

ONKRUID VERGAAT NIET

Inaugurele rede
uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt
van gewoon hoogleraar op persoonlijke gronden
in de vakgroep Plantenfysiologie
van de Landbouwhogeschool
te Wageningen
op donderdag 14 februari 1985

door

Prof.dr. C.M. Karssen

Zeer gewaardeerde toehoorders,

U bent er allen ongetwijfeld wel eens getuige van geweest hoe zich op een omgespit of omgewoeld stuk grond plotseling weer ongebreideld een nieuwe vegetatie ontwikkelde. Dit natuurverschijnsel kan zich - om dicht bij huis te beginnen - voordoen in uw eigen tuin wanneer u het gazon hebt omgespit, of - waarschijnlijker - hebt laten omspitten, maar het vindt ook plaats op een pas geploegde akker, op een bouwterrein of in een bos nadat er een boom is geveld.

Zo'n explosie van nieuw leven kan ons treffen als een teken van *hoop*, de hoop dat het leven niet klein te krijgen is. Een pregnant voorbeeld daarvan was de ontwikkeling van een nieuwe, uitbundige flora van wilde planten uit de door granaatinslagen en loopgraven doorploegde slagvelden van de eerste wereldoorlog. Het is begrijpelijk dat met name het massaal bloeien van de rode klaproos op deze met bloed doordrenkte grond de mensheid tot op de huidige dag is bij gebleven.

In het geval dat de opkomst van een nieuwe wilde flora niet strookt met onze plannen, wordt het tot een teken van *wanhoop*. Kruiden worden dan omgedoopt in onkruiden en de verzuchting wordt geslaakt "*Onkruid vergaat niet!*".

Hoop en wanhoop hebben beide dezelfde biologische basis: de plantenzaden die in de grond verborgen zijn, maar bij het verstoren van de grond aan het oppervlak komen, om de start te geven van een nieuw vegetatiedek.

Dames en heren, het zal u reeds duidelijk zijn geworden dat de titel van mijn rede niet in de eerste plaats autobiografisch moet worden uitgelegd. Het stelt u wellicht teleur, maar het gaat vanmiddag over *echte* onkruiden. Ik heb me bij de keuze van mijn onderwerp laten leiden door de goede gewoonte dat nieuw benoemde hoogleraren in hun inaugurele rede, aan een breder publiek dan dat van hun directe vakgenoten, uiteenzetten wat er in hun vakgebied omgaat. Ik meen dat een hoogleraar die benoemd is op persoonlijke gronden bij die keuze ook persoonlijk te werk mag gaan. Ik zal daarom vanmiddag proberen u te laten delen in de betovering die het geheime leven van plantenzaden al meer dan 20 jaar op mij uitoefent.

Zaadbanken

Zoals ik al aanduidde, bevat grond dus reservoirs van begraven zaden, die meestal worden aangeduid als zaadbanken. Ze komen voor in allerlei gronden, van bossen tot steppen, maar ze zijn om landbouwkundige redenen tot nu toe het meest onderzocht in akkers. Om uw gedachten te helpen bepalen, geef ik enkele getallen. In de bouwvoor van een akker komen gemiddeld 20.000 zaden van wilde planten voor per m². Bij een zeer intensieve onkruidbestrijding is dat aantal terug te brengen tot 5.000, maar bij vervuiling en gebrekkig onderhoud kan het oplopen tot 300.000. De omvang van zo'n zaadbank is uiteraard niet stabiel. Het aantal zaden vertoont een dynamisch evenwicht tussen de invoer van nieuwe zaden en de afname door kieming en dood.

Ik ga nu eerst met u door op dat laatste aspect: de afname van de zaadbank. Hoe lang houden zaden hun verborgen leven vol? Een goede mogelijkheid om die vraag te beantwoorden ontstaat wanneer we op historische gronden met redelijke nauwkeurigheid kunnen vaststellen wanneer de influx van bepaalde zaden in een stuk grond tot stilstand is gekomen. Dat is bijvoorbeeld het geval wanneer bekend is, wanneer een wilde vegetatie werd vervangen door een grasland, een akker of een bos of wanneer aan alle vegetatie een einde kwam doordat de grond werd bebouwd of van een wegdek werd voorzien. Onderzoek naar de opkomst van kiemplanten uit dergelijke historisch goed gedocumenteerde gronden heeft aangetoond dat overlevingstijden van een halve eeuw of meer geen uitzonderingen zijn.

Deze overlevingscapaciteit van zaden in grond heeft consequenties voor de vraag wanneer we een soort nu eigenlijk definitief als uitgestorven moeten beschouwen. Van tijd tot tijd duiken er n.l. weer uitgestorven gewaande soorten op, wanneer grond die lang met rust was gelaten, wordt verstoord. Een recent Engels onderzoek meldt bijvoorbeeld de kieming van het melkvioltje (*Viola persicifolia*) uit grondmonsters, die uit een moerasgebied in East Anglia overgebracht waren naar een kas (1). Dit violtje werd in die streek al sinds 1916 als uitgestorven beschouwd. In datzelfde deel van Engeland keerde na een afwezigheid van 70 jaar het moeraskruiskruid (*Senecio paludosus*) terug, toen verborgen zaden bij het graven van sloten weer aan het oppervlak kwamen (2). Deze voorbeelden vormen kleine sprankeltjes van hoop voor een steeds verder verarmende flora. Wellicht vormen ze er nog eens de aanleiding toe om een doelgerichte zoekactie te organiseren naar verloren gegane soorten.

