

# Ondergrondse communicatie: de driehoeksrelatie gastheerplant, parasitaire plant en mycorrhiza-schimmel

Wouter Kohlen en Harro J. Bouwmeester

Laboratorium voor Plantenfysiologie, Wageningen UR, Postbus 16, 6700 AA Wageningen;  
e-mail: wouter.kohlen@wur.nl; harro.bouwmeester@wur.nl

## Inleiding

De communicatie tussen individuen van één soort, maar ook tussen individuen van verschillende soorten is essentieel voor alle levende organismen. Hoewel planten niet kunnen spreken, luisteren of zien, communiceren zij toch op grote schaal met hun omgeving en ze doen dat door gebruik te maken van zogenaamde secundaire metabolieten. Dat planten op die manier communiceren, blijkt bijvoorbeeld uit het feit dat ze bestuivende insecten naar hun bloemen lokken met specifieke geurstoffen. Hoewel het concept van communicatie in de grond misschien minder gemakkelijk is voor te stellen, is ook ondergrondse communicatie van groot belang voor planten. Denk bijvoorbeeld aan de kolonisatie van planten door stikstof-fixerende bacteriën zoals *Rhizobium*-soorten en de aantrekking van insect-parasiterende nematoden door wortels die worden aangevallen door insecten (Limpens & Bisseling, 2003; Rasmann *et al.*, 2005). In deze signaalprocessen is de specificiteit en regulatie van de communicatie belangrijk. De natuurlijke vijanden (zoals de hier genoemde insect-parasiterende nematoden) van

herbivore insecten worden alleen dan aangetrokken als de plant wordt aangevallen door hun prooi en *Rhizobium* kan alleen de wortels van vlinderbloemigen koloniseren.

## Parasitaire planten

Parasitaire planten van de families *Striga* en *Orobanch*e (bremraap; Fig. 1) kunnen alleen op de wortels van een gastheerplant overleven, omdat ze zelf niet in staat zijn (voldoende) fotosynthese uit te voeren en water en mineralen uit de bodem op te nemen. Alleen door te hechten aan de wortel van een gastheer kunnen zij toegang krijgen tot de benodigde voedingsstoffen, die ze dus de gastheerplant ontnemen. De zaden van deze parasitaire planten zijn erg klein, en moeten dan ook na kieming binnen enkele dagen contact maken met de wortels van een gastheer omdat het kiemplantje anders sterft. De parasitaire planten hebben een elegante strategie ontwikkeld die hen in staat stelt om te gaan met dit dilemma: hun ontkieming hangt namelijk onvoorwaardelijk af van verbindingen die door de wortels van hun gastheer in uiterst lage concentraties ( $10^{-8}$  tot  $10^{-12}$  M) worden geprodu-

ceerd (Bouwmeester *et al.*, 2003; Hirsch *et al.*, 2003). Ook na ontkieming blijven chemische signalen een belangrijke rol spelen in de levenscyclus van de parasitaire planten (Fig. 2). De kiemwortel van de parasiet moet namelijk naar de gastheerwortel toe groeien en dit proces wordt vermoedelijk ook gestuurd door metabolieten geproduceerd door de gastheerwortel. Het precieze mechanisme hiervan is nog onduidelijk, maar een mogelijkheid is dat de concentratiegradiënt van de kiemstimulanten de richting aangeeft waarin het kiemworteltje moet groeien (Dube & Olivier, 2001).



