencellig

Gisten worden meestal gedefinieerd als ééncellige schimmels, maar hierop bestaan veel uitzonderingen. Er zijn gisten die vertakte ketens van cellen vormen en ook die zogenaamde hyfen of schimmelraden vormen. De bakkers-, bier-, of wijngist, *Saccharomyces cerevisiae* behoort tot het subfylum *Saccharomycotina*, één van de hoofdgroepen van de zakjeszwammen (*Ascomycota*). Er zijn momenteel meer dan 2000 gistsoorten bekend, waarvan ongeveer de helft in *Saccharomycotina*. Dit is vermoedelijk het topje van de ijsberg omdat de laatste twee decennia honderden nieuwe gistsoorten zijn beschreven. Gistgroei is meerdere keren in de evolutie van het schimmelrijk ontstaan en er zijn dus veel biologische verschillen tussen de diverse gisten. Alleen al binnen de *Saccharomycotina* zijn de evolutionaire afstanden groot. Zo blijken de verschillen in de aminozuurvolgordes van eiwitten

van twee zogenaamde ‘verwante’ gisten, *S. cerevisiae* en *Candida glabrata*, een belangrijk pathogeen voor de mens, even groot te zijn als die tussen de mens en vissen.

Biergist

*Saccharomycet*soorten, met name *S. cerevisiae* maar ook bijvoorbeeld de hybride gisten *S. carlsbergensis* en *S. pastorianus*, zijn van groot belang in allerlei alcoholische fermentaties, met bier en wijn als belangrijkste producten, maar bijvoorbeeld ook cider. Bakkersgist en gistextract wordt ook gebruikt als basis voor broodbelegproducten, zoals Marmite, en als smaakversterker in voeding zoals in soepen.

In het brouwproces is bakkersgist betrokken bij de productie van bieren van hoge gisting (of bovengisting) en *S. carlsbergensis* en *S. pastorianus* bij lage gisting (of ondergisting). Bovengisting vindt plaats bij 15-25°C en resulteert in bieren met een complex aroma, terwijl ondergisting plaatsvindt bij 4-12°C waardoor bieren een pils-achtig karakter krijgen. Naast de vorming van ethanol en koolzuurgas draagt de gist dus ook bij aan het aroma van bier door de vorming van hogere alcoholen, esters, glycerol en organische zuren die elk bier zijn karakteristieke smaak geven.

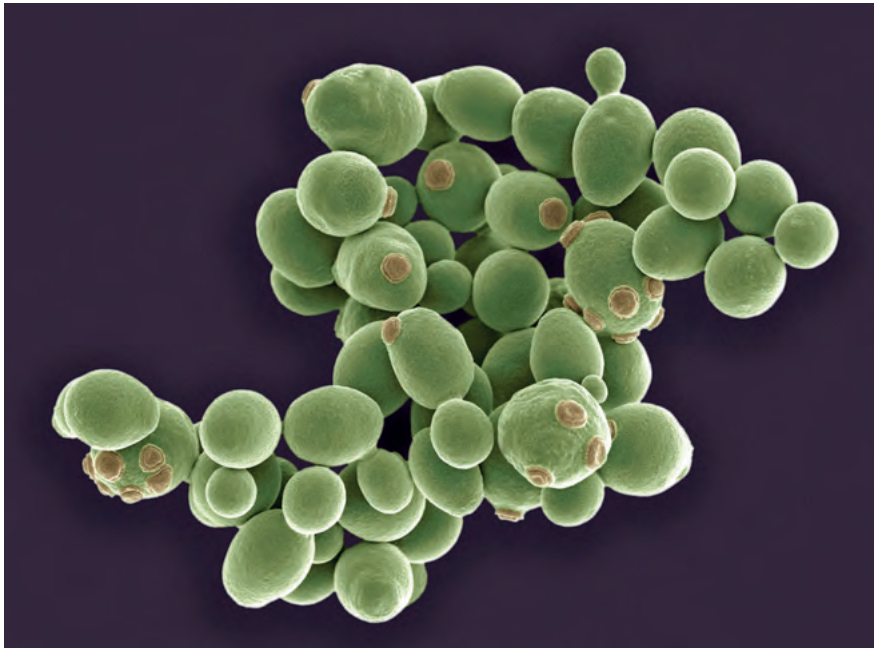
In de middeleeuwen was de consumptie van bier erg hoog met circa 400 liter per inwoner per jaar. Naast de hoge voedingswaarde zorgde de gevormde ethanol ervoor dat veel andere gisten, schimmels en bacteriën waaronder ook soorten die gifstoffen maken, niet of minder goed groeiden waardoor het veiliger was om bier te drinken dan water. Werd graan gebruikt dat verontreinigd was met schimmels die gifstoffen (mycotoxines) hadden gevormd dan was het gevaar relatief laag; gist kan deze mycotoxines omzetten in minder of niet toxische producten.

Gistgenoom

De volledige ontcijfering van het genoom van bakkersgist in 1996 was een grote mijlpaal in de biologie. Dit was het eerste genoom van een eukaryoot organisme dat beschikbaar kwam. Het genoom van bakkersgist is relatief klein met 16 chromosomen die samen iets meer dan 12 miljoen basenparen omvatten en coderen voor 6275 genen waarvan er, voor zover bekend, 5800 (92%) functioneel zijn. Ter vergelijking: de mens heeft 46 chromosomen en 3 miljard basenparen en twintigduizend eiwitcoderende genen, waarvan we maar van 58% weten waarvoor ze dienen. *S. cerevisiae* is daarom een veel gebruikt modelorganisme en wordt door velen ook wel gezien als de ultieme gist, wellicht zelfs als ‘de’ gist. Dit is ook af te lezen aan het grote aantal Nobelprijzen (2001, 2004, 2006, 2009, 2013, 2016) dat voor gistonderzoek is toegekend. Meestal omdat de experimenten met de gist(en) een aanzienlijke bijdrage leverden aan het begrip van fundamentele processen in de cel, die ook belangrijk zijn voor het functioneren van cellen van hogere organismen, waaronder de mens. Denk hierbij aan de uitscheiding van eiwitten, het regelen van de celcyclus, de werking van telomeren, de afbraak van eiwitten en autofagie. Allemaal processen die bij ontsparing leiden tot allerlei ziekten.

Ondanks het feit dat bakkersgist en de mens honderden miljoenen jaren geleden van elkaar zijn afgesplitst in de evolutionaire stamboom, is er voldoende overeenkomst om de gist te gebruiken als modelorganisme om ziekten bij de mens beter te begrijpen. Bijvoorbeeld voor onderzoek aan kanker, neurodegeneratieve ziekten, zoals de ziekten van Alzheimer, Huntington en Parkinson, maar ook ziekten veroorzaakt door prionen, en defecten aan mitochondriën en peroxysomen.

Recentelijk zijn er 400 essentiële genen van de mens in het genoom van de gist geplaatst terwijl de genvariant van de gist ofwel was verwijderd of inactief gemaakt. Onder laboratoriumcondities



Ingekleurde scanning elektronenmicroscopische foto van delende gistcellen. De plek waar de dochtercel zich heeft afgesplitst is zichtbaar op de moedercel als een donkeringekleurd litteken.

bleek bijna de helft van de humane genen gewoon te kunnen functioneren in de gistcel. Dat is handig want met deze gehumaniseerde gisten kan men snel en eenvoudig de interactie tussen verschillende menselijke genen bestuderen, en ook de eiwitten die ze maken.

Optimaliseren van gisten

Vanouds werden gisten geoptimaliseerd voor specifieke toepassingen zoals het bakproces en het maken van bier of wijn. Hierdoor kunnen ze beter bij lagere temperaturen groeien, zijn ze beter bestand tegen invriezen en droogvriezen, en kunnen ze ook beter groeien in aanwezigheid van hoge gehalten aan stoffen zoals suikers en sulfiet. Die eigenschappen kunnen ze onder meer verkrijgen via (horizontale) overdracht van genen van andere gistsoorten. Zo bleek uit genoomonderzoek van de wijngiststam *S. cerevisiae* EC1118 dat het genen had afkomstig van een andere gistsoort, *Zygosaccharomyce bailii*. Hierdoor was de wijngist toleranter

voor hoge suiker- en alcoholconcentraties, lage beschikbaarheid van stikstof en dus beter aangepast aan het 'wijnmilieu'.

Het verbeteren van giststammen gebeurde in eerste instantie nog op de klassieke manier, zoals het opwekken van mutaties door chemicaliën of bestraling met ultraviolet licht, het kruisen met gisten met de gewenste fenotypische eigenschappen, en fenotypische en genetische analyse van de nakomelingen. Omdat veel fenotypisch eigenschappen niet worden bepaald door één enkel gen, maar door een samenspel van vele genen, vergt dit uitgebreide analyses van een groot aantal nakomelingen om de plaats van de verantwoordelijke set aan genen te identificeren, de zogenaamde Quantitative Trait Loci of QTLs. Collecties van giststammen waarin gericht genen zijn verwijderd zijn voor dit type onderzoek van groot belang. De 'Yeast Knockout' collectie van bakkersgiststam S288C, de stam die ook gebruikt is voor de eerste genoomanalyse, bestaat uit 6000 stammen waarvan in elke stam één gen is verwijderd. Samen vertegenwoordigen ze 96% van het genoom. Deze collectie kan bijvoorbeeld gebruikt worden bij onderzoek om het fenotype dat bij een bepaald gen hoort te bepalen, maar ook naar de meest geschikte of optimale geëvolueerde stam tijdens een bepaald productieproces.

Kunstmatige gist

Inmiddels is het genetische gereedschap van bakkersgist verder uitgebreid. Nieuwe genetische technieken, zoals CRISPR-Cas, maken het mogelijk om efficiënter en gericht genen te vervangen waardoor het optimaliseren van giststammen voor bepaalde productieprocessen een stuk sneller kan plaatsvinden. Een volgende stap is het gehele gistgenoom te ontwerpen en kunstmatig in elkaar te zetten, zoals de synthetische biologie beoogt. Dit geeft de industriële biotechnologie ongekende mogelijkheden, bijvoorbeeld voor de productie van



medicijnen en grondstoffen. Dat dit idee geen sciencefiction is blijkt uit een aantal recente studies waarin al 6 van de 16 gistchromosomen kunstmatig zijn gemaakt. Een geheel kunstmatige gist zal weldra volgen. Dit zal ongetwijfeld leiden tot grote verbetering van de vele productieprocessen die gebruik maken van gistcellen. De vraag blijft echter hoe deze cellen met dergelijke kunstmatige genomen zich ecologisch en evolutionair gaan gedragen ten opzichte van hun wilde verwanten mochten ze onverhoopt in het milieu terechtkomen.

