

## **Samenvatting**

Vanuit een evolutionair perspectief is samenwerking tussen soorten, ofwel mutualisme, een raadsel. Immers, onder verder gelijk blijvende omstandigheden zou natuurlijke selectie moeten selecteren voor individuen die wel de voordelen van samenwerking opstrijken, maar niet de kosten van een bijdrage dragen. Dit potentieel voor bedrog of verlating kan samenwerking ondermijnen en kan uiteindelijk leiden tot de ondergang van mutualistische interacties. Hoe heeft de natuur het 'probleem van samenwerking' opgelost, en daarmee mutualismen in staat gesteld te evolueren?

In dit proefschrift heb ik plant-microbiële symbioses gebruikt om deze vraag te helpen beantwoorden. De meeste plantensoorten kunnen een samenwerkingsverband aangaan met bodemschimmels genaamd arbusculair mycorrhizale fungi (*arbuscular mycorrhizal fungi*, AMF) en wisselen koolstof uit voor bodemnutriënten als fosfor. In het mutualisme van planten en zogeheten rhizobiële bacteriën kunnen de bacteriën stikstof uit de lucht vastleggen en ter beschikking stellen aan de plant. Deze beide mutualismen zijn van cruciaal evolutionair, ecologisch en milieubelang. Toch begrijpen we de evolutie en het behoud van samenwerking in deze beide systemen niet goed.

In hoofdstuk 1 zet ik de algehele contouren van dit proefschrift uiteen en bespreek ik verschillende (theoretische) modellen voor de evolutie van mutualisme, inclusief 'biologische markt'-modellen. Op een biologische markt kunnen partners kwalitatief hoogstaande bijdragen aan de interactie detecteren en belonen (partnerselectie of voorkeursbeloning). Dit gaat de prikkel om de partner te bedriegen tegen, stabiliseert de samenwerking en kan leiden tot een dynamiek vergelijkbaar met die op markten in de menselijk economie.

In hoofdstuk 2 verken ik of biologische markttheorie ook toegepast kan worden op microbiële mutualismen. Ik concludeer dat biologische markten ook kunnen bestaan in microbiële interacties en bespreek potentiële strategieën die actoren op zulke 'microbiële markten' kunnen gebruiken. Ik betoog dat biologische markten een nuttig model kunnen zijn dat gebruikt zou moeten worden in onderzoek naar microbiële mutualismen.

Vervolgens beschouw ik openstaande vragen in één van de best beschreven voorbeelden van een microbiële markt, het mutualisme tussen planten en AMF. In hoofdstuk 3 betoog ik dat partnerselectie ofwel voorkeursbeloning een kernfactor is die samenwerking tussen schimmels en planten stabiliseert. Echter, er blijven nog veel vragen open staan die betrekking hebben op de kracht, effectiviteit, evolutionaire geschiedenis en contextafhankelijkheid van voorkeuren van planten voor meer coöperatieve AMF.

In hoofdstuk 4 probeer ik één van die vragen te adresseren. Hier bestudeer ik het effect van variatie in atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie (koolstofdioxide) op de talrijkheid van

twee soorten AMF. Deze twee soorten verschillen in hun kwaliteit als partner voor de gastheerplant. Hoewel ik geen direct nutriëntenstromen tussen plant en schimmel heb gemeten, heb ik talrijkheidspatronen gevonden die in overeenstemming zijn met een effect van CO<sub>2</sub>-concentraties op de plantenvoorkeur zoals verwacht volgens biologische markttheorie. Ik heb ook aanwijzingen gevonden dat dit het succes van de voor de plant gunstigere AMF kan beïnvloeden. Dat kan op zijn beurt het niveau van samenwerking dat evolueert in een mycorrhizale populatie beïnvloeden.

Daaropvolgend verken ik een potentiële beperking van biologische marktmodellen. In hoofdstuk 5 vind ik dat tussen AMF die plantenwortels proberen te koloniseren 'priority effects' bestaan. Dit betekent dat de eerste AMF die arriveert beter presteert dan een later arriverende, maar anderszins in de competitie superieure, AMF-soort. Zulke effecten hebben potentieel belangrijke implicaties, waaronder mogelijke invloed op effectiviteit van partnerselectie door planten en van mycorrhizale inocula in de landbouw.

In hoofdstuk 6 creëer ik een evolutionair speltheorie-model met als doel te begrijpen waarom sommige mutualisten zich specialiseren in het leveren van één enkele dienst terwijl andere veel verschillende diensten leveren. Ik vind dat het bestaan van sterke 'trade-offs' tussen mutualistische diensten en hoge aantallen symbionten een arbeidsdeling tussen gespecialiseerde symbionten stimuleert, maar potentieel de samenwerking ondermijnt. Partnerselectie kan in deze gevallen samenwerking stabiliseren en kan daarbij niet alleen de het niveau maar ook de aard van de samenwerking door symbionten beïnvloeden.

Vervolgens neem ik een historisch perspectief op de evolutie van mutualism in. In hoofdstuk 7 analyseer ik de 'diepe', ofwel honderden miljoenen jaren oude, evolutie van het mutualisme tussen planten en rhizobiële bacteriën. Ik gebruik daarbij moderne phylogenetische vergelijkende methoden en genereer de grootste database van symbiotisch stikstoffixerende plantensoorten ter wereld. Ik ontdek dat een oeroude (ongeveer honderd miljoen jaar oude) 'voorloper' cruciaal was in het mogelijk maken van dit samenwerkingsverband. Ik laat zien dat zonder deze voorloper, het ontstaan waarvan een extreem zeldzame gebeurtenis was, het mutualisme niet had kunnen evolueren. Ook onthul ik hedendaagse plantensoorten die deze voorloper waarschijnlijk nog steeds bezitten.

Ten slotte, in hoofdstuk 8 analyseer ik een speciale klasse van vlinderbloemige planten die ik heb ontdekt in hoofdstuk 7, de 'stabiele fixeerdere'. Ik vind hier dat plantensoorten een grotere kans hebben stabiele fixeerdere te zijn, ofwel een plantensoort waarin het samenwerkingsverband met rhizobiële bacteriën uitzonderlijk stabiel is over lange tijd, indien zij hoge nutriëntenconcentraties hebben in het blad. Dit suggereert dat het voortbestaan van mutualismen over miljoenen jaren gestimuleerd wordt door een

hoge vraag naar nutriënten van planten omdat dit het voordeel van het aangaan een mutualistische interactie vergroot.

Samenvattend, in dit proefschrift draag ik bij aan een brede verscheidenheid van openstaande vragen over de evolutie van (ondergrondse) mutualismen. Mijn proefschrift beslaat de toepasbaarheid van een belangrijke type modellen voor mutualismen op microbes (Hoofdstukken 2 en 3), het experimenteel uitzoeken van ecologische factoren die de stabilisatie van ondergrondse mutualismen beïnvloeden (Hoofdstukken 4 en 5), maar ook theoretische onderzoek van de evolutie van specialisatie en arbeidsdeling in mutualistische uitwisselingen (Hoofdstuk 6) en het ophelderen van de historische origines, voorlopers en het voortbestaan van deze samenwerkingsverbanden (Hoofdstukken 7 en 8).