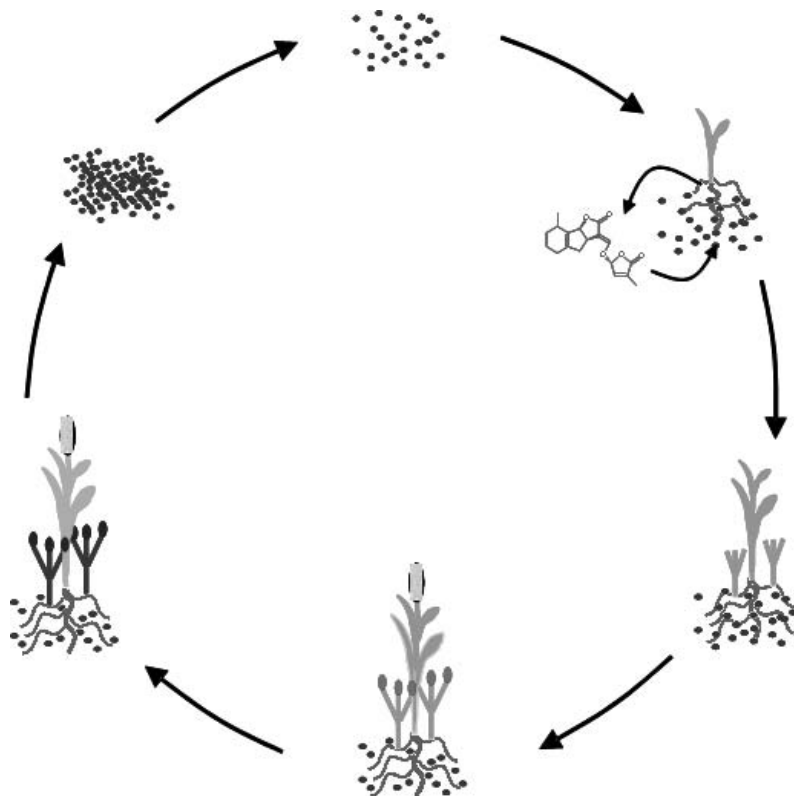
Figuur 1. Tomaat geïnfecteerd met *Orobancha ramosa*.

ARTIKEL

Wanneer er contact is met de gastheerwortel wordt een haustorium (Fig. 3) gevormd, waarin de vaten van parasiet en gastheer op elkaar aansluiten. Ook de vorming van dit haustorium wordt geïnitieerd en geleid door de gastheer geproduceerde secundaire metabolieten. Door de parasiet geproduceerde hydrolytische enzymen zijn hier waarschijnlijk ook bij betrokken (Labrousse et al. 2001). Verscheidene onderzoekers hebben aangetoond dat het succes van dit proces mede afhankelijk is van de gastheer en in sommige gevallen kunnen afweerreacties van de gastheer dit proces verhinderen (Goldwasser et al., 1999; Labrousse et al., 2001; Serghini et al., 2005).

**De taal van ondergrondse communicatie**

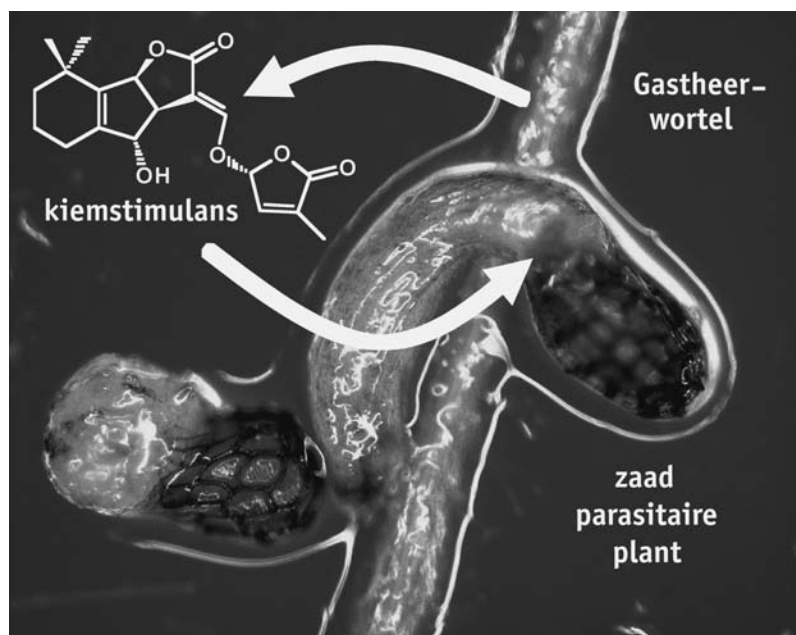
Duidelijk is dat het chemische signaal betrokken bij de eerste stap in de levenscyclus van deze parasitaire planten, ontkieming, essentieel is in



Figuur 2. De levenscyclus van parasitaire planten.