Overlevingsrecords

Ik noemde u zojuist voor begraven zaden een overlevingstijd van minstens een halve eeuw. In onze op records beluste samenleving is een dergelijk antwoord natuurlijk volstrekt onbevredigend. Want welke soort moet er nu, met welk record, worden opgenomen in het 'Book of Records'? De beantwoording van deze vraag brengt ons in de schemerwereld van hele en halve verzinsels over zaden die tientallen eeuwen overleefd zouden hebben in Egyptische koningsgraven. Geen van deze verhalen is echter ooit afdoende bewezen. Temidden van deze archeologische vondsten is er eigenlijk maar één betrouwbaar voorbeeld bekend. Het betreft zaden van *Canna compacta*, een wilde verwant van het ons bekende knolsiergewas. Zaden van deze soort werden in 1968 aangetroffen in een pre-hispanische graftombe in Santa Rosa de Tastil in noordwest Argentinië op een hoogte van 2.800 m. De zaden waren opgesloten in lege walnootvruchten (*Juglans australis*) (3). Samen vormden ze een ketting van ratelaars. De walnoten waren geheel intact. Dit impliceert dat de rijpe *Canna* zaden in de vruchten zijn gestopt toen die nog onrijp waren en een zachte schil hadden. De leeftijd van de vruchten en daarmee van de zaden werd zowel vastgesteld op grond van archeologische gegevens als m.b.v. metingen van het in het materiaal aanwezige radioisotoop van koolstof. Dit wordt altijd in zeer kleine fracties in levend materiaal vastgelegd en het levert ons door zijn bekende vervaltijd een unieke mogelijkheid om de leeftijd van antiek biologisch materiaal vast te stellen. Beide methoden wezen een leeftijd aan van ongeveer 600 jaar (4). De *Canna* zaden kiemden nog goed. De planten vertoonden echter wel enkele fenotypische afwijkingen, die op een beginnende denaturatie van de genetische informatie zou kunnen wijzen. De lange overlevingsduur van de zaden werd door de betrokken onderzoekers zowel toegeschreven aan het zeer droge milieu van de graftombe als aan de extreme waterdoorlaatbaarheid van de wand van deze zaden.

Zo'n sterk waterdoorlaatbare wand treffen we ook aan bij Lotuszaden (*Nelumbo nucifera*). Verse Lotuszaden zijn alleen maar tot kieming te brengen, wanneer eerst, bijvoorbeeld gedurende een verblijf van 24 uur in geconcentreerd zwavelzuur, de wand is afgebroken. Onder natuurlijke omstandigheden splijt de wand open onder invloed van elkaar snel opvolgende extreme waarden van de temperatuur. Deze extremen doen zich echter niet voor wanneer zaden diep in de grond begraven raken. Daardoor blijven

de zaden droog bewaard in vochtige grond. Dit had zich waarschijnlijk voorgedaan met Lotuszaden, die in het begin van deze eeuw werden aangetroffen in een oude veenlaag in Mansjoerije. De veenlaag vormde de vroegere bodem van een meer, dat later was drooggefallen. Het veen was daarna bedekt geraakt met een dikke laag löss uit de Gobi woestijn. De veenlaag kwam vrij, toen een rivier het sediment doorsneed. De leeftijd van de zaden werd ook weer met de koolstofdateringsmethode vastgesteld op minstens 400 jaar. Het belangrijkste is natuurlijk, dat de zaden nog volkomen normaal kiemden en ook in biochemisch opzicht niet verschilden van verse zaden (5).

Van de gunstige werking van droge bewaring wordt in de moderne zaadtechnologie druk gebruik gemaakt, de laatste tijd ook bij de aanleg van zgn. genenbanken. De regels van de International Seed Testing Association bevelen aan zaden te bewaren bij een vochtgehalte van 5% en een temperatuur van -20°C . Extrapolaties van kortdurende bewaarexperimenten suggereren dat het onder deze condities 1.000 jaar duurt, voordat 5% van een partij erwtenzaden zijn kiemkracht kwijt is. Voor rijst duurt dit 300 jaar, maar voor sla slechts 11 jaar (6). Met het oog op deze gegevens is het niet verwonderlijk dat er steeds weer hardnekkige geruchten opduiken, dat de echte overlevingsrecords van zaden worden geboekt in de constant bevroren bodem van de poolstreken. Een record van 10.000 jaar voor zaden van *Lupinus arcticus* in de permafrost van Alaska is door de vakliteratuur echter niet erkend, omdat er nog een lichte twijfel mogelijk is over de precieze herkomst van de zaden (7).

Overleven van zaden in een akker

Het wordt hoog tijd dat ik het terrein van de recordpogingen weer verlaat en met u terugkeer naar de alledaagse werkelijkheid van de akker. Daar is het uiteraard niet van belang om te weten hoe lang het duurt voordat het laatste onkruidzaad verdwenen is. Op een akker telt voal het moment waarop de zaadbank zover in omvang is gereduceerd, dat de onkruidpopulatie zijn concurrentiekracht t.o.v. het gewas verloren heeft. Een oude tuinmanswijsheid zegt, dat één jaar vervuilen zeven jaar wieden betekent of, wat scherper, in het Engels "One years seeding, seven years weeding". Modern onderzoek heeft deze wijsheid keurig bevestigd. Het toonde aan dat de zaadbank in een akker exponentieel afneemt, indien

een nieuwe instroom van zaden althans verhinderd wordt (8). Indien er regelmatig grondbewerking plaats vindt, is de halfwaardetijd van de zaadpopulatie 1 jaar en duurt het 7 jaar voordat de zaadbank tot 1% van de oorspronkelijke omvang is gereduceerd. Zonder grondbewerking is de afname veel trager. Het duurt dan 18 jaar voor dezelfde reductie is bereikt.