Schimmel
op de muur
is een gevaar
voor je
gezondheid

De kwastschimmel, *Aspergillus*

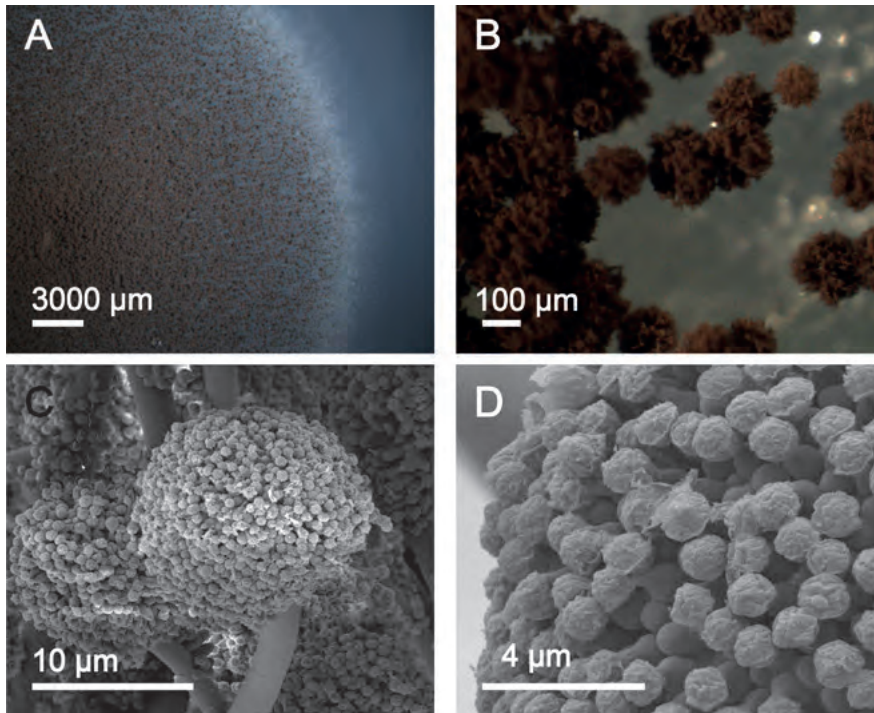
■ DR. PAULINE KRIJGSHELD

STUDENTENHUIZEN HEBBEN ze in overvloed: weeïge vochtige kamers met een muffige geur en een zwartig groene aanslag. Deze aanslag is vaak een schimmel, zoals *Aspergillus*, *Penicillium* en *Cladosporium*. Veel schimmels groeien namelijk graag in vochtige ruimtes zoals badkamers, maar ook slecht geventileerde ruimtes, zoals kelders, gymzalen of bibliotheken zijn vaak het doelwit. Maar liefst 25% van de sociale woningbouw in Europa heeft last van schimmelm groei binnenshuis. Wanneer er genoeg vocht aanwezig is, kunnen aspergilli goed groeien op verschillende bouwmaterialen van en in huizen. Ze kunnen zelfs op geverfde oppervlakken groeien. Hiermee tasten ze niet alleen het huis aan, maar veroorzaken ook gezondheidsrisico's zoals het opwekken van allergie of problemen voor astmapatiënten.

Wijwaterkwast

Aspergillus dankt zijn naam aan Pier Antonia Micheli (1679-1737). Deze priester en hoogleraar in de botanie vond dat de voortplantingsstructuur van de schimmel leek op een wijwaterkwast (in latijn *Aspergillum*) waarmee in de liturgie van de Rooms Katholieke kerk wijwater wordt gesprengd. Hij was de eerste persoon die sporen van schimmels beschreef in het plantenregister *Nova plantarum Genera* (1729). Hij noemde deze sporen de 'zaden' van de plant en wilde bewijs vinden voor de reproductie van schimmels door 'spontane' generatie. Hij identificeerde hiermee onder andere de eerste aspergilli.

Er zijn honderden verschillende *Aspergillus*-soorten. Deze soorten zijn erg divers. De erfelijke informatie van *Aspergillus nidulans* en *Aspergillus fumigatus* verschilt bijvoorbeeld net zoveel als dat van een mens en een vis. Die diversiteit zie je ook



Lichtmicroscopische (A,B) en scanning elektronenmicroscopische foto (C,D) van *Aspergillus niger* conidiophorehoofden. De sporen (conidia) van *A. niger* worden in een ketting gevormd, en verspreiden zich via de lucht. *A. niger* wordt in de industrie gebruikt als productieorganisme om bijvoorbeeld glucoamylase of citroenzuur te maken.

terug in de eigenschappen, zo zijn er slechts een veertigtal aspergilli beschreven als pathogeen.

Wereldwijd is *Aspergillus* een van de meest voorkomende schimmels. Ze zijn op alle continenten en in alle klimaten gevonden, zowel op Antarctica als in de woestijn. Aspergilli zijn namelijk niet erg selectief wat betreft de groeiomstandigheden en kunnen groeien bij zeer verschillende temperaturen (6-55°C) en op zure of basische voedingsbodems (pH 1,5-12). Daarnaast kunnen aspergilli onder heel vochtige, of juist in relatief droge omstandigheden groeien. Zo is *Aspergillus penicilloides* één van de meest droogtebestendige (xerofiele) schimmels, die bij 58% relatieve luchtvochtigheid kan leven. Planten en dieren overleven dit niet, net als de meeste micro-organismen.

Enzymproducent

In de natuur komt *Aspergillus* vooral voor op en in organisch afval zoals ontbindend plantenmateriaal (saprotroof). De schimmel scheidt enzymen uit die polymeren van plantmateriaal afbreken tot kleinere moleculen die hij kan opnemen als voedsel. Zo scheidt de schimmel amylases uit om zetmeel af te breken, xylanases om xylan in stukjes te knippen en pectinases om pectine in het plantenmateriaal te lijf te gaan. Deze enzymen zijn ook nuttig voor mensen. Zo maakt *Aspergillus niger* van nature grote hoeveelheden glucoamylase, een enzym dat zetmeel omzet in glucosesiroop voor de voedingsindustrie.

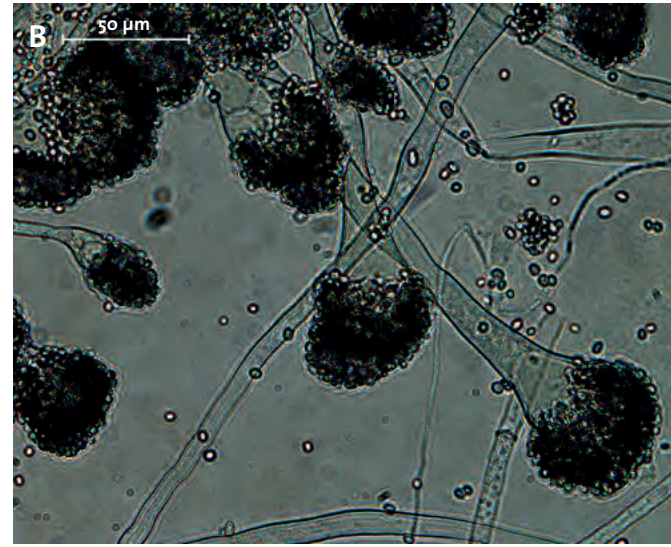
Aspergillus niger wordt door de industrie ook gebruikt om andere enzymen te maken voor een grote variatie aan toepassingen zoals het klaren van vruchtensap en wijn, vetsplitsing tijdens kaasproductie en de afbraak van fytaat in diervoer om dit fosfaatvrij te maken. *A. oryzae* en of *A. sojae* worden daarnaast grootschalig gebruikt namelijk voor de productie van rijstwijn en sojasaus.

Gifstoffen

Veel aspergilli veroorzaken voedselbederf. Zo groeien ze op fruitsoorten zoals appels, peren, mango's en papaya's. Ook uien, rijst, koffie en noten zijn substraten waarop *Aspergillus* graag groeit. De schimmel zorgt hierbij voor verandering in smaak, textuur en uiterlijk. Maar je kunt er ook ziek van worden. Aspergilli kunnen gifstoffen (mycotoxines) maken zoals ochratoxine A, sterigmatocystine, fumonisine en aflatoxine. Zo maakt *Aspergillus westerdijkiae* onder koude omstandigheden ochratoxine A dat de nieren aantast. *A. flavus* is de belangrijkste producent van aflatoxine, het meest kankerverwekkende molecuul dat in de natuur gevonden is. Het veroorzaakt mutaties die heel vaak leiden tot (lever)kanker en het bindt aan eiwitten in de cel waardoor celdood optreedt. In de jaren 60 zorgde de productie van aflatoxines



A. Beschimmelde tegels en muren, wie kent ze niet?
B. Lichtmicroscopische foto van sporen van *Aspergillus fumigatus* die worden gevormd op zogenoemde conidioforhoofden. De sporen zijn 2-3,5 μm groot en verspreiden zich voornamelijk door de lucht, maar kunnen infecties veroorzaken bij immunodeficiënte mensen of dieren.



A. nidulans, kunnen opportunistisch pathogeen zijn. Waarom *A. fumigatus* juist zo pathogeen is bij immunodeficiënte mensen is niet helemaal begrepen. Het kan te maken hebben met de kleine conidia die *A. fumigatus* maakt die diep de longblaasjes kunnen binnendringen.

Er zijn wel verschillende medicijnen tegen deze aspergilli. Maar door een toenemende resistentie tegen deze middelen worden schimmelinfecties een steeds groter probleem. Daarom is het een goed idee voor immunodeficiënte mensen om weeïge muffige ruimtes te vermijden.

in vogelvoer op pindabasis voor duizenden dode kalkoenen.

Infecties

Aspergilli kunnen worden gevonden in lucht-ventilatiesystemen en ventilatieschachten. Van hieruit kan *Aspergillus* conidia, sporen die maar 2-5 μm groot zijn, in grote aantallen verspreiden waardoor mensen ze inademen. Mensen met een normaal werkend afweersysteem zullen hier niet veel hinder van ondervinden. Bij mensen met een verminderde afweer (immunodeficiëntie) kunnen de sporen ontkiemen in de longen en uitgroeien tot hyfen. Dit kan leiden tot niet-invasieve of invasieve aspergillose (schimmelinfectie), of tot een aspergilloom (een bal van schimmels in de long).

Patiënten met een longaandoening zoals taaislijmziekte (cystische fibrose) of een allergie voor *Aspergillus* kunnen veel hinder ondervinden van aspergilli die binnenshuis groeien. Ook mensen met een transplantatie, intensive care-patiënten of mensen met aids kunnen veel last krijgen van aspergillusinfecties. *A. fumigatus* is de meest pathogene soort, maar ook *A. flavus*, *A. terreus*, *A. niger* en

De penseelschimmel, *Penicillium*

■ DR. JOS HOUBRAKEN

SCHIMMELS DIE sinaasappels groen kleuren, kazen blauwe aderen geven of appels bruin laten weggroten, behoren tot het geslacht *Penicillium*. Deze naam introduceerde botanist Johann Heinrich Friedrich Link in 1809 terwijl hij een drietal soorten beschreef: de witschimmel *Penicillium candidum*, de groenschimmel *Penicillium expansum* en de blauwschimmel *Penicillium glaucum*. De soorten die Link beschreef, produceren gekleurde sporen in structuren die lijken op een penseelkwastje (*penicillatis* in Latijn), en daarom wordt deze groep van schimmels ook wel penseelschimmels genoemd. Momenteel zijn er meer dan 300 *Penicillium*-soorten beschreven.

