

# De drieweg interactie tussen sorghum, *Striga hermonthica* en arbusculaire mycorrhiza schimmels

V. W. Lenzemo

Op 8 juni 2004 promoveerde Venasius Lenzemo Wirnkar aan Wageningen Universiteit op het proefschrift getiteld 'The tripartite interaction between sorghum, *Striga hermonthica*, and arbuscular mycorrhizal fungi'. Promotor was Prof. Dr. M.J. Kropff, leerstoelgroep Gewas- en Onkruidecologie en co-promotor was Dr. Th.W. Kuypers, werkzaam bij de sectie Bodemkwaliteit. Het onderzoek werd gefinancierd door Wageningen Universiteit en NWO (Stichting WOTRO).

## Inleiding

De teelt van granen is de belangrijkste vorm van landbouw in noord Kameroen (9°-13° noorderbreedte, 14°-15° oosterlengte), Afrika. De belangrijkste bron van koolhydraten voor de bevolking in dat deel van Afrika wordt gevormd door sorghum, parelgierst en mais. Wanneer men aan het einde van het regenseizoen, in de maanden oktober en november, velden met graan bezoekt en speciaal deze waarin sorghum wordt geteeld, valt op dat deze velden door bloemen helder rose gekleurd zijn waartussen al dan niet nog resten van het graangewas waarneembaar zijn (Figuur 1). Voor bezoekers zonder landbouwkundige achtergrond is deze kleurenpracht indrukwekkend, maar voor de lokale boer, wiens voedselzekerheid en inkomen afhankelijk is van de graanteelt, geldt dat de bloemen van deze planten een aanwijzing zijn dat moeder natuur hem vervloekt en van zijn jaarlijkse oogst berooft. De aantrekkelijke bloemen worden gevormd door de halfparasiet *Striga hermonthica*, een nauwe verwant van onder andere bremraap (*Orobanche*) en ratelaar (*Rhinan-*

*thus*). *Striga* is verantwoordelijk voor grote opbrengstreducties van het graan en in vele gevallen zelfs de oorzaak van het voortijdig afsterven van het graangewas..

## *Striga*

De zaden van *Striga* kiemen uitsluitend nadat ze de juiste signaalstoffen van de gastheerplant (of van enkele andere plantensoorten, die echter niet als gastheer kunnen dienen) in hun onmiddellijke omgeving hebben waargenomen. Het gekiemde zaadje van *Striga* hecht zich vervolgens aan de groeiende plantewortel wanneer die een geschikte gastheer is. De gastheer verzorgt de (half-)parasitaire plant met plantenvoedende stoffen en ook met koolstof, ondanks het feit dat *Striga* wel bladeren heeft. Het totale verlies aan productie van het graan is vele malen groter dan het gewicht van de aangehechte *Striga*-planten. Het is inmiddels bekend dat het pathologische effect van de parasiet op de gastheer, dat zich onder ander uit in een sterk gereduceerde fotosynthese van de gastheerplant, met name verantwoor-

delijk is voor de sterke opbrengstreducties. Daarnaast is de schade, die deze parasitaire plant aanricht, groter in bodems die minder vruchtbaar en meer droogtegevoelig zijn. Dit betekent dat intensivering van de landbouw en het achterwege blijven van periodes van braak, leiden tot verlies aan organische stof en dus verlies aan plantenvoedende stoffen en aan vochtvasthoudend vermogen van de bodem. Daardoor leidt de toenemende bevolkingsdruk tot een alsnog groter wordende schade door *Striga*, met als uiteindelijk gevolg dat soms hele dorpen moeten worden verplaatst en dat de bevolking in de tussentijd afhankelijk wordt van het wereldvoedselprogramma van de Verenigde Naties. Dit laatste heeft zich ook in noord Kameroen voorgedaan.