Grondbewerking bevordert deze snellere afname van de zaadbank, doordat het de kieming stimuleert. De eerste voorwaarde voor het overleven van zaden in grond is dus heel simpel: om te overleven moet een zaad voorkomen, dat het kiemt. In die ongekiemde toestand komt het er dan vervolgens op aan, dat er voldoende zuurstof beschikbaar is. Het gaat nu immers over zaden, die in tegenstelling tot de Lotuszaden wèl water opnemen en daardoor dus een zekere stofwisselingsactiviteit ontwikkelen. In vochtig bewaarde slazaden zakte de ademhalingsactiviteit, na een aanvankelijke stijging in de eerste uren, terug naar een stabiel niveau dat de zaden in ieder geval gedurende 2 jaar onveranderd volhielden (9). De ademhalingsenergie is o.a. nodig om mogelijk optredende schade aan de ultrastructuur en het enzymapparaat te herstellen. Er vindt dan ook voortdurend enige eiwitsynthese plaats. De uiteindelijk limiterende factor voor het overleven lijkt de snelheid te zijn, waarmee het reservevoedsel wordt opgebruikt. Zuurstofgebrek veroorzaakt gisting en daardoor bijna altijd de ondergang van het zaad (10).

Kieming in het veld

Ik laat het niet-kiemende zaad nu verder met rust en richt me op de vraag waarom grondbewerking de kieming eigenlijk zo sterk bevordert. Centraal staat, dat ploegen een deel van de zaden aan het oppervlak brengt. En aan het grondoppervlak heersen een aantal voor kieming onmisbare milieucondities, die in de grond ontbreken. Licht speelt daarbij de belangrijkste rol. Zaden van een overgrote meerderheid van enkele duizenden onderzochte soorten hebben licht nodig voor hun kieming. In grond is op een diepte van enkele millimeters de lichtintensiteit al zover gedaald, dat de lichtbehoefte niet meer verzadigd wordt. Door de lichtbehoefte bezitten de zaden dus een soort dieptesensor, die ze vertelt waar ze zich in de ruimte bevinden. Het voorkomt dat kieming op te grote diepte plaats vindt, hetgeen fataal zou zijn voor het kiemplantje dat op weg naar het oppervlak waarschijnlijk zou sneven. Zo'n fatale ondergrondse kieming

wordt ook tegengewerkt doordat de zaden van vele wilde soorten een dag-nacht ritme in de temperatuur verkiezen boven een constante temperatuur. Het dagelijks temperatuurverschil is aan het oppervlak het grootst en neemt in de bodem snel af.

Door de behoefte aan licht en aan een dagelijks wisselende temperatuur kunnen de zaden ook te weten komen of er op de plaats waar ze zich bevinden soms al een plant staat. Ook die informatie is natuurlijk weer van belang voor de toekomst van het kiemplantje, dat in de concurrentie met de bestaande vegetatie niet ten onder mag gaan. Een gesloten bladerdek reduceert allereerst de dagelijkse temperatuuramplitude en verandert bovendien de spectrale samenstelling van het licht. Bladeren filteren n.l. door hun gele en groene pigmenten (carotenoïden en chlorofyllen) vooral de blauwe en rode golflengtegebieden uit het licht. De straling, die dan overblijft, bevat o.a. de voor ons oog net niet meer zichtbare verrode straling (700 tot 800 nm). Op zaden en andere plantendelen heeft deze straling een sterk formatief effect. In tegenstelling tot het rode licht, dat de kieming bevordert, remt deze verrode straling de kieming. Het voor deze lichtwerking verantwoordelijk pigment is het *fytochroom*. Het kent twee verschillende moleculaire vormen: een rood absorberende vorm (Pr), die door de absorptie van rood licht overgaat in de verrood absorberende vorm (Pfr). Dit Pfr is nodig voor de kieming. De onder een bladerdek overheersende verrode straling zet dit Pfr weer om naar Pr en remt zo dus de kieming.

Zaden weten niet alleen waar ze zich in de ruimte bevinden, ze weten ook welk deel van het jaar het is. Dit is af te leiden uit de waarneming dat zaden van vele eenjarige soorten alleen in het voorjaar of de vroege zomer kiemen (de zomerannuellen), terwijl zaden van andere soorten alleen in de herfst kiemen (de winterannuellen). Waarom is de kieming nu zo sterk gebonden aan één bepaald seizoen? Het kan niet liggen aan verschillen in de temperatuur- en vochtcondities van voor- en najaar, want die zijn vrijwel gelijk. De meteorologische voorgeschiedenis van de seizoenen is natuurlijk wel verschillend. Het voorjaar volgt op een koudeperiode en het najaar op een warmer seizoen. Zaden blijken dat ook in de gaten te hebben.

Deze conclusie is gebaseerd op onderzoek dat in ons laboratorium en elders is uitgevoerd. Zaden van de zomerannuel perzikkruid (*Polygonum persicaria*) en van de winterannuel klimopereprijs (*Veronica hederifolia*)

werden begraven in respectievelijk Wageningse en Engelse grond op ongeveer 10 cm diepte (11, 12).

De zomerannuel werd begraven in het najaar en de winterannuel in het voorjaar, de perioden van hun normale zaadval. In de 2 jaar die volgden werden met regelmatige tussenpozen zaden opgegraven en in het laboratorium getoetst op hun kiemvermogen bij voor die soort optimale temperatuurcondities en in licht. Vers verzamelde zaden, vlak voor het begraven, kiemden niet. Maar al tijdens de eerste maand van het verblijf in grond nam bij beide soorten het kiemvermogen in de test sterk toe. Na enkele maanden steeg het zelfs tot 100%. Voor de ereprijs was het toen najaar en voor het perzikkruid voorjaar, en dat zijn dus precies de perioden van hun natuurlijk kieming in het veld. Daarna nam het kiemvermogen echter snel af. Daardoor kiemden de zaden van de voorjaarskiemers niet in het najaar en van de najaarskiemers niet in het voorjaar. In het tweede jaar herhaalde het patroon zich.