Penicilline

In de wetenschap heeft *Penicillium* altijd veel aandacht gekregen omdat deze schimmels overal voorkomen en grote impact hebben op ons dagelijks leven. Zo komen ze bijvoorbeeld voor in de grond van koude en gematigde klimaten, waar ze organisch (planten)materiaal afbreken. *Penicillium* kreeg ook veel aandacht omdat ze antibacteriële stoffen vormen. Alexander Fleming ontdekte in 1928 dat de schimmel *Penicillium rubens* (voorheen *P. ruber*, *P. notatum* en *P. chrysogenum* genoemd) in staat is groei van de ziekteverwekkende bacterie *Staphylococcus aureus* te remmen. De stof die verantwoordelijk was voor de groeiremming noemde hij later penicilline.

Fleming's ontdekking van penicilline hangt samen met een aantal toevalligheden. Fleming werkte als microbioloog in St. Mary's Hospital in Londen en moest na zijn zomervakantie nog zijn laboratorium opruimen. Op één van de voedingsbodems die hij wilde weggooien, zag hij

een heldere zone (remmingszone) waarin geen bacteriegroei aanwezig was rondom een schimmelkolonie (toevalligheid 1). Deze schimmel (*Penicillium rubens*) was een ongewenste contaminant in zijn bacteriecultuur (toevalligheid 2) en was ook nog eens een goede penicillineproducent (toevalligheid 3). Bij een temperatuur boven de 20°C (kamertemperatuur) had deze schimmel niet kunnen uitgroeien, omdat de bacterie *S. aureus* bij deze temperatuur sneller groeit dan de schimmel *P. rubens* en de voedingsbodems dus sneller 'koloniseert'. De temperatuur van Fleming's laboratorium was tijdens zijn zomervakantie voldoende laag geweest zodat de *P. rubens* contaminant wel tot wasdom had kunnen komen (toevalligheid 4). Hoewel er verschillende toevalligheden aan vooraf gingen, is het niet toevallig dat juist Fleming deze ontdekking heeft gedaan. Hij had belangstelling voor bacterieremmende stoffen en had eerder al lysozym in traanvocht ontdekt, een enzym dat groei van bepaalde bacteriën remt.

Door problemen met de stabiliteit en het opzuiveren van de penicilline uit het kweekmedium, duurde het tot het begin van de jaren veertig van de vorige eeuw voordat grotere hoeveelheden geïsoleerd werden. Door de Tweede Wereldoorlog kwam onderzoek naar penicilline in een stroomversnelling en hebben ongeveer 100.000 gewonde soldaten in die periode het 'wondermedicijn' toegediend gekregen. Naast penicilline worden ook andere actieve componenten door *Penicillium* gemaakt, waaronder het antischimmelmiddel griseofulvine (door *P. griseofulvum*), het immunosuppressivum mycofenolzuur (door *P. brevicompactum*) en het antiwormmiddel paraherquamide (*Penicillium* sp.).

Levensmiddelen

Veel *Penicillium*-soorten zijn bekende bederforganismen van voedsel. Vaak is een sterke associatie tussen het product en de schimmelsoort

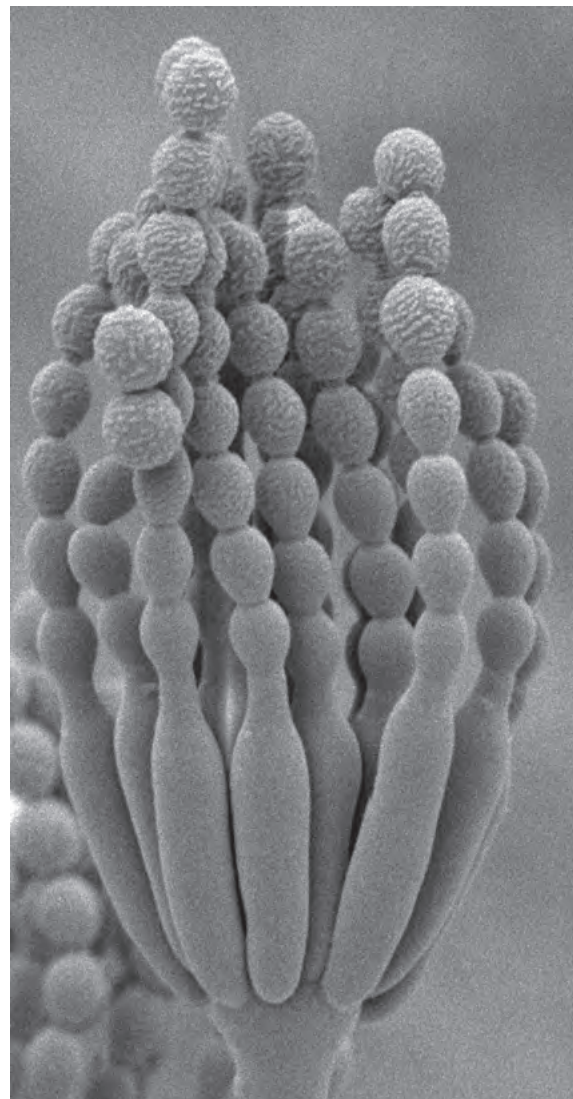
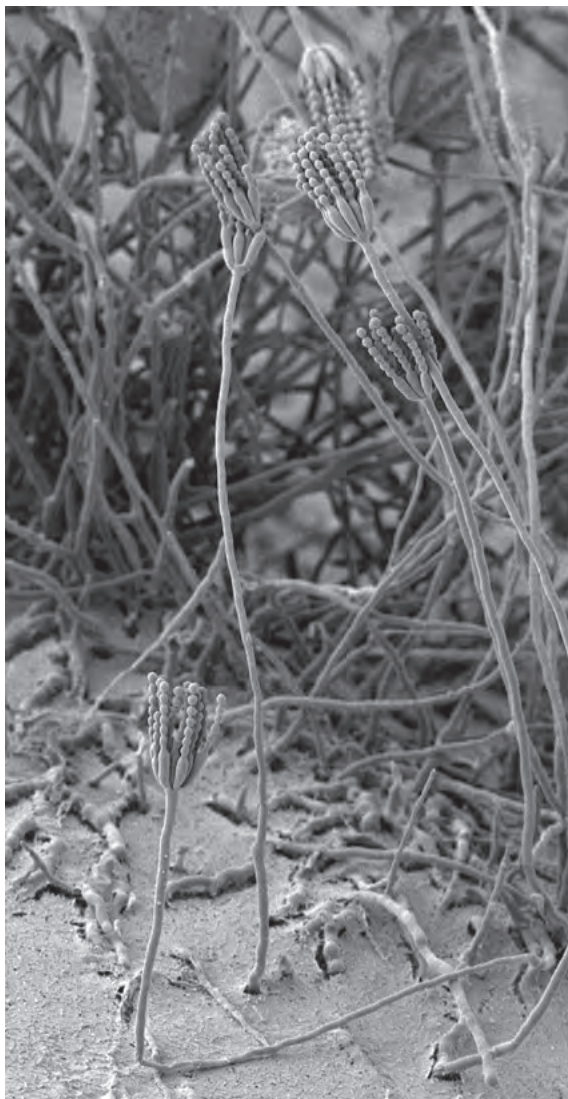
Ook in
voedselbederf
zijn
schimmels
heel specifiek

aanwezig. Schimmelplekken op sinaasappels worden altijd (!) door *Penicillium italicum* (blauw-groene plekken), *Penicillium digitatum* (olijf-bruine plekken) of *Penicillium ulaiense* veroorzaakt. Andere *Penicillium*soorten zijn niet in staat om rot in citrusvruchten te bewerkstelligen. Ook de bruine zachte plekken op appels worden bijna uitsluitend door *Penicillium* veroorzaakt (meestal *P. expansum*,

soms o.a. *P. crustosum*, *P. solitum*). *Penicillium roqueforti* is ook een belangrijk bederforganisme van onder andere roggebrood en andere bakkerijproducten.

De aanwezigheid van deze schimmels op levensmiddelen is ook een voedselveiligheidskwestie omdat ze giftige stoffen (mycotoxines) kunnen vormen. Bekende mycotoxines zijn patuline in

Scanning elektronen-microscopische foto van *Penicillium*, in zijn geheel en een close-up van het penseelvormige hoofd vol sporen. Aanvankelijk zijn de sporen wit en kleuren vervolgens blauw, zoals goed te zien is op citrusvruchten.





De oranje gekleurde schimmel *Penicillium maximae* is vernoemd naar onze Koningin Maxima. De hele koninklijke familie heeft inmiddels een schimmel op naam, zo is er een *P. vanoranjei*, *P. amaliae*, *P. alexiae* en een *P. arianae*.

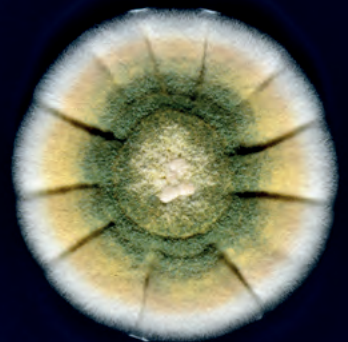
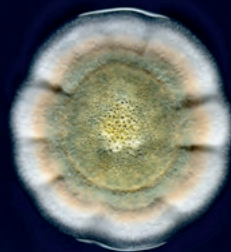
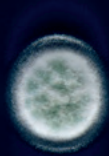
appelsap (*P. expansum*), ochratoxine A in granen en worsten (*P. verrucosum*, *P. nordicum*) en citrinine in granen en vruchten (*P. citrinum*, *P. verrucosum*, *P. expansum*).

Sommige soorten hebben een positieve toepassing in voedsel fermentatie. De bekendste voorbeelden zijn *Penicillium camemberti* en *Penicillium roqueforti* die worden gebruikt voor de productie van Brie en Roquefort kazen. Maar ook op de witte buitenzijde van gefermenteerde worsten, zoals salami, is schimmelmateriaal (*Penicillium nalgiovense*) aanwezig.

Uit de grond

Het grootste deel van de nu bekende *Penicillium*-soorten zijn afkomstig uit grond. Daar zijn ze ook gemakkelijk uit te isoleren. Dit blijkt onder meer uit het *citizen science*-project op het Westerdijk Instituut. In dit project hebben kinderen en families grond uit de eigen tuin verzameld, opgestuurd en vervolgens zijn deze monsters op de aanwezigheid van nieuwe schimmels onderzocht.