## Beheersing van *Striga*

Doordat het grootste deel van de schade door *Striga* wordt aangericht in de periode dat deze nog ondergronds is (gedurende de eerste 5 weken na zaaien), is de koppeling tussen opbrengstverlies van graan en het verschijnen van een plant met fraaie bloemen, niet onmiddellijk te leggen op basis van veldwaarnemingen. Mede daarom wordt *Striga* vaak witchweed (heksenkruid) genoemd. Een groot aantal verschillende methodes om *Striga* te beheersen is voorgesteld

PROMOTIE



Figuur 1: *Striga hermonthica* parasiterend op een sorghum (*Sorghum bicolor*) plant.

en in proeven uitgevoerd. Echter, deze methoden waren lang niet altijd geschikt om aanbevolen te kunnen worden aan arme boeren. Veel methodes voor beheersing van *Striga* leverden dan ook in zulke omstandigheden weinig of geen positief resultaat op. Met name geldt dat de meest effectieve methodes om *Striga* te beheersen, zoals de toepassing van grotere doses stikstofhoudende kunstmest of het injecteren van het gas ethyleen in de bodem, waardoor de zaden van *Striga* wel kiemen maar vervolgens geen gastheer vinden om zich aan te hechten, veel te duur zijn voor boeren die niet voor de markt maar hoofdzakelijk voor hun eigen levensonderhoud produceren. Dit falen van op zichzelf succesvolle beheersingsmaatregelen heeft duidelijk gemaakt dat alleen beheersvormen, die door plaatselijke boeren geïntegreerd kunnen worden in hun teeltsystemen, kans van slagen hebben. Zulke geïntegreerde systemen maken dan gebruik van verschillende beheersingsmaatregelen die tegelijkertijd worden uitgevoerd. Geïntegreerde maatregelen moeten zich dus richten op herstel van de

bodemvruchtbaarheid, het vermogen van het graan om voldoende voedingsstoffen op te nemen en het verhinderen dat *Striga* kiemt, zich aan het gewas hecht en daar schade aanricht. Een zeer belangrijk element van deze geïntegreerde beheersingsmaatregelen bestaat verder uit het voorkomen van nieuwe zaadproductie door *Striga*. Zulke geïntegreerde maatregelen kunnen mede gebruik maken van het bodemleven en met name van organismen welke een positief effect op gewasgroei hebben. In het bijzonder kan daarbij gedacht worden aan arbusculaire mycorrhizaschimmels (AM schimmels), wier rol bij nutriëntopname en vooral van dat van goed aan bodemdeeltjes gebonden elementen zoals fosfaat essentieel is. Vrijwel alle tropische landbouwgewassen blijken sterk afhankelijk te zijn van, en een sterke groeirespons te vertonen op de aanwezigheid van deze AM schimmels. Het wortelstelsel van *Striga* wordt echter niet door deze schimmels gekoloniseerd. Het onderwerp van dit proefschrift was de vraag of AM schimmels een gunstige rol zouden kunnen spelen in de beheersing van *Striga*, hetzij door een positief effect

op het graangewas, hetzij door een negatief effect op *Striga*.

## Effect AM schimmels op de interactie tussen sorghum en *Striga*

Een potproef werd uitgevoerd waarin werd nagegaan of AM schimmels een effect hebben op de interactie tussen sorghum en *Striga*. In deze proef werden twee rassen van sorghum gebruikt: CK60B, die bekend staat als zeer vatbaar voor *Striga*, en S-35, waarvan bekend is dat deze enige mate van weerstand heeft of tolerant is tegen *Striga*. Voor de AM schimmels werd een meng-inoculum, bestaande uit *Glomus clarum* en *Gigaspora margarita* gebruikt. De resultaten van deze proef waren verschillend voor beide sorghumrassen. Het inoculum van de AM schimmels had een negatief effect op *Striga* (lagere aantallen planten die opkwamen, lager gewicht van de opgekomen *Striga*-planten, uitstel van opkomstdatum) bij S-35, maar niet bij CK60B. De AM schimmels konden ook het negatieve effect van *Striga* voor een groot deel compenseren bij S-35, terwijl er geen sprake was van schadecompensatie bij CK60B. Desondanks bleek CK60B in afwezigheid van *Striga* sterker positief te reageren op inoculatie met AM schimmels.