De belangrijkste conclusie uit dit experiment is, dat de zaden tijdens hun verblijf in grond kennelijk een cyclus in kiembaarheid doormaken, die voor zomer- en winterannuelen een faseverschil van precies een half jaar vertoont. En deze cyclus zorgt ervoor dat de zaden maar in een beperkt deel van het jaar kunnen kiemen. Het fysiologische principe van deze verandering in kiembaarheid bleek nog duidelijker, toen de opgegraven zaden niet alleen werden getest bij de temperatuur van het voor kieming optimale seizoen, maar ook bij een grote reeks andere temperatuurcondities. Een dergelijke proef werd door het Amerikaanse biologenechtpaar Baskin in Kentucky uitgevoerd met zaden van de alsemambrosia (*Ambrosia artemisiifolia*), een zomerannuel die in ons land alleen als adventief plant bekend is. Ze toonden aan dat de zaden van deze soort direct na de oogst in het najaar bij geen enkele temperatuur kiemden (13). Onder invloed van de lage temperaturen tijdens de wintermaanden ontwikkelden de begraven zaden eerst het vermogen om te kiemen bij de hoge temperaturen van de zomer, om daarna de minimumtemperatuur van hun kieming steeds verder te laten zakken. In het veld kan er kieming optreden, wanneer in het voorjaar de bodemtemperatuur boven deze dalende minimumtemperatuur uitstijgt. De temperatuur "vraag" van het zaad en het temperatuur "aanbod" van de bodem komen dan dus overeen. Wanneer de kieming niet plaats vindt, zoals bij de begraven zaden bij gebrek aan licht, versmalde het traject van voor kieming geschikte temperaturen zich weer zeer snel,

met als resultaat dat de zaden midden in de zomer weer bij geen enkele temperatuur konden kiemen. Er is als het ware voor korte tijd een "temperatuurvenster" opengegaan, dat echter ook weer snel dicht gaat. Winterannuëllen vertonen een vergelijkbaar patroon, maar dan in spiegelbeeld.

De veranderingen, die ik u beschreef, zijn veranderingen in de kiemrust van de zaden. Kiemrust refereert bij de meeste soorten aan een fysiologische toestand, die de kieming bij alle of bijna alle temperaturen verhindert. Verbreken van rust gaat gepaard met een verbreden van het voor kieming geschikte temperatuurtraject. Rust induceren betekent de omgekeerde weg. Tijdens hun verblijf in grond doorlopen zaden dus kennelijk jaar in jaar uit een seizoensgebonden cyclus in kiemrust, waaruit ze jaarlijks slechts in een zeer beperkte periode kunnen ontsnappen door te kiemen (14). Een deel van ons onderzoek is er op gericht, dit verklaringsmodel voor het kiemingsgedrag van wilde planten nader te analyseren.

Betekenis voor de onkruidkunde

De resultaten van het oecofysiologisch onderzoek, dat ik u hierboven beschreef, sluiten uitstekend aan bij nieuwe ontwikkelingen binnen de onkruidkunde. In dat wetenschapsgebied is een verschuiving gaande van een louter chemische onkruidbestrijding naar de ontwikkeling van economisch verantwoorde systemen van onkruidbeheersing met een zo laag mogelijk herbicidengebruik. Voor de ontwikkeling van een dergelijk systeem is het van belang zowel de soortensamenstelling en de omvang van de zaadbank in akkers, als de kiemingsbiologie van de betrokken soorten te kennen. Met behulp van die kennis moet het op den duur mogelijk zijn te voorspellen, wanneer en waar welke onkruiden zullen kiemen en in welke mate. Indien dergelijke kennis beschikbaar is, zal het hopelijk mogelijk zijn beter gebruik te maken van de concurrentiekracht van het gewas. In een simulatiemodel voor de concurrentie tussen gewas en onkruid toonde Spitters van de vakgroep Theoretische Teeltkunde onlangs aan, dat het bij die competitie vooral gaat om de verhouding tussen de startposities van gewas en onkruid. Een korte voorsprong in het kiemmoment versterkt de concurrentiekracht aanzienlijk (15).

De voorbehandeling van tuinbouwzaden

De kennis van de kieming en kiemrust van wilde planten is ook van betekenis voor ons inzicht in het gedrag van de zaden van cultuurplanten. Dit spreekt in zekere zin vanzelf: cultuurplanten zijn ten slotte wilde planten, die in cultuur gebracht zijn. Anderzijds zijn door de genetische manipulaties van de plantenveredelaars vele van de wilde eigenschappen uit de cultuurplanten verdwenen, waaronder de lastige kiemrust. Cultuurplanten missen daardoor vaak allerlei belangrijke overlevingsmechanismen. Het zijn in dit opzicht net dieren in een dierentuin; die overleven vaak ook niet meer buiten de door mensen opgezette bescherming. Hoewel men veel kan leren uit de bestudering van dergelijke dieren, is het toch verstandig om af en toe ook eens te gaan kijken hoe zo'n diersoort zich in de natuur gedraagt. Op een vergelijkbare manier helpt de studie van het veldgedrag van wilde plantensoorten ons de altijd toch nog overgebleven kiemrustproblemen van cultuurgewassen op te lossen. We passen in onze onderzoeksgroep deze ervaring toe op het thermodormancy probleem van slazaden. Vers geogste slazaden van verschillende cultivars hebben net als de zaden van vele wilde soorten een beperkt temperatuurtraject. De maximumtemperatuur, waarbij nog 96-100% van de zaden kiemt, blijft vaak steken bij 20 tot 22 °C en dat is voor de teelt in kassen en voor de vollegrondsteelt in warmere klimaten te laag. Het is even wennen, maar bij zo'n sterk gemechaniseerde teelt als sla geldt echt die 100% eis, elke lege plek is commercieel schadelijk.

Bij de veredeling van sla probeert men dit euvel te verhelpen door selectie op een hoge maximumtemperatuur. Toch levert dit nog geen gegarandeerde oplossing voor het probleem, want soms zijn plotsklaps ook de zaden van een goede cultivar onbruikbaar, waarschijnlijk door de inwerking van nog onbekende milieuomstandigheden tijdens de opkweek.