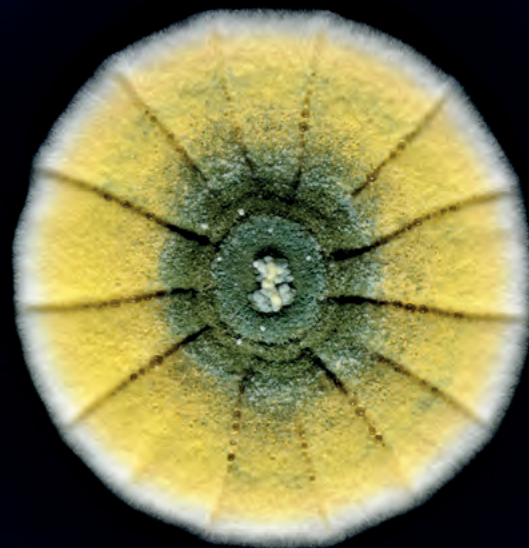
Meestal werden bekende *Penicillium*-soorten in de grond monsters aangetroffen. Maar ook enkele nieuwe soorten zijn ontdekt en vernoemd naar de inzender, zoals *Penicillium vankrimpenii* die gevonden is in grond afkomstig van de familie Van Krimpen. Dit laat zien dat de schimmeldiversiteit zelfs in Nederland, waar al veel diversiteitsstudies zijn uitgevoerd, nog niet volledig bekend is. Ook andere diversiteitsonderzoeken laten zien dat nog veel soorten te ontdekken zijn. Mogelijk dat die op hun beurt weer een bijdrage kunnen leveren aan de ontdekking van nieuwe antibiotica of andere bioactieve stoffen en zo soelaas bieden voor de bestrijding van bacteriën die resistent zijn tegen de huidige antibiotica.

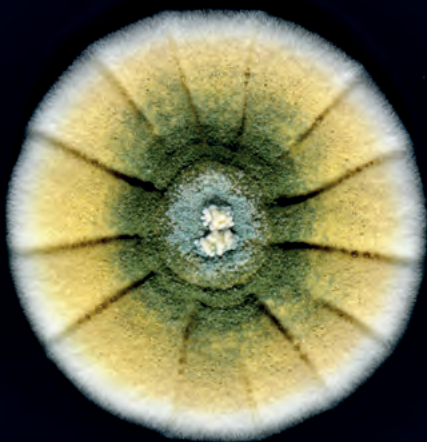


Schimmelgroei in beeld, *Talaromyces calidicanus*

■ WIM VAN EGMOND EN ASTRID VAN DE GRAAF

Fragmenten uit een *timelapse*-opname van de groei van *Talaromyces calidicanus* op een voedingsbodem gedurende twee weken bij kamertemperatuur. De schimmelkolonie verandert tijdens de groei door de vorming van sporen mooi van kleur. Op een gegeven moment vormt de schimmel zeer grote sporendragende uitsteeksels van 2-6 millimeter (synnemata), die omhoog steken uit het midden van de kolonie, een soort minipaddenstoelen. Ook vormen zich druppels op het oppervlak. Daar kunnen afhankelijk van de schimmelsoort eiwitten, gifstoffen of andere uitscheidingsstoffen in zitten.

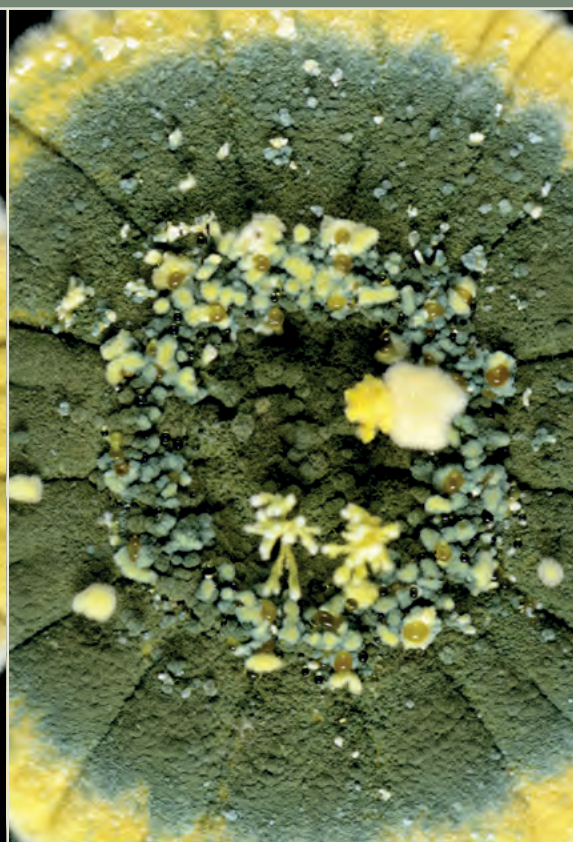
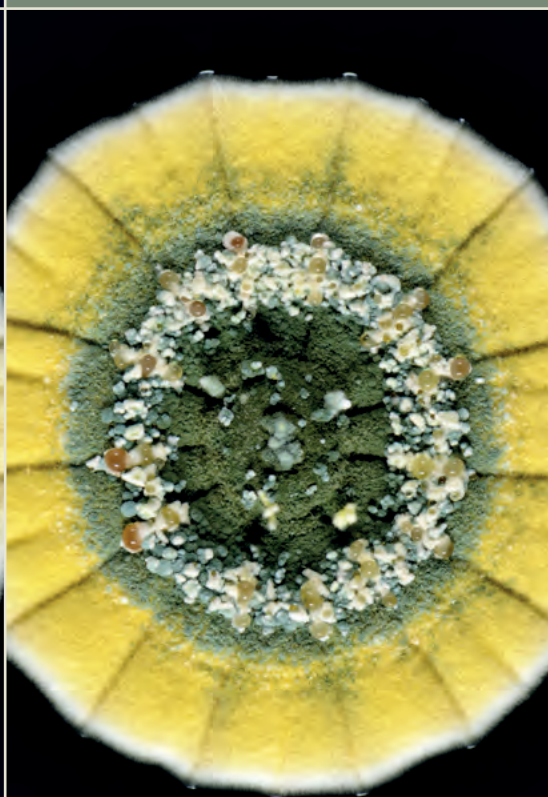
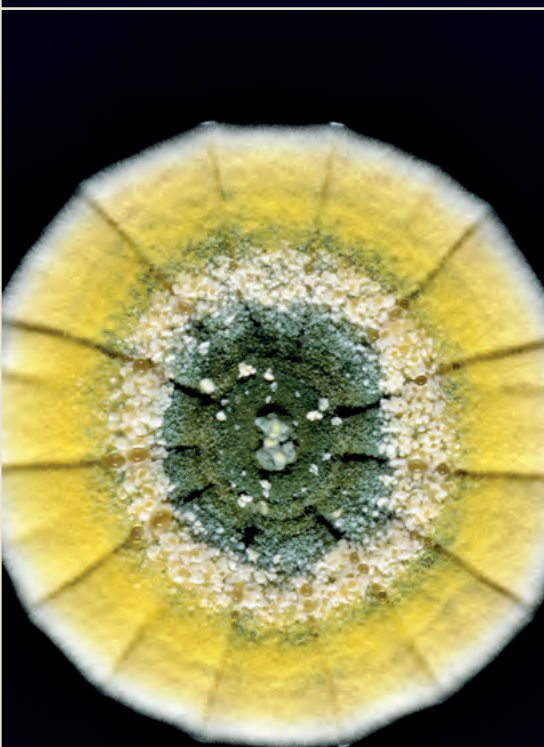




DE BODEMSCHIMMEL *Talaromyces calidicanius* behoort tot de familie van de *Trichocomaceae* (ascomyceten) en is verwant aan soorten behorende tot de genera

Penicillium en *Aspergillus*. Deze schimmels komen wereldwijd voor in de bodem en composterend plantaardig materiaal en sommige soorten kunnen onder extreme leefomstandigheden groeien.

Het geslacht *Talaromyces* werd in 1955 geïntroduceerd voor *Penicillium*soorten die zachte katoenachtige sporezakjes maken die omgeven zijn door een netwerk van schimmeldraden. Nu schimmels niet meer op uiterlijke kenmerken maar op basis van DNA-analyse worden ingedeeld, behoren nu ook enkele medisch en biotechnologisch belangrijke soorten van *Penicillium* tot *Talaromyces*. Zo wordt de bodemschimmel *Talaromyces pinophilus* gebruikt voor de productie van enzymen.





Voorlopig zijn het nog kunstvoorwerpen, maar vazen en schalen en zelfs kleding gemaakt van of door schimmels lijkt al mogelijk. Wie durft het aan?

Schimmel als bouwmeester

Schimmels zijn niet alleen kampioen in het afbreken van plantaardig materiaal. Ook als producent van hernieuwbare biobrandstoffen, biochemicalïën, bioplastic en andere materialen, krijgen ze een steeds grotere vinger in de pap. Door schimmels genetisch aan te passen, kunnen ze allerlei enzymen en therapeutische eiwitten maken. Ook als biologische vervanger van chemische gewasbeschermingsmiddelen tegen plaaginsecten en tegen andere schimmels zijn schimmels inzetbaar. Komt daarmee de duurzame samenleving weer een stapje dichterbij?

Biobrandstoffen

■ PROF. DR. IR. TON VAN MARIS

WE LEVEN in een bijzonder tijdperk in de menselijke geschiedenis. Nog nooit is de levensstijl van de mens zo afhankelijk geweest van één grondstof: olie. We gebruiken olie voor het maken van plastics, geneesmiddelen, asfalt voor wegen en brandstoffen voor auto's, vrachtwagens, vrachtschepen en vliegtuigen. Hoewel dit geleid heeft tot een geweldige welvaart en economische groei zijn er twee belangrijke redenen om op zoek te gaan naar alternatieven. Ten eerste duurt het geologische proces voor het maken van olie miljoenen jaren, terwijl de mensheid de olie in een paar eeuwen aan het opmaken is. Dit betekent dat olie niet langer beschikbaar zal zijn als brandstof voor

toekomstige generaties. Een tweede en nog urgenter probleem is dat met de verbranding van olie koolstof, dat miljoenen jaren diep in de aarde was opgeslagen, als koolstofdioxide (CO₂) in de atmosfeer vrijkomt. Deze CO₂ resulteert in het broeikas-effect en een snelle toename van de gemiddelde temperatuur op aarde. Kortom, in onze huidige op olie gebaseerde economie betalen we alleen de prijs voor het oppompen van de olie uit de aarde en niet wat het zou kosten om duurzame brandstoffen te produceren als onderdeel van een circulaire economie.

Bio-ethanol

Misschien wel het bekendste voorbeeld van het gebruik van schimmels door de mens is de productie van bier, brood en wijn, waarbij de gist *Saccharomyces* de suikers uit tarwe, gerst of druiven

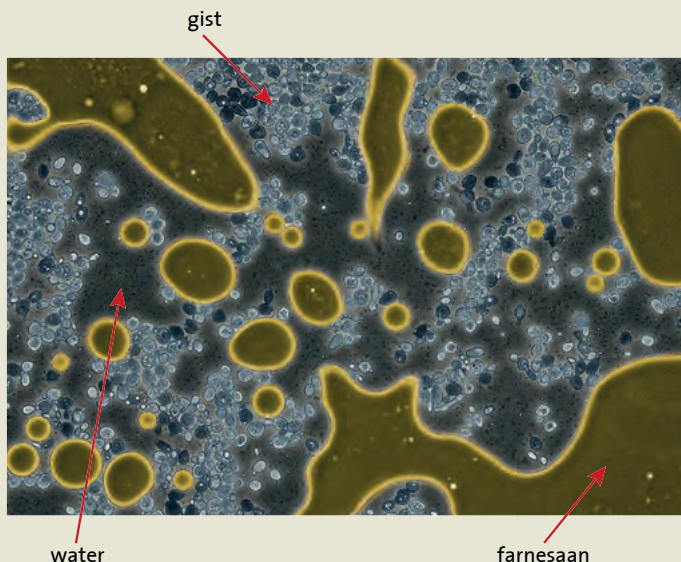
Schimmels kunnen biobrandstof produceren uit biet, graan en mais

omzet in alcohol en CO_2 . Alcohol kan niet alleen gedronken worden, maar is ook een goed alternatief voor benzine. In Brazilië wordt ethanol op basis van rietsuiker dan ook al meer dan 50 jaar verkocht als autobrandstof. Tijdens de groei van suikerriet, maar ook van andere planten, worden CO_2 en zonlicht samen omgezet in suikers en ander plantaardig materiaal. Gist kan de rietsuiker vervolgens omzetten in ethanol. Bij de verbranding van ethanol in een motor komt ook CO_2 vrij, maar die CO_2 wordt bij de volgende groeicyclus van het suikerriet weer gebruikt en kan potentieel resulteren in een CO_2 neutrale, hernieuwbare biobrandstof: bio-ethanol.