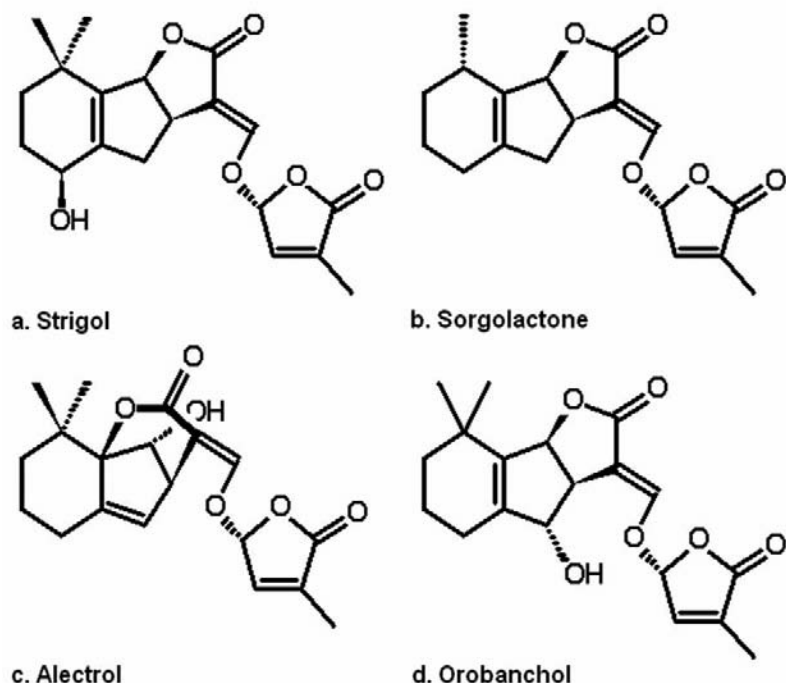
het leven van deze parasitaire planten. Als ze op de verkeerde plaats of het verkeerde moment kiemen is het met ze gedaan!

Verscheidene onderzoeksteams hebben dan ook de chemie van deze interactie voor zowel parasitaire soorten als een verscheidenheid van gastheren bestudeerd en er is een aantal verschillende kiemstimulanten geïdentificeerd (Fig. 4) (zie o.a. Cook et al., 1972; Yoneyama et al., 2004 en Bouwmeester et al., 2007 voor een overzicht). Het mag op zijn minst verrassend genoemd worden dat bij gastheersoorten afkomstig uit zeer verschillende plantenfamilies uit zowel de mono- als dicotylen de meeste tot dusver geïdentificeerde kiemstimulanten behoren tot één chemische klasse, die de strigolactonen zijn gedoopt (Bouwmeester et al., 2003). In het verleden werden de strigolactonen gerekend tot de zogenaamde sesquiterpeenlactonen (zie o.a. Cook et al., 1972; Akiyama et al., 2005), maar recent hebben wij aangetoond dat in maïs, sorghum en kousenband de kiemstimulan-



Figuur 3. Wortels van gastheerplanten scheiden kiemstimulanten uit waardoor zaden van parasitaire planten ontkiemen die vervolgens hechten aan de gastheer.

[ARTIKEL]



Figuur 4. Structuren van de kiemingstimulanten strigol (a), sorgolacton (b), alectrol (c), orobanchol (d).

ten geen sesquiterpeenlactonen zijn, maar afgeleiden van de carotenoïden (Matusova *et al.*, 2005). Deze afgeleiden, zogenaamde apocarotenoïden, komen tot stand door de actie van één of meerdere caroteenknippende enzymen (CCDs of NCEDs). In het geval van de strigolactonen hebben wij gepostuleerd dat er na deze eerste stap nog andere enzymen nodig zijn om tot de tot nu toe bekende strigolactonen te komen (Figuur 5).

Uit onze resultaten blijkt dat deze stimuli tot de chemische klasse van de terpenoïden behoren, een klasse waartoe veel van de bekende biologisch actieve plantcommunicatie-signalen behoren, waaronder verschillende van de plantenhormonen. Eén van deze plantenhormonen, abscissinezuur (ABA), wordt ook afgeleid van de carotenoïden-*pathway* en ook bij de vorming van ABA is een caroteen-splitsend en-

zym (NCED) betrokken. Zeer intrigerend is dat, gebaseerd op de genetische analyse van een aantal *Arabidopsis*-mutanten, het bestaan van een nieuw van de carotenoïden-*pathway* afgeleid en tot dusver onbekend plantenhormoon verondersteld wordt dat is betrokken bij de regulatie van de vertakking van planten (Booker *et al.*, 2004; Booker *et al.*, 2005). Verdere genetische analyse heeft inderdaad de betrokkenheid van twee CCDs (CCD7 en CCD8) aangetoond en onlangs werd ook de betrokkenheid van een enzym uit de cytochrom P450-familie aangetoond in de biosynthese van dit nieuwe en onbekende hormoon (Booker *et al.*, 2005). Voeg hierbij onze ontdekking van de carotenoid-achtergrond van de strigolactonen en er ontstaat een beeld van een biologisch uitermate belangrijke klasse van biosynthetisch verwante signaalmoleculen.