Door pionierswerk van plantenfysiologen als W. Heydecker en A. Khan zijn er de laatste jaren voorbehandelingstechnieken ontwikkeld, die het probleem ook kunnen verhelpen. Zo'n behandeling is er dus op gericht om de maximumtemperatuur van de kieming te verhogen. Dat gebeurt, net als bij wilde planten, door vochtige zaden enige tijd te incuberen bij een lage temperatuur. Na de voorbehandeling worden de zaden weer gedroogd, om bewaring en verhandeling mogelijk te maken. Indien de voorbehandeling in water plaatsvindt, loopt men het risico dat een aantal

zaden te ver doorschiet en al gaat kiemen. Drogen van dergelijke zaden leidt altijd tot beschadiging van het kiemplantje. Om dit nadeel te beteugelen, worden de zaden voorbehandeld in een osmoticum. Zo'n oplossing remt met name de voor groei door celstrekking noodzakelijke extra wateropname. Het stopt het kiemingsproces dus vlak voor het naar buiten treden van het embryoworteltje. Daardoor heeft het gebruik van een osmoticum nog een tweede voordeel. Het stelt n.l. het langzaamste zaad van een partij zaad in staat de snelste kiemers in te halen. Het kiemmoment van een partij zaad wordt daardoor gesynchroniseerd.

De ontwikkeling van deze methoden is veelal alleen maar gericht geweest op het behalen van succes door middel van de "trial and error" methode. De noodzakelijke analyse van foutenbronnen en bijverschijnselen is daardoor vrijwel geheel achterwege gebleven. En dat wreekt zich voortdurend. Ons onderzoek is er daarom op gericht de foutenbronnen in de methoden op te sporen en daardoor een flexibel behandelingsvoorschrift op te stellen, dat snel aangepast kan worden aan zich wijzigende omstandigheden. Omdat we fysiologen zijn, doen we dat vanuit een analyse van de mechanismen van kieming en kiemrust.

Kiemrustmechanisme

Kiemrust kan vele morfologische en fysiologische oorzaken hebben. In het kader van deze rede beperk ik me tot de reversibele kiemrustmechanismen, die we aantreffen in begraven zaden en die ook de basis vormen van de veranderingen in voorbehandelde slazaden. De centrale vraag is: Wat verandert er in zaden, wanneer de kiemrust toe- of afneemt? Een groot deel van het kiemrustonderzoek heeft zich al decennia lang gericht op de mogelijke rol van hormonen. Net als bij mens en dier komen ook in planten specifieke stoffen voor, die in zeer lage concentraties sturend werken op de levensverrichtingen. In planten worden deze stoffen echter niet geproduceerd in speciale secretorische organen, maar lijkt elke cel en elk orgaan tot hormoonproductie in staat. Sommige hormonen staan bekend om hun stimulerende werking op groei en ontwikkeling, daartoe behoort o.a. de groep van de *gibberellinen* (GAs). Tenminste één hormoon, het abscisinezuur (ABA), heeft voornamelijk een remmende werking. Indien beide stoffen tegelijk aan kiembare zaden worden toegediend, hangt het van de onderlinge concentraties af wat er gebeurt. Meer GA dan ABA

leidt tot kieming, terwijl in het omgekeerde geval de kieming wordt geremd. Dit soort waarnemingen heeft tot de theorie geleid, dat de kiemrust van zaden op vergelijkbare wijze geregeld wordt door een inwendige balans tussen de concentraties van stimulerende en remmende hormonen, in casu GAs en ABA (16).

Om zo'n theorie te toetsen moet het allereerst mogelijk zijn die endogene gehalten te bepalen en dat is niet eenvoudig. Het gaat om zeer kleine concentraties, in de orde van nanogrammen per gram weefsel. Voor de detectie was er jarenlang niets anders beschikbaar dan biotoetsen. In zo'n toets wordt de hormonale activiteit van een extract bepaald m.b.v. een goed gedefinieerd biologisch systeem, zoals bijvoorbeeld de lengtegroei van een hypocotyl. Dit tijdperk is echter vrijwel voorbij. Nieuwe chromatografische, spectrofotometrische en massaspectrografische technieken hebben nieuwe bepalingsmogelijkheden geopend. En zoals op vele gebieden is ook hier de toekomst aan immunologische technieken, in het bijzonder m.b.v. monoclonale antilichamen.

Wanneer men in staat is hormoongehalten betrouwbaar vast te stellen, betekent dat nog niet, dat men er verstandige conclusies mee trekt. Verschillende auteurs stelden bijvoorbeeld vast, dat rustende zaden inderdaad ABA bevatten en dat na incubatie bij een rustbrekende temperatuur dit ABA-gehalte sterk gereduceerd wordt. Op grond van deze correlatie concludeerden velen, dat ABA dus de ruststof is. Deze conclusie viel echter in duigen, toen eindelijk de goede controle werd uitgevoerd (17). Dat is in dit geval een incubatie bij een temperatuur die de rust niet breekt, bijvoorbeeld 20 °C. U raadt de uitslag al, ook bij die omstandigheid daalde het ABA-gehalte en zelfs sneller. Voor GAs werd wel een causaal verband aangetoond, het gehalte steeg alleen bij een rustbrekende behandeling. Toch blijft er dan nog een onzekerheid over. We weten nu wel dat het hormoon aanwezig is en dat het gehalte verandert op het moment dat we verwachtten, maar we weten niet zeker dat het echt werkt. Het zaad zou ongevoelig kunnen zijn voor het hormoon.

Al deze dilemma's werden opgelost, toen we het kiemrustonderzoek konden gaan uitvoeren met behulp van zogenaamde *hormoonmutanten*. Dat zijn genetisch gemodificeerde vormen, die de biosynthesecapaciteit voor één of meerdere hormonen missen. Als Wageningse plantenfysiologen verkeren we in de bevoorrechte en internationaal benijde situatie dat

zich op een straatlengte afstand een groep genetici bevindt, die zich actief bezig houdt met de isolatie en identificatie van dit type mutanten. Van der Veen en Koornneef van de vakgroep Erfelijkheidslcer verschaften ons zowel in het kleine proefplantje *Arabidopsis thaliana* (de zandraket) als in de tomaat mutanten, die deficiënt zijn voor GAs en/of ABA. Samen met hen hebben we de gevolgen van deze mutaties geanalyseerd en beschreven.