Houtsuiker

Op dit moment, worden door gisten gemaakte biobrandstoffen hoofdzakelijk gemaakt uit makkelijk te verwerken suikers, zoals sacharose uit suikerriet en suikerbiet of zetmeel uit graan en mais. Als biobrandstoffen ook gemaakt kunnen worden uit reststromen van de landbouw, zoals bijvoorbeeld

Het 3-fasensysteem (farnesaan, water en gist) tijdens de productie van biodiesel.



tarwestro of maisloof, vergroot dit niet alleen de mogelijke productievolumes, maar voorkomt het ook ongewenste competitie tussen productie van voedsel en brandstoffen. In dit scenario, waar brandstof en voedselproductie hand in hand gaan en elkaar versterken, is naast gist, ook een belangrijke rol weggelegd voor de filamenteuze schimmels.

Stro en maisloof zijn door gist en veel andere micro-organismen moeilijk af te breken, omdat het niet bestaat uit simpele glucose- of sacharosesuikers maar uit cellulose waarin de suikers in lange ketens zitten. Veel filamenteuze schimmels maken speciale enzymen die cellulose wél af kunnen breken. Een bekend voorbeeld hiervan is de schimmel *Trichoderma reesei*, die in de tweede wereldoorlog ontdekt is op rottende katoenen (cellulose) tenten van het Amerikaanse leger. Nadat deze enzymen de cellulose afgebroken hebben, kan gist de vrijgekomen suikers omzetten in bio-ethanol. Om niet alleen glucose, maar ook de vrijgekomen houtsuikers xylose en arabinose om te zetten in bio-ethanol wordt hierbij een genetisch gemodificeerde gist gebruikt. De afgelopen drie jaar zijn in de Verenigde Staten en Brazilië de eerste fabrieken gestart, die deze combinatie van schimmelenzymen en gist gebruiken om maisloof en uitgeperst suikerriet om te zetten in bioethanol.

Nieuwe brandstoffen

De razendsnelle ontwikkeling van de technieken om industriële micro-organismen genetisch te modifieren maakt het niet alleen mogelijk om ook suikers zoals xylose en arabinose efficiënt om te zetten in bio-ethanol, maar kan eveneens gebruikt worden om nieuwe biobrandstoffen te maken. Deze nieuwe biobrandstoffen hebben een hogere energiedichtheid of lijken qua verbrandingseigenschappen meer op biodiesel of kerosine. Een aansprekend voorbeeld hiervan is de productie van de biodiesel farnesaan met een genetisch gemodifi-

Biobrandstoffen

Biobrandstoffen zijn brandstoffen die gemaakt worden uit biomassa. Onder deze verzamelnaam vallen bijvoorbeeld ook biodiesel gemaakt uit plantaardige oliën of biogas uit de fermentatie van dierlijke mest of huishoudelijk afval. Hier worden echter alleen biobrandstoffen beschreven die met gisten of schimmels gemaakt worden uit suikers of plantaardige (rest) stromen.



ceerde gist, die oorspronkelijk ontworpen was voor de productie van het anti-malariamedicijn artimisinine door het Californische bedrijf Amyris. Dit maakt het mogelijk om biobrandstoffen te maken met verschillende eigenschappen die optimaal geschikt zijn voor vrachtwagens, vrachtschepen of voor de luchtvaart. Zo kunnen biobrandstoffen, samen met andere technologische ontwikkelingen zoals elektrische personenauto's, bijdragen aan een duurzame samenleving die niet langer afhankelijk is van brandstoffen uit olie.

Schimmels als materiaal

■ DR. PAULINE KRIJGSHELD

PADDENSTOELEN WORDEN niet alleen als voedsel gebruikt maar worden ook op andere onverwachte manieren toegepast. 'Ijsman' Ötzi (3300 v. Chr.), die in 1991 op de grens van Italië en Oostenrijk werd gevonden, had in een leren zakje een viertal objecten bij zich. Deze objecten waren gemaakt van de tonderzwam *Fomes fomentarius* en van de berkenzwam *Fomitopsis betulina* (voorheen *Piptoporus betulinus*). Beide schimmels behoren tot de buisjeszwammen (de polypores) en werden mogelijk gebruikt als tondel. Hiertoe werd een specifieke katoenachtige laag uit deze paddenstoelen gebruikt. Deze laag, Amadou, werd in repen gesneden en geslagen totdat deze zacht was. Amadou kan makkelijk vlamvatten en smeult lange tijd door. Zo gebruikte men vroeger Amadou, gedrenkt in gier en later in nitriet of salpeterzuur, in vuursteenpistolen om vuursteenvonken te vangen en brandend te houden totdat het buskruit ontstak. De echte tonderzwam werd lang gebruikt als tondel, maar is op den duur vervangen door de lucifer en later de aansteker.

Fomes fomentarius werd in de 18^e en 19^e eeuw ook gebruikt voor een aantal medicinale doeleinden. Omdat het antibacteriële eigenschappen heeft, werd het vaak als verband of als tinctuur op wonden gebruikt. Naast medicijn en tondel werd het vruchtlichaam ook gebruikt in kleding, hoeden en om visnetten te drogen. Nog steeds worden er op kleine schaal, met name in Roemenië, hoeden of tassen van Amadou gemaakt.

Schimmel als grondstof

Paddenstoelen zijn slechts een klein onderdeel van de biomassa van een schimmel. Het grootste deel van de schimmel, het zogenaamde mycelium, bevindt zich in de bodem of bijvoorbeeld in een



Een jurk geheel gemaakt van schimmelmateriaal.

gevalle boom. Het mycelium bestaat uit een netwerk van schimmeldraden (hyfen) en lijkt onder de microscoop erg op textiel door zijn 'geweven' structuur. Onlangs is er dan ook van het mycelium van de basidiomycete *Schizophyllum commune* een jurk gemaakt. Het voordeel van mycelium boven katoen is dat het overal kan groeien, dat het bij indrogen aan elkaar hecht waardoor naald en draad niet langer nodig zijn en dat het groeien relatief weinig water kost. Bovendien kan de schimmel achteraf zijn eigen textiel repareren en bevat schimmeltextiel stoffen die de huid voeden en verjongen.

Het pure mycelium kan ook gebruikt worden om leerachtige, plasticachtige of piepschuimachtige materialen te maken. Op dit moment gebruikt de maatschappij veel plastic materialen, voornamelijk gemaakt uit ruwe olie. De voorraad aardolie

is echter eindig en gebruik van olie draagt bij aan klimaatverandering. Onze maatschappij zal daarom moeten overgaan op duurzame alternatieven die makkelijk kunnen worden afgebroken en hergebruikt, kortom een circulaire economie. *S. commune* en andere paddenstoelvormende schimmels (basidiomyceten) kunnen op allerlei plantaardige afvalstromen groeien zoals hout, zaagsel en stro, of op afval van de katoenindustrie. Om er voedingsstoffen uit te krijgen, breken schimmels het substraat af. Hiertoe doorgroeien de hyfen het restmateriaal. De hyfen zijn plakkerig en fungeren tevens als touw, waardoor de afvaldeeltjes die nog niet zijn afgebroken aan elkaar worden gebonden. Als we de schimmel zijn gang laten gaan ontstaat het pure mycelium dat bijvoorbeeld als textiel kan worden gebruikt. Ook kunnen er leer- en plasticachtige materialen uit worden gemaakt. Echter, we kunnen de schimmel ook eerder in het proces afdoen via een simpele verhitting. Hierdoor ontstaat een uniek composietmateriaal van afvaldeeltjes die verbonden zijn met schimmeldraden.

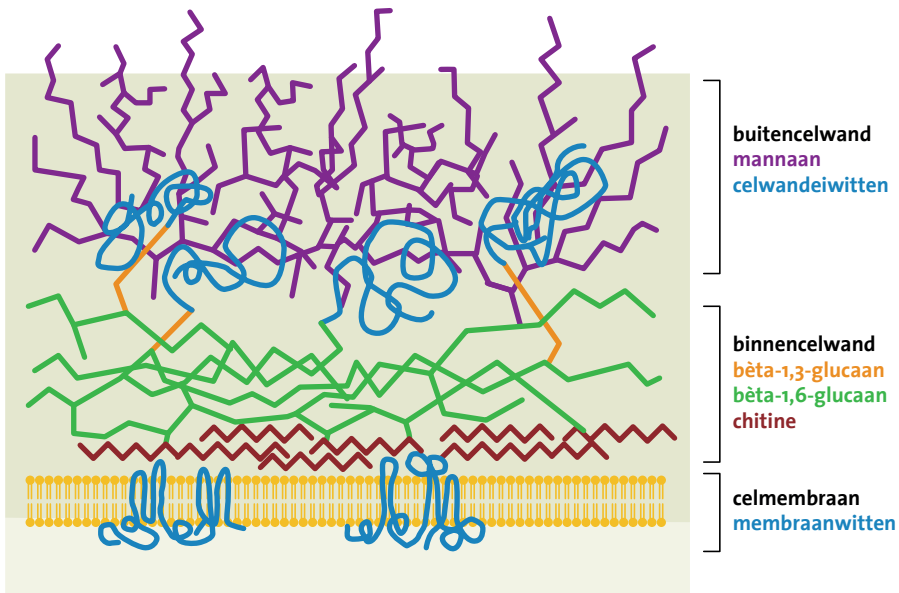
Puur mycelium en myceliumcomposieten hebben totaal verschillende eigenschappen; zo is puur mycelium textielachtig, terwijl de composieten eerder richting kurk- en houtachtige eigenschappen hebben. Het nadeel van puur mycelium is dat het produceren hiervan relatief lang duurt en dat de productieopbrengst lager is. Composietmaterialen van schimmels daarentegen zijn sneller te verkrijgen omdat niet het hele substraat afgebroken hoeft te worden en de opbrengst hoger is.

Mechanische eigenschappen.