Op grond van de resultaten uit dit eerste experiment, en rekening houdend met het feit dat S-35 in noord Kameroen zeer regelmatig wordt gebruikt als sorghumras dat relatief minder te lijden heeft onder *Striga*, werd een vervolgonderzoek uitgevoerd met alleen S-35. In dit experiment werd de dichtheid van mycorrhiza-inoculum gevarieerd, zodat de vraag beantwoord kon worden of de hoeveelheid schimmelmateriaal een belangrijke extra factor is in het compenseren van de schade

aan sorghum of in de rechtstreekse schade aan *Striga*. Deze vraag is van belang, doordat in de eerdere experimenten, nog steeds enkele *Striga*-planten in de mycorrhiza-behandeling opkwamen. Het gevaar bestaat dat deze planten als nog bloeien en zaad vormen, zodat de levenscyclus van *Striga* in het teeltsysteem niet wordt doorbroken. Het experiment met de variatie in inoculumdichtheid leverde aanwijzingen op dat tenminste twee verschillende mechanismen betrokken zijn bij de manier waarop AM schimmels de interactie tussen *Striga* en sorghum beïnvloeden. Compensatie van het negatieve effect van *Striga* door de AM schimmels was onafhankelijk van de hoeveelheid schimmelinoculum. Daarentegen nam het aantal aangehechte en opgekomen *Striga*-planten verder af met toenemende dosis van het schimmelinoculum. Ook het totale gewicht van *Striga*-planten nam af met toenemende hoeveelheid schimmelinoculum. Blijkbaar is er een rechtstreeks effect van de hoeveelheid mycorrhiza op *Striga*. De mogelijkheid dat dit effect veroorzaakt werd door een effect van de mycorrhizaschimmels op de kieming van *Striga* werd in een eerste experiment onderzocht. Wortel-exudaten, stoffen die door wortels worden uitgescheiden in hun directe omgeving en waarin zich ook de stoffen bevinden die als kiemingsbevorderaar voor *Striga* bekend zijn, van planten met en zonder mycorrhiza werden vergeleken. Het bleek dat wortel-exudaten van planten zonder mycorrhiza tot goede kieming van *Striga* zaden leidden, terwijl vrijwel geen zaden van *Striga* kiemden als ze werden blootgesteld aan exudaten van planten met arbusculaire mycorrhiza. Er was geen effect van de hoeveelheid mycorrhiza-inoculum, maar het is zeer wel mogelijk dat in een Petrischaal, waarin deze experimenten werden uitgevoerd, de concentratie van exudaten homogeen verdeeld is, terwijl het in het veld juist wel uitmaakt welk deel van de wor-

tel al dan niet door AM schimmels wordt gekoloniseerd. Die mogelijkheid zou kunnen verklaren waardoor de dichtheid van mycorrhiza-inoculum wel een effect had op *Striga* in de potproef.

## **Effect van fosfaatbemesting**

De resultaten van het experiment waaruit bleek dat exudaten van sorghumplanten met mycorrhiza de kieming van *Striga*-zaden konden tegengaan, vormden de basis voor een uitgebreider experiment waarin zowel het vatbare ras CK60B als het tolerante ras S-35 gebruikt werden. Doordat de vorming van mycorrhiza gewoonlijk leidt tot verhoogde opname van nutriënten, met name fosfaat, en doordat de fosfaattoestand van de plant invloed heeft op de samenstelling van de wortel-exudaten, werd ook het effect van fosfaatbemesting op exudaten onderzocht. Daarnaast werd onderzocht in hoeverre het effect op zaadkieming van *Striga* afhankelijk was van de periode waarin planten met mycorrhiza hadden gegroeid. Exudaten werden verzameld van planten die 24 en 45 dagen oud waren, terwijl in het eerder beschreven experiment gebruik gemaakt werd van exudaten van veertig dagen oude planten. Voor S-35 bleek dat exudaten van planten met mycorrhiza een zeer sterk remmend effect hadden op de kieming van *Striga* zaden. Het effect was even sterk bij 24 en 45 dagen oude sorghumplanten. Bij CK60B bleek er wel een remmend effect van exudaten van mycorrhizaplanten van 45 dagen oud te zijn, maar niet van 24 dagen oude planten. Ook bij de planten van 45 dagen oud was het effect echter aanmerkelijk zwakker dan bij de exudaten van S-35. In alle gevallen had fosfaatbemesting geen effect. Een eerste chemische analyse van de samenstelling van de exudaten liet zien dat de totale samenstelling van de exudaten veranderde na de vorming van mycor-