Op zichzelf is het gebruik van hormoonmutanten niet nieuw, voor de studie van de kiemrustmechanismen waren ze echter nog niet eerder toegepast. Het bleek schitterend te werken. Eindelijk beschikten we over een ideale controle: zaden die geen GA of ABA of zelfs geen van beide hormonen bevatten. Wat was hiervan het gevolg?

GA-gebrek leidt in beide soorten tot een absoluut onvermogen om te kiemen, zowel in donker als in licht. Toevoeging van GA herstelt de kieming echter onmiddellijk. Er is dus geen spel tussen te krijgen: GAs zijn absoluut nodig voor kieming. Maar niet alleen daar. De kiemplantjes, die uit de zaden ontstonden, bleven dwergplantjes die niet in de lengte groeiden en niet bloeiden. Ook hier herstelt een toevoeging van GA het normale beeld. Voor de zaadvorming zijn GAs echter niet nodig. En dat leidt tot een unieke conclusie. Tijdens de zaadvorming bevatten zaden van het ongemuteerde wilde type n.l. een hoog gehalte aan GAs en er is altijd verondersteld, dat dit GA een essentiële rol speelde bij de zaadontwikkeling. In de mutant ontbreekt dit GA-gehalte en toch gaat de ontwikkeling normaal door. Dit vormt dus een duidelijk voorbeeld dat een hormoon op een zeker moment wel aanwezig kan zijn, maar kennelijk niet werkzaam is, waarschijnlijk door gebrek aan een receptor.

Gebrek aan ABA heeft ook een grote invloed. De planten kunnen de huidmondjes in de bladen niet goed meer sluiten en dreigen dus zeer snel te verwelken. Zonder ABA verloopt de zaadontwikkeling echter normaal, op één essentiële uitzondering na: de zaden ontwikkelen géén kiemrust. De ABA-deficiënte zaden kunnen direct na de oogst voor 100% kiemen. Dat doen ze ook, wanneer naast ABA ook de GAs ontbreken. De absolute behoefte van de kieming aan GAs vervalt dus kennelijk, wanneer ABA tijdens de zaadontwikkeling niet heeft gewerkt.

Samenvattend vertelt het onderzoek met de hormoonmutanten ons dus, dat ABA tijdens de zaadontwikkeling verantwoordelijk is voor het ontstaan van kiemrust. Zodra de kiemrust is geïnduceerd, verdwijnt dit

hormoon en het is dus niet verantwoordelijk voor het handhaven van de rust. De rust wordt verbroken door een lage-temperatuur behandeling. Deze is niet nodig om meer GAs te vormen, dat doet licht, maar om de zaden gevoelig te maken voor dat endogene GA. Een hogere rustinducerende temperatuurbehandeling verlaagt de gevoeligheid weer. De cyclische kiemrustveranderingen, die zich jaarlijks voltrekken bij in de grond bewaarde zaden, zijn dus waarschijnlijk veranderingen in gevoeligheid voor endogene en exogene stimulators. De volgende uitdaging zal zijn uit te zoeken wat de aard van die gevoeligheidsveranderingen is. Het is zeker dat we daarvoor diep zullen moeten doordringen in de moleculaire werking van plantehormonen.

Dames en heren, mijn verkenningstocht naar het verborgen leven van plantenzaden is ten einde. Ik ben die tocht begonnen in het veld en beëindigde haar in het laboratorium, staande in de deur naar de moleculair-biologische afdeling. Deze grote spanwijdte is typerend voor de plantenfysiologie. Wanneer we de levensverrichtingen van planten in het veld analyseren, staan we dicht bij het werk van oecologen, maar wanneer we afdalen in de moleculaire mechanismen, naderen we biochemici en moleculair biologen. In het centrum staat echter altijd de studie van het intacte plantaardige organisme.

De plantenfysiologie aan de LH heeft ook een zeer breed raakvlak met de landbouwwetenschappen en dit is al lang zo. De Commissie Fundamenteel Onderzoek in de Landbouw, naar haar voorzitter meestal aangeduid als de "Commissie Koningsberger", concludeerde al in 1961 op grond van een navraag onder de instituten en proefstations van landbouwkundig onderzoek, dat er *"geen enkel onderdeel van de plantenfysiologie was aan te wijzen, waar fundamenteel onderzoek niet van belang zou zijn voor de landbouwwetenschap"* (18). Ik liep in de jaren, dat de commissie actief was, als biologiëstudent in Utrecht college bij professor Koningsberger. En zonder ooit van de commissie gehoord te hebben, profiteerden we er wel van mee, doordat Koningsberger tussen de plantenfysiologische leerstof door uitvoerige beschouwingen wijdde aan de verschillen tussen zuiver en toegepast wetenschappelijk onderzoek en wetenschapstoepassing. Zuiver wetenschappelijk onderzoek, leerde hij ons - en ik weet het nog zo goed, omdat ik onlangs een exemplaar van het commissierapport ontdekte - kiest zijn vraagstelling zonder rekening te houden met enige maatschap-

pelijke context. Het kiest het object, dat het meest geschikt lijkt voor de benadering van de vraagstelling. Het onderzoek kent een hoog generalisatieniveau. In deze traditie opgegroeid, koos ik in Utrecht het subject (kiemrust) en het object (zaden van de melganzevoet) voor mijn dissertatieonderzoek en het beviel me goed.