De mechanische eigenschappen van mycelium, dat wil zeggen hoe elastisch, flexibel of stevig het materiaal is, hangen nauw samen met de eigenschappen van de celwand van de schimmel. De samenstelling van de celwand varieert sterk tussen schimmels, die daardoor verschillende mechanische eigenschappen hebben. De celwand zorgt



Mycelium materialen met eigenschappen die lijken op leer, hout, piepschuim.



Celwand van een schimmel bestaat uit chitine, bèta-1,3-glucaan, bèta-1,6-glucaan, mannaan (mannoseketens) en celwandeiwitten. Chitine zorgt voor de rigiditeit van de celwand, terwijl bètaglucanen voor elasticiteit zorgen.

voor stevigheid van de schimmel en bestaat voornamelijk uit eiwitten en polysachariden. Glucan en chitine zijn de meest voorkomende polysachariden in de celwand. Chitine bestaat uit lange ketens van moleculen die onderling verbonden zijn via waterstofbruggen, wat chitine heel rigide maakt. Chitine zorgt dan ook voor de stabiliteit en stijfheid van de celwand. De hoeveelheid chitine in de celwand verschilt per schimmel. Zo bestaat 1-2% van het drooggewicht van de celwand van bakkersgist uit chitine. Dit percentage is veel hoger bij filamenteuze schimmels zoals *Aspergillus* (10-30%) of *S. commune* (10%). De bètaglucanen zorgen met name voor de elasticiteit van de celwand. Deze glucanen zijn verknoopt met andere glucanen en het chitine.

De leeftijd van het mycelium, maar ook externe factoren zoals licht, CO_2 , en het gebruikte type restmateriaal hebben invloed op de eigenschappen van myceliummateriaal. Door deze factoren te variëren kunnen er dan ook verschillende materialen gemaakt worden. Dit kan ook middels verschillende nabewerkingen, zoals door te coaten of door het materiaal via chemische reacties extra te laten verknopen. Materialen op basis van schimmels kunnen in de toekomst dan ook plastics, leer en katoen gaan vervangen, en zo een bijdrage leveren aan een circulaire economie.

De schimmelfabriek

■ PROF. DR. PETER PUNT

NU DE vraag naar duurzame biobrandstoffen en chemische verbindingen zoals bouwstenen voor bioplastics toeneemt, stijgt ook de interesse in industriële biotechnologie die hiervoor nuttige enzymen kan leveren. Schimmels zijn van nature heel efficiënt om de hier voor benodigde enzymen te produceren. Dit doen ze namelijk al voor de productie van voedingsmiddelen en veevoer maar ook voor andere consumentenproducten, zoals wasmiddelen, cosmetica, gezondheidsproducten en geneesmiddelen worden enzymen gebruikt.

Eeuwenoud gebruik

De kennis van het gebruik van schimmels voor enzymproductie komt voort uit de meer traditionele toepassingen van schimmels bij de productie van voedingsmiddelen. Gebruik van schimmels bij de productie van Japanse rijstwijnen voert zelfs terug op een periode van vóór onze huidige jaartelling. Sinds de 10^e eeuw na Christus worden opzettelijk schimmelsporen toegevoegd tijdens de voedselproductie, waardoor men meer controle kreeg op het product. Tot dit moment was men afhankelijk van schimmelsporen die 'toevallig kwamen aanwaaien'. Van gerichte industriële productie van specifieke enzymen met schimmels is voor het eerst sprake in een patentaanvraag van Jokichi Takamine uit 1894 met daarin de beschrijving van amylaseproductie in *Aspergillus oryzae* onder andere voor de bereiding van alcohol. Vanaf dit moment ging het snel. In 1938 verscheen een eerste Engelstalig tekstboek voor het onderwijs in de industriële mycologie, waarin voor biochemici werkzaam in de industrie, de wereld van schimmels werd uiteengezet. In dit handboek werden verschillende *Aspergillus*soorten uitgebreid beschreven. Inmiddels zijn er vele tientallen met schimmels geproduceerde enzymen commercieel

beschikbaar. Een drietal bedrijven met vestigingen in Nederland: DSM, DuPont en Unilever, hebben hier een grote rol ingespeeld.

Stamverbetering

Aanvankelijk werden schimmels voor industriële toepassing geschikt gemaakt met klassieke stam- en proces-verbeteringstechnieken. Stamverbetering was gebaseerd op selectie van geschikte organismen met hogere productiecapaciteit. Door de ontwikkeling van de moleculaire biologie in de zeventiger jaren van de vorige eeuw werd het mogelijk om schimmels gericht genetisch te modificeren om zo specifieke industriële enzymen te produceren. Zo kon de schimmel niet alleen de eigen enzymen zoals amylases in grotere hoeveelheden produceren, maar ook enzymen van andere schimmels en andere organismen. Dit leidde tot een scala van nieuwe toepassingen. Zoals de productie van het enzym chymosine, een dierlijke enzym dat in de kaasbereiding wordt gebruikt bij het stremmen van het melk en dat normaal gesproken uit kalvermagen wordt geïsoleerd.

Verder werd al snel in diverse onderzoeksgroepen gewerkt aan de productie van farmaceutisch relevante eiwitten, met name insuline voor de behandeling van diabetes. Van dit eiwit kan slechts een heel beperkte hoeveelheid worden geïsoleerd uit dierlijk of menselijk materiaal, waardoor er niet voldoende voor patiënten beschikbaar was. Bovendien kwam later aan het licht dat uit dieren geïsoleerde eiwitten risico's opleverden voor allergische reacties en besmetting met dierlijke ziekteverwekkers, zoals prionen en virussen. Inmiddels wordt daarom vrijwel alle insuline geproduceerd op basis van industriële biotechnologie waarbij gebruik wordt gemaakt van schimmels.

Productiehobbels

Bovengenoemde voorbeelden waren niet meteen succesvol. Al spoedig bleek dat de geproduceerde



Fermentatiereactoren waarin gisten en schimmels worden getest voordat ze worden ingezet voor grootschalige productie in de fabriek.



Het gebruik van schimmels in de industrie kan nog enorm groeien

hoeveelheid van deze schimmelvreemde eiwitten, in geen verhouding stond met de hoeveelheid van schimmeleigen eiwitten. Het bleek dat de schimmelvreemde eiwitten in een rap tempo werden afgebroken door proteases, eiwitsplitsende enzymen, die de schimmel zelf produceert.

Voor het probleem van afbraak door proteases zijn inmiddels wel gedeeltelijke oplossingen gevonden, maar desondanks is het nog steeds één van de grootste struikelblokken bij het efficiënt produceren van niet-eigen eiwitten in schimmels. Inmiddels is wel meer bekend hoe in een veel gebruikte industriële schimmel *Aspergillus niger* de productie van proteases op genniveau geregeld wordt. Op basis van die kennis is het mogelijk om proteaseproductie gericht aan te pakken. In een andere industrieel relevante schimmel *Trichoderma reesei*, bleek proteaseproductie verrassend genoeg totaal verschillend geregeld. Dit geeft aan dat we nog maar weinig weten over de biologische diversiteit van schimmels. Er is dus nog veel te ontdekken om te komen tot een optimale schimmel als fabriek van schimmelvreemde eiwitten.

Om een schimmel meer robuust en algemeen toepasbaar te maken voor industriële schaal zijn er nog meer problemen op te lossen, zoals de zuurstofvoorziening, roerbaarheid van de kweek, zuurproductie en de neiging van schimmels om overal op en aan te groeien. Over de groei van schimmels en de verschillen tussen schimmels onderling is helaas nog weinig toepasbare kennis beschikbaar. Aan de universiteiten van Leiden en Utrecht wordt hier uitgebreid fundamenteel onderzoek aan gedaan.

Chemicaliën

Naast de productie van enzymen en farmaceutische eiwitten, zijn schimmels ook bij uitstek geschikt voor de productie van grondstoffen voor de chemische industrie. Met name organische zuren, zoals citroenzuur, gluconzuur en itaconzuur kunnen schimmels in hoeveelheden van honderden grammen per liter produceren op basis van suikers als uitgangsstof. Deze verbindingen vinden hun toepassing in een breed scala aan toepassingen zoals in de productie van bioplastics.

Het gaat hierbij om complexe biochemische syntheseroutes in de schimmelcel waarbij meerdere genen een rol spelen en waarvoor het afregelen van de syntheseroute zeer belangrijk is. Het verder ontrafelen van de controle en biosynthese systemen zal helpen om nog meer van deze zuren te produceren.

Nieuwe benaderingen zoals de systeembioologie gaan hierbij helpen. Hiermee is het mogelijk om in elk experiment van alle genen, eiwitten en metabolieten een momentopname te maken en zo verschillende condities te vergelijken. Onderzoekers kunnen op die manier aanwijzingen vinden om met gerichte stamverbetering de processen verder te verbeteren en oplossingen te vinden voor productieproblemen zoals proteasevorming, draadvormige schimmelgroei en de controle van biochemische routes.

Biocontrole: schimmels tegen insect

■ DR. PETER BAKKER

PLANTEN WORDEN voortdurend belaagd door insecten, schimmels, bacteriën en virussen. Hierdoor gaat elk jaar een zeer groot deel van de oogst in land- en tuinbouw verloren. Terwijl met het oog op de snel groeiende wereldpopulatie de voedselproductie juist moet toenemen, en het liefst op een duurzame manier waarbij gezondheid en milieu centraal staan.

Het gebruik van chemische gewasbeschermingsmiddelen wordt door strenge regelgeving steeds verder afgebouwd, waardoor er grote behoefte is aan de ontwikkeling van milieuvriendelijke alternatieven. Schimmels zijn daar één van. Bepaalde schimmels veroorzaken namelijk geen ziekte in planten, maar wel in andere schimmels of in insecten. Dit opent mogelijkheden om schimmels in te zetten als beschermer van planten tegen ziekten en plagen.

Keverkiller

Het gebruik van schimmels voor bestrijding van schadelijke insecten heeft een lange historie. Al in 1879 werd de schimmel *Metarhizium anisopliae* onderzocht op een beschermende werking tegen schadelijke kevers in tarwe en suikerbiet. Deze schimmel dringt insecten binnen door een combinatie van brute kracht en enzymen die de buitenkant van het insect oplossen. Dat gebeurt als volgt: de sporen van de schimmel ontkiemen op het oppervlak van het insect. Deze vormen een aanhechtingsorgaan, het zogenaamde appressorium, waarin een zeer hoge druk wordt opgebouwd. Hierdoor kan de schimmel mechanisch de harde

buitenlaag (cuticula) doorboren, geholpen door de uitgescheiden enzymen die het pantser van het insect oplossen.

Vervolgens groeit de schimmel door het lichaam van het insect heen terwijl het toxische stoffen uitscheidt waaraan de gastheer overlijdt. Uiteindelijk groeit de schimmel weer uit het dode insect dat weldra door massale productie van schimmelsporen een olijfgroene kleur krijgt. *Metarhizium* wordt commercieel toegepast in bijvoorbeeld de teelt van uien en aardbei ter bestrijding van trips, witte vlieg, mijt en snuitkevers.