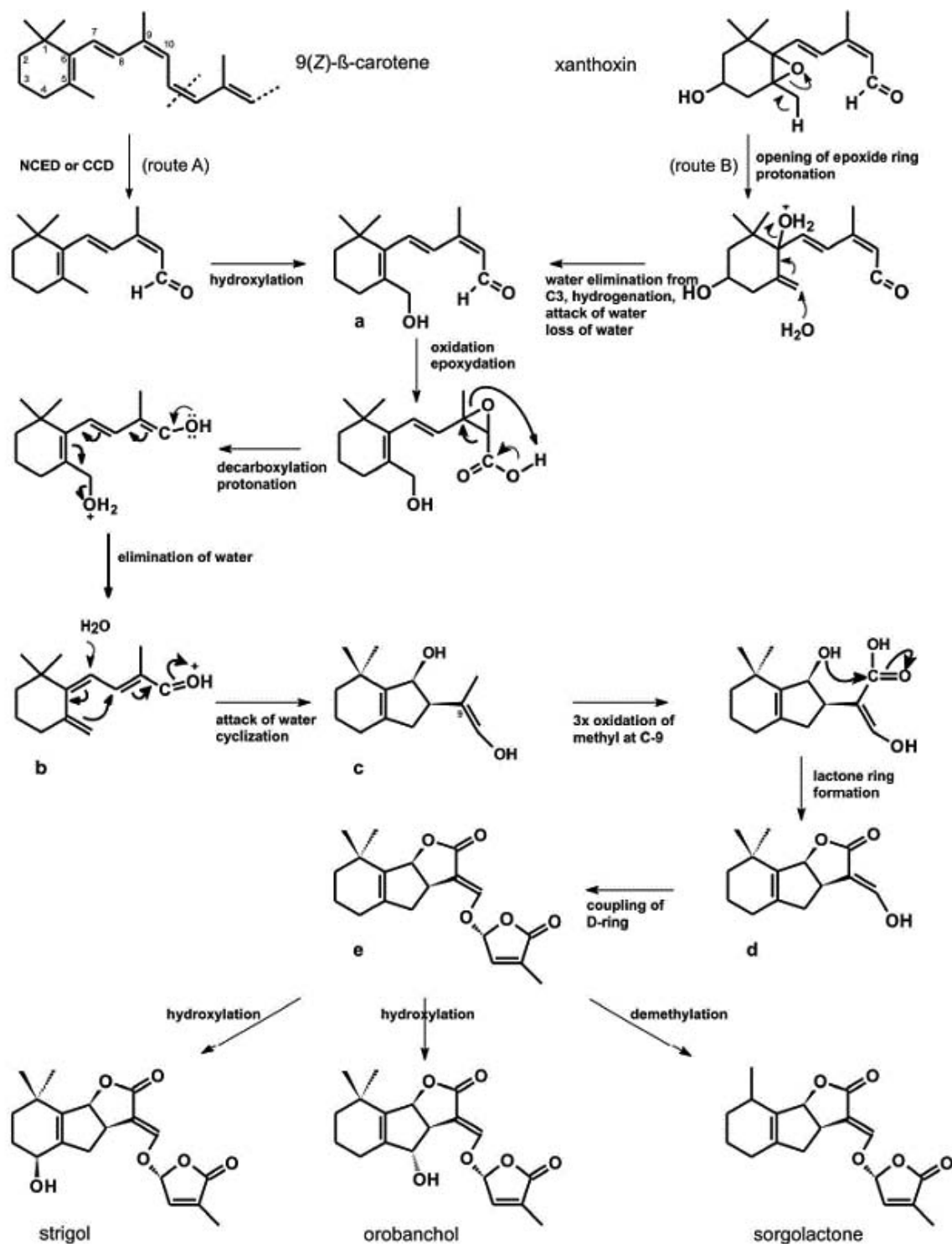
### De waarneming van ondergrondse communicatie

Uit alle studies die zijn gedaan ter identificatie van kiemingstimulanten is gebleken dat er een behoorlijk grote structurele diversiteit is in de strigolactonen (zie o.a. Yoneyama *et al.*, 2004). Hoewel de biologische activiteit van strigolactonen hoofdzakelijk wordt bepaald door de D-ring (Mangnus & Zwanenburg, 1992), is een interessante vraag of de kleine veranderingen in de rest van het molecuul (zie Figuur 5) een effect kunnen hebben op de receptorbinding van de stimulus in het zaad van de parasitaire plant. Dit zou een verklaring kunnen geven voor de veronderstelde maar nog nauwelijks verklaarde gastheer-parasiet-specificiteit. De herkenning van de kiemingstimulanten is een essentieel moment in de levenscyclus van de parasitaire plant. Op dit punt is een sterke selectiedruk aanwezig, welke ervoor moet zorgen dat de zaden van de parasiet slechts in aanwezigheid van een 'ware' gastheer ontkiemen en zo in staat zijn hun levenscyclus te voltooien (Matusova & Bouwmeester, 2006).