Uit de colleges van Koningsberger wist ik al, dat er nog een andere wetenschappelijke wereld was, die van het toegepast landbouwkundig onderzoek. We vernamen dat dit onderzoek zich bij de keuze van zijn vraagstelling en onderzoeksobject wél laat leiden door de maatschappelijke problematiek. Het kon, ondanks dat, toch zeer fundamenteel zijn. Ik bevind me nu ruim 15 jaar in die wereld en het bevalt me nog beter. De overgang was eenvoudig. Met kiemrust had ik al een landbouwkundig probleemveld gekozen en mijn proefplant melganzevoet behoefde ik slechts als onkruid aan te duiden om er een landbouwkundige signatuur aan te verlenen. Sindsdien heb ik in de leerschool van Bruinsma geleerd, hoe plantenfysiologie met een Wagenings gezicht er uit ziet. Het is zeker fundamenteel en streeft naar een hoog generalisatieniveau, maar het heeft ook een voortdurend open oog voor het probleemveld landbouw, het houdt daar bij de keuze van de onderzoeksdoelen steeds rekening mee en het staat voortdurend in dialoog met de bedrijvers en de toepassers van landbouwwetenschappen, zulks tot wederzijds profijt. Het is overigens opvallend, hoe - gedwongen door de nood der tijden - grote delen van het biologisch onderzoek in Nederland hun doelen in deze zin bijstellen. Ik misgun hen dat niet, het valt echter te vrezen dat echt ongebonden wetenschappelijk onderzoek daardoor op den duur geheel ten onder zal gaan.

Dames en heren, mijn rede evolueert geleidelijk naar het traditionele slot: het uitspreken van enkele persoonlijke woorden.

Tallozen drukten hun stempel op mijn leven en loopbaan. Mijn leven begon bij mijn ouders en het bleef er lang in goede handen. Ik ben blij dat ik vanmiddag mijn moeder daar nog voor kan bedanken.

Mijn loopbaan culmineerde, toen Hare Majesteit de Koningin het Koninklijk Besluit tot mijn benoeming met haar handtekening bekrachtigde. Deze daad kreeg een extra feestelijk accent, omdat ze daarvoor de dag van haar verjaardag uitkoos. Ik betuig haar daarvoor mijn dank als haar loyale onderdaan.

Mijn dank gaat ook uit naar allen die mijn benoeming voorbereidden.

Ik noem in het bijzonder het College van Dekanen en het College van Bestuur. U heeft gemerkt dat het persoonlijk hoogleraarschap als middel van personeelsbeleid omstreden is. Sommige bestuurlijke organen wijzen persoonlijke benoemingen - althans op dit niveau - af, anderen verdedigen ze. Tot die laatste categorie behoorde ook eens de vertegenwoordiger van het C.M.H.A. in het OPAL. Het ontging hem echter, waarom zijn pleidooi zoveel nauwelijks onderdrukte verbazing opwekte bij de leiding van P.Z. Eerst later begreep hij, dat hij onbewust een lans gebroken had voor zijn eigen benoeming.

Mijn opleiding tot plantenfysioloog kende vele begeleiders. Naast Professor Koningsberger, wiens markante persoonlijkheid ik dankbaar gedenk, was er mijn promotor prof.dr. R. van der Veen. Het verheugt mij dat u nog zo lang kunt blijven volgen hoe Chris Kollöffel en ik, die u beiden op het spoor van de kieming en kiemrust plaatste, uw oorspronkelijke gedachte goed verder uitbouwen.

Dr. H.P. Bottelier stuurde ons beiden in diezelfde tijd de plantenfysiologische onderwijswei in, waar we veterinaire en medische propaedeutanten als proefkonijnen aantreffen. We leerden er veel van, het is me echter ontschoten hoe het die studenten verging.

Hooggeleerde Bruinsma, beste Joop,

Het grootste deel van mijn loopbaan als plantenfysioloog heb ik in jouw leerschool doorgebracht. Ik grijp de gelegenheid van mijn inaugurele rede aan, om in het openbaar je verdiensten voor de plantenfysiologie, zowel in Wageningen als daarbuiten, te prijzen. Je bent een onvermoeibaar ambassadeur, maar gelukkig heb je er allereerst voor gezorgd dat je kon opereren vanuit een hecht samenhangende thuisbasis, die je bewust bevolkte met gevogelte van verschillende pluimage. Ik hoop dat we nog vele jaren onze zeer stimulerende samenwerking en vriendschap mogen voortzetten.

De namen Koningsberger, Van der Veen, Bottelier en Bruinsma vormen slechts de toppen van vele pyramiden vol met medewerkers, die allen op hun eigen wijze aan mijn opleiding schaaften en polijstten. Zij, die nog in mijn buurt verkeren, wék ik op deze nuttige arbeid niet te staken.

Dit geldt in sterke mate voor mijn eigen onderzoekgroep, die zich

met vele tentakels door onze vakgroep verspreidt. Ik geniet dagelijks van onze inspirerende samenwerking. Dat slaat ook op de vele doctoraalstudenten, die als passanten bij ons verbleven. Allen ontdekten, vaak tot hun verbazing, hoeveel spannende experimenten je zelfs in 3 maanden met zaden kan doen.

Het is een voorrecht te mogen werken in een zo harmonieus samenwerkende vakgroep als de onze. Ieder die ons kent zal weten dat ik mijn reputatie als beslechter van geschillen niet door jullie heb kunnen ontwikkelen.

Hooggeleerde Van der Veen, zeergeleerde Koornneef, beste Jaap en Maarten,

Door de hormoonmutanten die jullie isoleerden, is er een hechte band gesmeed tussen ons wetenschappelijk werk. Ik heb vanmiddag met trots gewag gemaakt van de tot nu toe bereikte resultaten. Ik vertrouw er op, dat we ook de vele nog wenkende perspectieven in het onderzoek samen dichterbij kunnen brengen.

Hooggeleerde Zonderwijk, beste Piet,

De titel van mijn rede moet je als muziek in de oren geklonken hebben. Enerzijds, omdat onkruiden die niet vergaan, de noodzaak van je vakgebied ook onvergankelijk maakt en dat klinkt bemoedigend nu het even dreigt zoek te raken in de warboel van sectorcommissies. Maar vooral ook, omdat die titel iets van de visie uitdrukt die jij gestalte probeert te geven. Het verheugt me zeer dat de samenwerking tussen onze beide vakgroepen nu zo goed op gang komt. Ik verwacht er veel van.