Niet alleen plaaginsecten maar ook microbiële ziekteverwekkers van planten kunnen met schimmels worden bestreden. De best bestudeerde en meest toegepaste schimmel die plantengroei kan bevorderen door ziekte te onderdrukken is *Trichoderma harzianum*. Het ziekteonderdrukkend vermogen van *Trichoderma* werd al in 1932 voor het eerst beschreven waarbij werd waargenomen dat de beschermer parasiteert op de ziekteverwekkende schimmel. *Trichoderma* wordt commercieel toegepast in de teelt van groenten, fruit, snijbloemen, bloembollen, bomen en struiken en tegen een groot aantal ziekteverwekkers zoals *Fusarium oxysporum*, *Pythium*soorten, *Rhizoctonia solani* en *Sclerotinia sclerotiorum*.

Veelzijdige werking

Voor succesvolle toepassing is het belangrijk om te weten hoe *Trichoderma* de plant beschermt. Deze schimmel blijkt zeer veelzijdig en werkt niet alleen direct in op de ziekteverwekkers maar ook op de plant. *Trichoderma* remt ziekteverwekkende

en en schimmels



De schimmel *Metarhizium* kan worden ingezet om op een milieuvriendelijke manier sprinkhanenplagen te beheersen.

schimmels direct door parasitisme of de productie van toxines. Hierbij eet *Trichoderma* het slachtoffer letterlijk op door op en in de draden van de andere schimmel te groeien of het slachtoffer gaat dood door de toxische verbindingen die *Trichoderma* produceert.

Sommige ziekteverwekkende schimmels gaan pas ontkiemen als de plantenwortel verbindingen afscheidt die dat stimuleren. *Trichoderma* kan dit mechanisme saboteren door de betreffende verbindingen af te breken waardoor de ziekteverwekker niet ontkiemt.

Een andere bijzondere manier waarop planten kunnen worden beschermd door deze schimmel is een verhoging van de afweer van de plant zelf. Planten zijn in staat zich te verweren tegen ziekteverwekkers en insecten, maar dat verweer komt vaak te laat of is te zwak. *Trichoderma* kan de afweer van de plant op scherp zetten waardoor de plant sneller en effectiever kan reageren. De veelzijdigheid van *Trichoderma* wordt nog eens benadrukt doordat deze schimmel de groei van planten ook kan verbeteren in afwezigheid van ziekten of plagen.

Ook andere schimmels, die in staat zijn om de groei van planten te stimuleren en om ziekteverwekkers of plaaginsecten te onderdrukken, worden gebruikt voor de verdere ontwikkeling van milieuvriendelijke gewasbescherming. Voorbeelden zijn *Beauveria bassiana*, *Coniothyrium minitans*, *Fusarium oxysporum*, *Gliocladium virens*, *Paecilomyces fumosoroseus*, *Phlebiopsis gigantea* en *Verticillium lecanii*. Voordat deze schimmels worden ingezet tegen schadelijke insecten is het belangrijk om na te gaan of ze niet ook nuttige insecten aantasten of andere gewassen. Zo is een schimmel als *Trichoderma* bijvoorbeeld wel een ziekteverwekker in de champignonenteelt. Uitgebreide kennis van mechanismen van biologische gewasbescherming en van de ecologie van de schimmels is daarom onmisbaar voor een duurzame en veilige inzet van deze schimmels in land- en tuinbouw.

Epiloog: een schatkist, waard om behoedzaam mee om te gaan

■ PROF. DR. PEDRO CROUS

SCHIMMELS VERTEGENWOORDIGEN een koninkrijk van organismen dat nauwer verwant is aan dieren dan aan planten. Alhoewel we tegenwoordig 100.000 schimmelsoorten kennen, veronderstellen we dat het totaal aantal schimmels wereldwijd ergens tussen de 1,5 miljoen en 5,1 miljoen zal liggen. De meesten daarvan kunnen waarschijnlijk niet als reïncultuur opgekweekt worden. Schimmels zijn overal, in de lucht, water en bodem, en in al het gezonde plantenmateriaal dat we zien, veelal als symbiotische endofyten of als latente pathogenen. Ze spelen een essentiële rol in de groei van planten, alwaar zij een symbiotische relatie aangaan met de wortels. Ze zijn ook cruciaal in de afbraak van dood plantenmateriaal en fungeren als de recyclers van voedingsstoffen van onze planeet.

De donkere kant

Het zal de lezer van dit cahier duidelijk zijn geworden dat schimmels zowel een donkere als een lichte kant hebben. Wat betreft de negatieve kant, hebben schimmels door de eeuwen heen een significante invloed gehad op ons leven, zoals Sint-Antoniusvuur en de heksenvervolging van Salem, veroorzaakt door het eten van granen die waren aangetast door *Claviceps purpurea*. Zo ook de Grote Ierse hongersnood, veroorzaakt door aardappelrot door *Phytophthora infestans*, die leidde tot een massale emigratie van de Ieren. Of de Nederlandse iepenziekte; *Ophiostoma ulmi* doodde bijna alle iepen in Europa en de Verenigde Staten. Schimmels spelen een grote rol in het bederf van

de oogst van een grote diversiteit aan gewassen, of produceren gifstoffen (mycotoxines) in opgeslagen voedsel zodat dit ongeschikt is voor menselijke consumptie.

Niet alleen planten lijden onder schimmelinfecties, ook mensen en dieren. Soms zijn dit ogenschijnlijk ongevaarlijke maar vervelende infecties zoals haarroos veroorzaakt door *Malassezia* en voet-schimmel die wordt veroorzaakt door *Trichophyton*. Mensen met een gecompromitteerd afweersysteem lopen meer risico op serieuze problemen, aangezien zij vatbaar zijn voor een grote variëteit aan schimmelinfecties. In sommige gevallen, zoals bij *Aspergillus fumigatus*, worden de schimmels resistent tegen schimmelwerende middelen, zodat ze extreem moeilijk onder controle te houden zijn. Onderzoek lijkt uit te wijzen dat het gebruik van antischimmelmiddelen in de landbouw potentieel een rol speelt in de opbouw van resistentie in schimmels die gevaar voor mensen opleveren. Dit geeft stof tot nadenken; hoe gaan we om met onze omgeving en wat voor effect heeft de bestrijding van plantpathogenen met excessief gebruik van antischimmelmiddelen op andere schimmels die later een humaan pathogeen blijken te zijn.

De lichte kant

Hoewel we hier in het Westen tot voor kort weinig eetbare schimmels consumeerden, is dat een ander verhaal in Azië; een standaardmaaltijd daar bevat gemakkelijk zo'n tien soorten schimmels. De commerciële paddenstoelenindustrie is een belangrijke sector in Nederland. En een leven zonder de gist *Saccharomyces* is bijna ondenkbaar. Hoe moe-

ten we anders bier en wijn fermenteren en brood laten rijzen. Tegelijkertijd kunnen schimmels ook worden gebruikt als biologische bestrijders, zoals *Trichoderma* ter bescherming van snoeiwonden bij planten, *Metarhizium* als bestrijder van insectenplagen of een scala aan verschillende schimmels dat invasief niet-inheems onkruid bestrijdt.

Naast een voedselbron, vertegenwoordigen schimmels ook een schatkist aan nieuwe metabolieten en enzymen. Het meest bekende voorbeeld hiervan is de penicillineproductie door *Penicillium rubrum*. Andere voorbeelden zijn de cholesterolverlager lovastatin, cyclosporine voor immuunsuppressie, griseofulvine om huidschimmels te behandelen, en het antibioticum cefalosporine.

Sleutel voor de bio-economie

Door de toename van antimicrobiële resistentie lijken schimmels de logische keuze om nieuwe antibiotica of antimycotica te produceren. Ook vertonen schimmels een brede variatie aan enzymen, waarvan er velen de sleutel kunnen bevatten tot de bio-economie van morgen omdat ze industriële processen kunnen simplificeren of optimaliseren en de potentie hebben om ons te verlossen van ongewenste kunststoffen en andere afvalproducten.

Schimmels, die in veel gevallen enge en ongewenste organismen zijn, kunnen tegelijk voor een betere toekomst van onze planeet zorgen. De groeipatronen van schimmels kunnen ons helpen om ons verkeersnetwerk beter te plannen, terwijl het mycelium van schimmels kan worden gebruikt als nieuw materiaal voor een scala aan industriële



Schimmels hebben een donkere en een lichte kant, een beetje zoals dr. Jekyll en mr. Hyde.

toepassingen, van kleding tot stoelen en verpakkingsmaterialen.

Schimmelenzymen en -metabolieten zijn instrumenteel voor toekomstige industriële processen. Door genetische modificatie kunnen schimmels, ook door hun nauwere verwantschap met mens en dier dan andere micro-organismen, geschikt worden voor uiteenlopende bioproducties. Om ze werkelijk te kunnen begrijpen en in te zetten om onze levenskwaliteit te verhogen, moeten we ze actief verzamelen voordat hun leefomgeving verdwijnt, en opslaan in een schimmelbank zodat we hun potentieel voor de bio-economie van de toekomst kunnen onderzoeken.

Meer lezen en kijken

Boeken en artikelen

- Het leven van paddenstoelen en schimmels, Jens Petersen, 2013, Knnv Uitgeverij.
- Beukenbloed – Over de liefde tussen boom en buurt, Wieke Eefting (2016) www.beukenbloed.nl
- Moderne biotechnologie: een nieuwe doos van Pandora? Johannes Tramper en Yang Zhu, 2009, Wageningen Academic Publishers, Wageningen.
- Magische paddenstoelen – een speurtocht naar de goddelijkheid, Joost Stalpers, Coolia 2009, 52: 3–6. www.mycologen.nl/Coolia/coolia521.htm

Websites

- De Nederlandse Mycologische Vereniging: www.mycologen.nl
- Overzicht van de biodiversiteit van korstmossen: www.verspreidingsatlas.nl
- Informatie over onderzoek aan korstmossen in Nederland: www.blwg.nl
- Lijst van schimmels in Nederland: http://wiki-visually.com/lang-nl/wiki/Lijst_van_schimmels_in_Nederland
- Bio Design Awards, biomaterialen van schimmel bieden creatieve uitdagingen voor kunstenaars (2016, fungal dress by Aniela Hoitink): www.badaaward.nl. (2017, invloed van hand-schimmels in Koreaanse eten thuis, Jiwon Woo, New York) <https://www.nwo.nl/actueel/nieuws/2017/drie-biokunstenaars-winnen-bio-art-en-design-award-2017.html>

Video's

- Waarom zijn schimmels eigenlijk heel tof? https://www.npo.nl/de-buitendienst/21-04-2017/vpwn_1266734
- Cordyceps: attack of the killer fungi (BBC) www.youtube.com/watch?v=XuKjBIBBAL8
- Hoe kreeg Nederland de kunst van het champignon telen in de vingers: https://www.npo.nl/keuringsdienst-van-waarde-terug-naar-de-basis/11-05-2017/KN_1690551
- Schimmel: Het Plastic van de Toekomst (2015) <https://motherboard.vice.com/nl/article/schimmel-het-plastic-van-de-toekomst>
- Schimmels, een wereldwijde uitdaging <http://knew.nl/nl/actueel/nieuws/nu-online-schimmels-een-wereldwijde-uitdaging>
- KennisCafé - Bier: van gist tot glas: <https://vimeo.com/album/2425325/video/222257141>
- Tomatenplanten met schimmelinfectie: <https://vimeo.com/222178738> Time-lapse video van een gezonde tomatenplant (links) en een tomatenplant besmet met de schimmel *Verticillium dahliae* (rechts).
- Fungal Futures: <https://vimeo.com/160718811> time-lapse movie voor tentoonstelling in Universiteitsmuseum Utrecht. 2016, www.fungal-futures.com/Projects
- Leven met schimmel in je woning: <https://radar.avrotros.nl/uitzendingen/gemist/24-04-2017/leven-met-schimmel-in-je-woning/>
- Wat is Aspergillosis? <http://study.com/academy/lesson/what-is-aspergillosis-fungal-infections-symptoms.html>,
- Gevaar van resistente aspergilli: www.youtube.com/watch?v=gBRNfPgSwUg

Auteurs

Dr. Duur Aanen is universitair hoofddocent aan het Laboratorium voor Erfelijkheidssleer van Wageningen University & Research.