### De redenen voor ondergrondse communicatie

De brede aanwezigheid van strigolactonen in diverse families binnen de mono- en dicotylen suggereert dat strigolactonen een essentiële rol spelen voor de plant (en daarmee bedoelen we niet het induceren van de kieming van de vijandige parasitaire planten) en daarom in het plantenrijk geconserveerd zijn. Waarom produceert een plant strigolactonen wanneer deze duidelijk nadelig zijn, aangezien ze parasitisme veroorzaken? Het feit dat ze ondanks deze veronderstelde negatieve selectiedruk

ARTIKEL



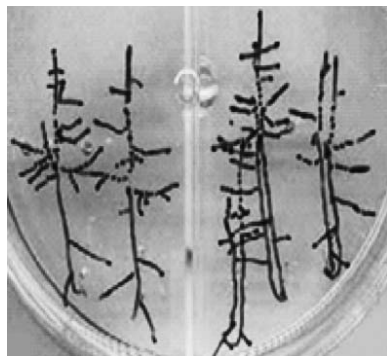
Figuur 5. Het vermoede biogenetisch schema van de formatie van strigol, orobanchol and sorgolactone (Matusova et al., 2005).

hebben voortbestaan suggereert dat zij ook een (groter) positief belang hebben voor de plant. Inderdaad werd onlangs in een intrigerend artikel in Nature aangetoond dat strigolactonen

voor zogenaamde arbusculaire mycorrhizaschimmels ook een middel zijn voor gastheerdetectie (strigolactonen zijn de zogenaamde 'vertakkingfactor' (Fig. 6) die vereist is voor mycorrhiza

om actief de wortel van de gastheer te kunnen koloniseren). Dit is hoogst waarschijnlijk het antwoord op de vraag waarom planten strigolactonen produceren (Akiyama et al.,

2005; Matusova *et al.*, 2005). Interessant is dat verschillende groepen hebben aangetoond dat in zowel sorghum als maïs kolonisatie door mycorrhiza de infectie van deze soorten met *Striga* sterk reduceert (Gworgwor & Weber, 2003; Lenzemo & Kuyper, 2001; Lenzemo *et al.*, 2007).



Figuur 6. Arbusculaire mycorrhiza-schimmels (controle) (a) en door strigolactonen geïnduceerde vertakking in arbusculaire mycorrhiza-schimmels (b).

### In conclusie

De ontdekking van de strigolactonen laat zien dat planten op grote schaal ondergronds communiceren. Planten produceren die strigolactonen niet om te communiceren met de parasitaire planten, maar met de mycorrhiza schimmels en mogelijk ook andere voor de plant nuttige organismen. De parasitaire planten hebben een mechanisme ontwikkeld om deze communicatie af te luisteren en te gebruiken in hun eigen voordeel. Om het grote belang van deze stoffen verder te onderzoeken heeft Harro Bouwmeester begin 2006 van NWO een Vici-fellowship ontvangen ter waarde van 1.2 miljoen euro. Met een onderzoeksgroep, waartoe ook de andere auteur Wouter Kohlen behoort, probeert hij de genen in kaart te brengen die zijn betrokken

bij de productie van de strigolactonen en inzicht te krijgen in hoe ze gereguleerd worden. Ook wil het team weten hoe de strigolactonen worden waargenomen door de parasitaire planten en hoe deze stoffen de interactie tussen de gastheer en beide bezoekers – parasitaire planten en mycorrhiza schimmels – reguleren. De bedoeling is dat het onderzoek niet alleen het begrip zal verbeteren van hoe gastheren communiceren met mycorrhiza schimmels en parasitaire planten, maar ook zal bijdragen aan het verminderen van een reusachtig probleem in Afrika, waar in vele landen *Striga* de oorzaak is van catastrofale oogstverliezen.