Aan de samenwerking tussen de onkruidkunde en zaadfysiologie draagt ook in sterke mate het overleg bij in de subgroep "Kieming van onkruidzaden" van de NRLO-werkgroep "Geïntegreerde Onkruidbestrijding". Het is me een zeer groot genoegen als fundamenteel onderzoeker zo aanwijsbaar nuttig te kunnen zijn voor een landbouwkundig probleemveld.

Met velen in de LH werk ik op de een of andere manier samen. Een bijzondere plaats nemen daarbij in onze collega's plantenfysiologen van de vakgroep Plantenfysiologisch Onderzoek, met wie we al zo lang in "ondertrouw"

zijn. Ik hoop dat onze nu reeds intensieve samenwerking toch nog eens dagelijks contact mag worden, in een nieuw gezamenlijk laboratorium. Met de leden van de vakgroep Plantencytologie en -morfologie genieten we al van die dagelijkse omgang bij vele organisatorische en sociale activiteiten. Dat het zo moge blijven.

Dames en heren, velen uwer heb ik in de afgelopen jaren op enige plaats binnen of buiten de LH ontmoet in de een of andere vergadering. Veel vergaderen kan een oneindig verdriet betekenen. Het leidt echter ook altijd tot een ontmoeting met vele boeiende mensen, want heus, de LH zit daar vol mee, zowel onder studenten als personeel. Ik heb het als een voorrecht beschouwd bestuurlijk in het bijzonder te mogen meewerken aan de bevordering van de goede verhoudingen. Ik verzeker u, het leven wordt er beslist aangenamer door.

Bij dankwoorden behoren, zeker vandaag op Valentijnsdag, bloemen. De decorateurs van deze Aula hebben dat beter begrepen dan ik, die u vanmiddag slechts met een bouquetje onkruid verraste. Sinds "De Bonte Berm" van collega Zonderwijk weten we echter dat onkruiden ook mooi kunnen zijn.

Ten slotte keer ik met u terug naar het begin van mijn rede. Ik heb daarin het verschijnen van nieuwe planten op een kale akker een teken van hoop genoemd. Zelfs slagvelden gaven weer rode klaprozen. Helaas zijn we technologisch nu zo ver, dat we dit ook voorgoed onmogelijk kunnen maken. Ik meen daarom dat het centrale doel van onze menselijke en wetenschappelijke activiteit zal moeten zijn het afwenden van zo'n nucleaire of chemische ramp.

De kieming van zaden in de akker is door alle eeuwen heen, in vele beschavingen en religies, het symbool bij uitstek geweest van dood en opstanding. De zekerheid van de overwinning van nieuw leven ondanks dood, verderf en chaos bepaalt ook mijn handelen. Ik hoop dat u evenzeer geïnspireerd raakt door het steeds weer kiemen van het nederige onkruid. Ida Gerhardt verwoordde de "Lof van het Onkruid" (19) als volgt:

LOF VAN HET ONKRUID

Godlof dat onkruid niet vergaat.
Het nestelt zich in spleet en steen,
Breekt door beton en asfalt heen,
Bevolkt de voegen van de straat.

Achter de stoomwals valt weer zaad.
De bereklauw grijpt om zich heen.
En waar de bom zijn trechter slaat,
Is straks de distel algemeen.

Als hebzucht alles heeft geslecht,
Straalt het klein hoeftblad op de vaalt
En wordt door brandnetels vertaald:

"Gij die miljoenen hebt ontrecht:
Zij komen - uw berekening faalt".
Het onkruid wint het laatst gevecht.

- (1) Rowell, T.A., Walters, S.M., Harvey, H.J. 1982.
Watsonia 14, 183-184.
- (2) Walters, S.M. 1974.
Watsonia 10, 49-54.
- (3) Sivori, E.M., Nakayama, F., Cigliano, E. 1968.
Nature 219, 1264-1270.
- (4) Lerman, J.C., Cigliano, E.M. 1971.
Nature 232, 568-570.
- (5) Priestley, D.A., Posthumus, M.A. 1982.
Nature 299, 148-149.
- (6) Roberts, E.H., Ellis, R.M. 1977.
Nature 268, 431-433.
- (7) Porsild, A.E., Harrington, C.R., Mulligan, G.A. 1967.
Science 158, 113-114.
- (8) Roberts, E.H. (ed.) 1972: Viability of Seeds.
London: Chapman and Hall.
- (9) Powell, A.D., Leung, D.W.M., Bewley, J.D. 1983.
Planta 159, 182-188.
- (10) Ibrahim, A.E., Roberts, E.H., Murdoch, A.J. 1983.
J. Exp. Bot. 34, 631-640.
- (11) Karssen, C.M. 1980/81.
Isr. J. Bot. 29, 65-73.
- (12) Roberts, H.A., Lockett, P.M. 1968.
Weed Res. 18, 41-48.
- (13) Baskin, J.M., Baskin, C.C. 1980.
Ecology 61, 475-480.
- (14) Karssen, C.M. 1982. In: The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination (A.A. Khan, ed.).
Amsterdam: Elsevier Biomedical Press p.p. 243-270.
- (15) Spitters, C.J.T., Aerts, R. 1983.
Aspects of Applied Biology 4, 467-483.
- (16) Bonamy, P.A., Dennis, F.G. 1977.
J. Am Soc. Hortic. Sci. 102, 23-26.
- (18) Rapport van de Commissie Fundamenteel Onderzoek in de Landbouw,
8 februari 1961, p. 11.
- (19) Gerhardt, Ida G.M. 1979. "Vijf Vuurstenen".
Amsterdam: Athenaeum-Polak & Van Genneep.