rhiza. Het bleek echter nog niet mogelijk om een beredeneerde hypothese te formuleren welke stof(fen) voor het remmende effect verantwoordelijk was (waren). In een tweede experiment werden planten met en zonder mycorrhiza blootgesteld aan reeds geconditioneerde zaden van *Striga*. Het is nodig dat zaden van *Striga* ongeveer 3 weken bij voldoende vochtigheid en een gunstige temperatuur geconditioneerd worden, alvorens ze kunnen reageren op specifieke stoffen uit de exudaten van de gastheerplant. Door reeds geconditioneerde zaden te gebruiken werd als het ware het tijdsvoordeel van mycorrhizaschimmels met zo'n 3 weken ingekort. Desondanks werd hetzelfde negatieve effect van AM schimmels op aantallen van aangehechte en opgekomen *Striga*-planten waargenomen bij S-35 als bij de eerder beschreven experimenten. Voor CK60B had mycorrhiza een veel kleiner negatief effect op de aantallen aangehechte en opgekomen *Striga* planten. Bij S-35 werd ook waargenomen dat het tijdstip van bovengronds verschijnen van *Striga* verlaat werd. Het effect was echter nu niet significant. Door de specifieke omstandigheden van het experiment (beperkte hoeveelheid licht, relatief kleine potten) bleek de aanwezigheid van mycorrhizaschimmels niet te leiden tot een positief effect op sorghum. Ook hier bleek bemesting met fosfaat geen effect op *Striga* te hebben. Op grond daarvan werd geconcludeerd dat het negatieve effect van AM schimmels op *Striga* niet het gevolg is van een positief effect van AM op de fosfaatvoorziening en de groei van sorghum.

## **Effect van AM schimmels op *Striga* onder veldomstandigheden**

Voor eventuele toepassing van deze kennis in de praktijk is het no-

PROMOTIE

dig dat de resultaten van de potproeven onder veldomstandigheden gevalideerd worden. Daartoe werden drie veldexperimenten uitgevoerd. Omdat het als onethisch wordt beschouwd om rechtstreeks experimenten uit te voeren met toevoeging van *Striga* in akkers van boeren en omdat de standaardprocedures om in zwaar met *Striga* geïnfecteerde velden de dichtheid van de parasiet te reduceren (door middel van methylbromide of ethyleen) vrijwel zeker ook effecten hebben op arbusculaire mycorrhiza, werd ervoor gekozen de proef uit te voeren in proefterreinen van het landbouwkundig instituut (IRAD) in Kameroen. In de proef werd aan veldjes hetzij zaad van *Striga* hetzij inoculum van arbusculaire mycorrhiza (hetzelfde inoculum als gebruikt in de laboratoriumexperimenten) toegevoegd. Door de grotere variatie zoals die gewoonlijk in veldproeven wordt gevonden (de variatiecoëfficiënt was in het veld veel hoger dan bij de labproeven), was slechts een deel van de uitkomsten significant. *Striga* bleek een negatief effect te hebben op de groei van sorghum en mais (een opbrengstreductie van 7-26%). Arbusculaire mycorrhiza had echter geen positief effect op de groei van sorghum; evenmin was er sprake van compensatie van het negatieve effect van *Striga* door arbusculaire mycorrhiza. Deze proefvelden hadden geruime tijd braakgelegen, en als gevolg daarvan was er geen zaadbank van *Striga* aanwezig. Door de langdurige periode van braak was echter de dichtheid van inheemse mycorrhizaschimmels hoog en toevoeging van inoculum leidde niet tot toename van het aantal sporen in de grond of van een hogere kolonisatiegraad van het gewas. Het ontbreken van een respons op de inoculatie met mycorrhiza is daardoor waarschijnlijk verklaarbaar. Desondanks bleken in veldjes die met mycorrhiza behandeld