Dr. Peter Bakker is universitair docent plant-microbe interactions bij de afdeling Biologie van de Universiteit Utrecht.

Dr. Charissa de Bekker is assistant professor en hoofd van het parasitaire gedragsmanipulatie lab binnen het Biologie Departement aan de University of Central Florida in Orlando, USA.

Prof. dr. Teun Boekhout is bijzonder hoogleraar Fungal Functional Diversity aan de Universiteit van Amsterdam en groepsleider gistonderzoek bij het Westerdijk Instituut.

Dr. Hans de Cock is universitair docent Moleculaire Microbiologie bij de afdeling Biologie van de Universiteit Utrecht.

Prof. dr. Pedro Crous is directeur van het Westerdijk Instituut en hoogleraar aan de Universiteit Utrecht, Wageningen University & Research (NL), Melbourne & Murdoch (Australië), Chiang Mai (Thailand), Stellenbosch, Pretoria & Free State (Zuid-Afrika).

Dr. Jan Dijksterhuis is senior onderzoeker bij de afdeling Toegepaste en Industriële Mycologie van het Westerdijk Instituut.

Wim van Egmond is fotomicrograaf en kunstenaar, gevestigd in Berkel en Rodenrijs.

Ir. Thijs Frenken is PhD-student bij de afdeling aquatische ecologie van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW) in Wageningen.

Prof. dr. ir. Francine Govers is hoogleraar fytopathologie aan de Wageningen University & Research en bestuurslid van de stichting Biowetenschappen en Maatschappij.

Dr. ir. Astrid van de Graaf is freelance wetenschapsjournalist en science writer, gevestigd in Delft.

Dr. Marizeth Groenewald is moleculair bioloog en curator van de CBS Yeast Collection bij het Westerdijk Instituut.

Dr. Alena Gsell is post-doc bij de afdeling aquatische ecologie van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW) in Wageningen.

Prof. dr. Wiel Hoekstra is emeritus hoogleraar Algemene Microbiologie en bestuurslid van de stichting Biowetenschappen en Maatschappij.

Prof. dr. Sybren de Hoog is emeritus hoogleraar medische mycologie bij het Westerdijk Instituut.

Dr. Jos Houbroken is groepsleider van de afdeling Applied & Industrial Mycology van het Westerdijk Instituut.

Dr. Pauline Krijgsheld is post-doc bij de afdeling Microbiologie van de Universiteit Utrecht en beleidsmedewerker biomedische wetenschappen bij het UMC Utrecht.

Prof. dr. Thomas Kuyper is persoonlijk hoogleraar aan Wageningen University & Research, met als aandachtsgebied de ecologie en diversiteit van schimmels.

Dr. ir. Rob Nout is gepensioneerd levensmiddelenmicrobioloog en extern medewerker bij het Laboratorium voor Levensmiddelenmicrobiologie van Wageningen University & Research, en is consultant bij Ronfostec op het gebied van levensmiddelen fermentatietechnologie.

Prof. Dr. ir. Ton van Maris is hoogleraar industriële biotechnologie aan het KTH Royal Institute of Technology in Stockholm, Zweden.

Prof. dr. Peter Punt is wetenschappelijke directeur van Dutch DNA Biotech BV en deeltijdhoogleraar in de Industriële Biotechnologie aan de Universiteit Leiden.

Dr. Anton Sonnenberg is groepsleider bij de Paddenstoelgroep van Plant Breeding, Wageningen University & Research.

Dr. Laurens Sparrius is korstmossenonderzoeker bij de Bryologische en Lichenologische Werkgroep van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging.

Prof. dr. ir. Ronald de Vries is hoogleraar schimmelfysiologie aan het Westerdijk Instituut en bij de afdeling moleculaire schimmelfysiologie van de Universiteit Utrecht en is tevens verbonden aan de Universiteit van Helsinki (Finland).

Prof. dr. Paul Verweij is hoogleraar medische microbiologie in het Radboudumc in Nijmegen en gespecialiseerd in de diagnose en behandeling van schimmelinfecties.

Prof. dr. Pierre de Wit is emeritus hoogleraar moleculaire fytopathologie aan de Wageningen University & Research.

Prof. dr. Han Wösten is hoogleraar Microbiologie en onderwijsdirecteur Biologie en Biosciences aan de Universiteit Utrecht.

bio

Wetenschap+
Maatschappij

www.biomaatschappij.nl

50% korting op
de normale
verkoopprijs



4X BWM-cahiers
voor maar € 27,50

Cadeautje!

Wilt u uw klanten informeren? Uw collega's verrassen? Denk eens aan een cahier! Neem contact op met BWM via 070-3495402 of bestellingen@biomaatschappij.nl. Bij afname van grote aantallen kan de prijs daarop worden afgestemd.



Ontdek met BWM de nieuwste ontwikkelingen op het gebied van biowetenschappen. Van diabetes tot biograndstoffen en van hersenen tot evolutie. De cahiers zijn geschreven door topwetenschappers: objectief, scherpzinnig en verrassend.

Met BWM weet je meer!

Cahiers in 2017

- > Rassenwaan
- > Proeven met mensen
- > Voortplantings-geneeskunde
- > Schimmels

Gratis lesmateriaal

BWM maakt ook lesmateriaal bij de cahiers. Voor havo en vwo bovenbouw.

U kunt dit gratis downloaden via

www.biomaatschappij.nl/lesmateriaaloverzicht/

Illustratieverantwoording

Beeldresearch: B en U, Amsterdam
cover: iStockphoto

Valerie Kuypers / Rijksoverheid: p. 3
Collectie Universiteitsmuseum Utrecht, inv.nr.
0285-1852: p. 5
Nature in Stock, Rotterdam: p. 6, 22 r
Jos van den Broek, Leiden: p. 8, 9, 13 b, o, 19, 81 o
Imageselect, Wassenaar: p. 10, 18 b, 32, 38 l, 53 l,
55, 67, 87
Shutterstock: p. 11, 23 b, 36 l, 38 r, 52, 59, 79
Nico Dam: p. 15
Guillermo Galván, Universidad de la República
de Uruguay: p. 16
USDA APHIS PPQ - Oxford, North Carolina,
Bugwood.org: p. 17
Wim van Egmond, micropolitan.org: p. 18 o, 20 r,
28, 64, 73, 74, 75
Wikimedia Commons: p. 20 l, 37, 51, 85
Getty Images: p. 22 l, 82-83
Duur K. Aanen, Wageningen University &
Research: p. 23 o
Wiel Hoekstra: p. 25
Bildarchiv Foto Marburg / Dom-Museum
Hildesheim / Frank Tomio: p. 26 l, r
123RF: p. 27, 70 l
Joseph O'Brien, USDA Forest Service, Bugwood.org:
p. 30
Frank Pasmans, Universiteit Gent: p. 33 l, r
Hans de Cock en Ivan Valdes, Universiteit Utrecht:
p. 34
Yuanmeng Miles Zhang, University of Central
Florida: p. 35

Science Photo Library / ANP Photo, Rijswijk: p. 36 r
Paul Verweij, Radboudumc, Nijmegen: p. 39, 40 l, r
Alena S. Gsell, NIOO-KNAW, Wageningen: p. 42
John Kaminski / Flickr: p. 44
Micah Woods / Asian Turfgrass Center: p. 45
iStockphoto: p. 46, 49, 54
Jan Dijksterhuis, Westerdijk Instituut, Utrecht:
p. 48, 72 l, r
Thinkstock: p. 50, 68
Depositphotos: p. 53 r, 58
Rijksmuseum, Amsterdam: p. 56
Dreamstime: p. 60
Hollandse Hoogte, Den Haag: p. 63
Pauline Krijgsheld, Universiteit Utrecht: p. 69 A
Wieke Teertstra, Universiteit Utrecht: p. 69 B
Wally Müller, Universiteit Utrecht: p. 69 C en D
Natalia Escobar Salazar, Universiteit Utrecht: p. 70 r
Maurizio Montalti, OFFICINA CORPUSCOLI /
BioLogic: p. 76
Maurizio Montalti, OFFICINA CORPUSCOLI /
VanderLinden Photography & Events: p. 81 b
Amyris: p. 78
Aniela Hoitink / NEFFA: p. 80

Stichting Biowetenschappen en Maatschappij
werkt samen met:



Dit cahier is mede tot stand gekomen door:



In dit nummer:

- **Het verborgen schimmelrijk onthuld**
- **Boodschapper van kommer en kwel of weldoener?**
- **Waarom termieten schimmels kweken**
- **Resistente schimmels op komst**
- **Schimmel als alternatief bestrijdingsmiddel**
- **Gefermenteerd of bedorven voedsel?**
- **Werkpaard voor duurzame toepassingen**

Redactie:

Han Wösten

Wiel Hoekstra

Astrid van de Graaf

Met een voorwoord van Jet Bussemaker

De schimmel heeft last van een slecht imago. Bij schimmel denken we eerder aan beschimmelde boterhammen, hardnekkige roos of voetschimmel en muf ruikende kelders, dan aan champignons, wijn en sojasaus of materialen en brandstoffen. Toch zijn het schimmels die voor antibiotica tegen bacteriële infecties zorgen, schimmels die helpen bij het verteerbaar en houdbaar maken van voedsel en schimmels die organisch afval recyclen tot bruikbare stoffen. De natuur en ook wij kunnen niet zonder. We kennen nog maar een fractie van de bewoners van het schimmelrijk, dat bijzonder groot en divers is. Daarom is er nog veel onderzoek nodig om de eigenschappen van schimmels te doorgronden en deze organismen geschikt te maken voor de productie van nieuwe medicijnen, grondstoffen, materialen en brandstoffen.

In dit cahier maken we een reis door het rijk der schimmels. Mycologen, biologen, fysiologen, ecologen, fytopathologen, medische microbiologen en biotechnologen belichten zowel de donkere als de lichte kant van schimmels en hun rol in de natuur, ons dagelijks leven en landbouw en hedendaagse biotechnologie. Het rijk der schimmels is een schatkist voor een duurzame toekomst.