### Literatuur

- Akiyama, K., Matsuzaki, K. & Hayashi, H., 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435, 824-827.
- Booker, J., Aldridge, M., Wills, S., McCarty, D., Klee, H. & Leyser, O., 2004. MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule. *Current Biology* 14, 1232-1238.
- Booker, J., Sieberer, T., Wright, W., Williamson, L., Willett, B., Stirnberg, P., Turnbull, C., Srinivasan, M., Goddard, P. & Leyser, O., 2005. MAX1 encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of MAX3/4 to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone. *Developmental Cell* 8, 443-449.
- Bouwmeester, H.J., Matusova, R., Zhongkui, S. & Beale, M.H., 2003. Secondary metabolite signaling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 6, 358-364.
- Bouwmeester, H.J., Roux, C., Lopez-Raez, J.A. & Bécard, G., 2007. Rhizosphere Communications of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends Plant Science* 12, 224-230.
- Cook, C.E., Whichard, L.P., Wall, M.E., Egley, G.H., Coggon, P., Luhan, P.A. & McPhail, A.T., 1972. Germination stimulants. 2. The structure of strigol-a potent seed germination stimulant for witchweed (*Striga lutea* Lour.). *Journal of the American Chemical Society* 94, 6198-6199.
- Dube, M.P. & Olivier, A., 2001. *Striga gesnerioides* and its host, cowpea: interaction and methods of control. *Canadian Journal of Botany* 79, 1225-1240.
- Goldwasser, Y., Hershenhorn, J., Plakhine, D., Kleifeld, Y. & Rubin, B., 1999. Biochemical factors involved in vetch resistance to *Orobanche aegyptiaca*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 54, 3-4.
- Gworgwor, N.A. & Weber, H.C., 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi-parasite-host interaction for the control of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Mycorrhiza* 13, 277-281.
- Hirsch, A.M., Bauer, W.D., Bird, D.M., Cullimore, J., Tyler, B. & Yoder, J.I., 2003. Molecular signals and receptors - controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology* 84, 858-868.
- Labrousse, P., Arnaud, M.C., Serieys, H., Berville, A. & Thalouarn, P., 2001. Several mechanisms are involved in resistance of *Helianthus* to *Orobanche cumana* Wallr. *Annals of Botany* 88, 859-868.
- Lenzemo, V.W. & Kuyper, Th.W., 2001. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on damage by *Striga hermonthica* on two contrasting cultivars of sorghum, *Sorghum bicolor*. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 87, 29-35.
- Lenzemo, V.W., Kuyper, Th.W., Matusova, R., Bouwmeester, H.J. & Ast, A. van, 2007. Colonization by arbuscular mycorrhizal fungi of sorghum leads to reduced germination and subsequent attachment and emergence of *Striga hermonthica*. *Plant Signalling and Behaviour* 2, 58-62.
- Limpens, E. & Bisseling, T., 2003. Signaling in symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology* 6, 343-350.
- Mangnus, E.M. & Zwanenburg, B., 1992. Tentative molecular mechanisms for germination stimulation of *Striga* & *Orobanche* seeds by strigol and its synthetic analogues. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 40, 1066-1070.
- Matusova, R. & Bouwmeester, H.J., 2006. The effect of host-root derived chemical signals on the germination of parasitic plants. In: *Chemical Communication: from Gene to Ecosystem*, Dicke, M. and Takken, W. (eds.), Kluwer, The Netherlands.
- Matusova, R., Rani, K., Verstappen, F.W.A., Franssen, M.C.R., Beale, M.H. & Bouwmeester, H.J., 2005. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanche* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiology* 139, 920-934.
- Rasmann, S., Kollner, T.G., Degenhardt, J., Hiltbold, I., Toepfer, S., Kuhlmann, U., Gershenzon, J. & Turlings, T.C.J., 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* 434, 732-737.
- Serghini, K., Perez de Luque, A., Castejon Munoz, M., Garcia Torres, L., Jorin, J.V. & de Luque, A.P., 2001. Sunflower (*Helianthus annuus* L.) response to broomrape (*Orobanche cernua* Loeff.) parasitism: induced synthesis and excretion of 7-hydroxylated simple coumarins. *Journal of Experimental Botany* 52, 2227-2234.
- Yoneyama, K., Takeuchi, Y., Sato, D., Sekimoto, H. & Yokoka, T., 2004. Determination and quantification of strigolactones. In: *8th. International Parasitic Weed Symposium*, Joel, D.M. (ed.), The International Parasitic Plant Society, Durban, South Africa, pp 9.