waren minder *Striga* planten op te komen (een achteruitgang van 30%-50%) en was de totale biomassa van *Striga* eveneens lager (40%-63% lager). Ook bleek de aanwezigheid van mycorrhiza de opkomst van *Striga* te vertragen. Mogelijk leidt toevoeging van mycorrhizaschimmels tot snellere kolonisatie van de sorghumplanten en daardoor tot een rechtstreeks negatief effect op *Striga*. De teruggang in *Striga* had echter, zoals gemeld, geen effect op de opbrengst van mais en sorghum.

## Conclusies en vooruitblik

Op grond van de experimenten werd geconcludeerd dat AM schimmels een effect hebben op de kieming van *Striga*-zaden via een effect op wortellexudaten van de gastheerplanten. Het effect van verminderde aanhechting en opkomst van *Striga* zou eventueel het gevolg kunnen zijn van de lagere kieming. Het is echter ook mogelijk dat kolonisatie door mycorrhizaschimmels leidt tot verdere fysiologische veranderingen in de wortel (bijvoorbeeld door afzetting van fenolische verbindingen of lignine in de wortelcelwand). Het feit dat niet alleen de aantallen aangehechte en opgekomen planten lager zijn na kolonisatie door mycorrhizaschimmels, maar dat ook het tijdstip van opkomen vertraagd is, doet vermoeden dat mycorrhizaschimmels ook in die fase van de levenscyclus van *Striga* een rol kunnen spelen. Tot slot kan mycorrhiza leiden tot sorghumplanten met een betere voedings-toestand. Daardoor zijn sorghumplanten beter opgewassen tegen *Striga*-schade. Ook kan kolonisatie door mycorrhizaschimmels de hormoonbalans van de plant beïnvloeden en de negatieve effecten van *Striga* op de hormoonbalans (als gevolg waarvan sorghum meer

wortels maakt en minder bovengronds produceert) tegengaan. Het is tegelijkertijd ook mogelijk dat zulke grotere sorghumplanten een beter substraat vormen voor het kleinere aantal *Striga*-planten dat aanhecht en opkomt. De noodzaak om in teeltssystemen de opgekomen *Striga*-planten te verwijderen blijft dus bestaan. Verschillende suggesties worden gedaan voor nader onderzoek naar de precieze mechanismen waardoor AM schimmels rechtstreeks en indirect een negatief effect op *Striga* hebben. De grote verschillen in exudaatsamenstelling en in groeirespons op mycorrhizaschimmels van verschillende sorghumrassen geeft aan dat er blijkbaar genetische variatie is welke voor de verdere veredeling van sorghumrassen gebruikt kan worden. Daarbij is het van belang om te begrijpen hoe veredeling van graangewassen invloed kan hebben op het vermogen om mycorrhiza te vormen of om voordeel aan mycorrhiza te onttelen. Daarnaast is het van groot belang te begrijpen welke praktische maatregelen boeren kunnen nemen om in hun landbouwpraktijken mycorrhiza te bevorderen. Gezien de sociaal-economische omstandigheden van deze boeren is het vrijwel uitgesloten dat het kopen van mycorrhiza-inoculum een verstandige strategie is. Daarentegen zouden boeren wel in hun beheer rekening kunnen houden met maatregelen die voor mycorrhizaschimmels gunstig uitpakken zoals het voorkomen van excessieve bodemverstoring waardoor het mycorrhiza-netwerk in de bodem verstoord wordt, of het tegengaan van een sterke daling van het organische stofgehalte. Verder onderzoek naar het effect van deze maatregelen, waarvan reeds bekend is dat ze een bijdrage kunnen leveren aan de beheersing van *Striga*, op het functioneren van mycorrhiza wordt derhalve aanbevolen.