

Nieuwe inzichten in de interactie tussen sorghum en het parasitaire onkruid *Striga hermonthica*.

Aad van Ast

Op 2 juni 2006 promoveerde Aad van Ast aan Wageningen Universiteit op het proefschrift getiteld 'The influence of time and severity of *Striga* infection on the *Sorghum bicolor* – *Striga hermonthica* association'. Promotor was Prof. Dr. M.J. Kropff en co-promotor was Dr. L. Bastiaans, van de leerstoelgroep Gewas- en Onkruidecologie, Wageningen Universiteit. Het belangrijkste doel van het onderzoek was om meer inzicht te krijgen in de wisselwerking tussen het parasitaire onkruid *Striga* en de waardplant sorghum.

Inleiding

Striga hermonthica (Del.) Benth. is een parasitaire plant uit de *Orobanchaceae* familie (Figuur 1). De soort komt van oorsprong voor in Afrika en hecht zich aan de wortels van belangrijke voedselgewassen als maïs, sorghum, gierst en rijst. In grote delen van de savannezone in Afrika heeft *Striga* zich ontwikkeld tot de belangrijkste groeireducerende factor. Veelvuldig is waargenomen dat de problemen met *Striga* toenemen wanneer de bodemvruchtbaarheid afneemt. Dit laatste treedt met name op ten gevolge van de toenemende intensiteit in landgebruik door arme boeren.

In het proefschrift is de interactie tussen *Sorghum bicolor* (L.) Moench en *S. hermonthica* nader onderzocht. Deze interactie start met de kieming van het zaad van de parasiet, waarbij chemische verbindingen, uitgescheiden door de wortels van de gastheerplant, de kieming

induceren. De kiemende *Striga* zaden produceren een kiemworteltje met aan het uiteinde een haustorium dat de wortel van de waardplant binnendringt. Vervolgens wordt een verbinding tot stand gebracht met het vaatstelsel in de wortel van de waardplant. Het kiemplantje van *Striga* ontwikkelt zich gedurende circa vijf weken ondergronds alvorens bovengronds te verschijnen. *Striga* remt de groei van zijn gastheer door de onttrekking van assimilaten, water en nutriënten. Echter, het belangrijkste negatieve effect van de parasiet op de waardplant is het zogenaamde pathologische effect. Dit effect omvat de verstoring van een aantal essentiële processen in de waardplant, zoals een reductie van de fotosynthese-snelheid, een verandering van de drogestofverdeling en een ontregeling van het stikstofmetabolisme en de hormoonhuishouding. Vrijwel onmiddellijk na aanhechting van de parasiet begint de verstoring van het metabolisme van de gastheer. De mate waarin *Striga* de groei

van de waardplant remt is erg variabel en hangt af van diverse factoren, waaronder de gewascultivar, de omvang van de infectie en omgevingsfactoren zoals de voedingstoestand van de bodem.

De sorghum-*Striga* associatie wordt gekarakteriseerd door wederzijdse beïnvloeding. Groei en ontwikkeling van de waardplant worden ernstig verstoord na infectie met de parasiet. Tegelijkertijd hebben de negatieve effecten op de gastheer gevolgen voor de kwaliteit van de waardplant als leverancier van de benodigde voedingsstoffen en water voor de parasiet en daarmee op de verdere ontwikkeling van *Striga*. Van deze wederzijdse beïnvloedingen, die van belang zijn voor zowel gewasopbrengst als voor de reproductie van de parasiet, is echter nog onvoldoende bekend. Vandaar dat het belangrijkste doel van dit onderzoek was om het inzicht in de interacties tussen gastheer en parasiet te vergroten.

Tolerantiemechanismen

Sommige landrassen van sorghum blijken een bepaalde mate van tolerantie tegen *S. hermonthica* te bezitten. Om meer inzicht te krijgen in de mechanismen die hierbij een rol spe-

PROMOTIES

PROMOTIES

len werden planten van de Striga-gevoelige sorghumcultivar CK60-B en van het Striga-tolerante landras Tiémarifing opgekweekt in potten met en zonder Striga. De resultaten van deze proef lieten zien dat beide sorghumcultivars door Striga negatief werden beïnvloed, maar het werd tevens duidelijk dat de effecten van de parasiet op de gevoelige cultivar veel sterker waren dan op het tolerante landras. De sterke reductie in korrelopbrengst (95%) bij de gevoelige cultivar werd voor een groot deel veroorzaakt door het feit dat slechts 40% van de geïnfecteerde sorghumplanten korrels produceerde. Bij de tolerante planten was de reductie van de korrelopbrengst (35%) gering in vergelijking met die van de gevoelige planten.

In de proef werd ook het effect van Striga op de bladfotosynthese-snelheid van beide sorghumcultivars gemeten. Bij het gevoelige ras werd waargenomen dat zowel de bladfotosynthese-snelheid bij lichtverzadiging (48%) als de initiële lichtbenuttingsefficiëntie (27%) significant lager waren ten gevolge van infectie met Striga. Bij de tolerante planten daarentegen werd geen effect van Striga gevonden op beide parameters, hetgeen eerdere waarnemingen bevestigde dat deze eigenschap een belangrijk tolerantie-mechanisme is.

Door wortelstelsels van de sorghumplanten periodiek schoon te spoelen, bleek dat de eerste aanhechting van de parasiet bij het tolerante ras aanzienlijk later plaatsvond. Ook het gemiddelde opkomsttijdstip van de Striga planten bij de tolerante cultivar (50 dagen na opkomst van de sorghum) was beduidend later dan bij de gevoelige cultivar (na 32 dagen). Op basis van deze waarnemin-

gen werd de hypothese opgesteld dat het relatief late infectiemoment ook wel eens een rol zou kunnen spelen bij de geringere effecten van de parasiet op de planten van de tolerante sorghum cultivar.

Effect van het Striga-infectieniveau

Naar aanleiding van de resultaten van voorgaande proeven werd een experiment uitgevoerd met alleen de Striga-gevoelige cultivar CK60-B. In dit experiment werden de planten bij een brede reeks besmettingsniveaus van de grond (8 – 2000 Striga zaden per dm³) opgekweekt om na te gaan of de mate van infectie van de waardplant een belangrijke factor is bij de veroorzaakte schade aan de sorghum. Om te beginnen werd de relatie tussen het Striga-infectieniveau en de reductie in bladfotosynthesesnelheid vastgesteld. De metingen wezen uit dat slechts een klein aantal Striga infecties, behaald bij lage besmettingsniveaus van de grond, al voldoende bleek te zijn om de maximale reductie (40-50%) in bladfotosynthese-snelheid te bewerkstelligen. Deze maximale reductie werd in de meeste gevallen reeds bereikt voordat de Striga planten boven de grond waren gekomen.

Uit deze proef werd ook duidelijk dat het Striga-besmettingsniveau van de grond ook een indirect effect heeft op de omvang van de fotosynthese-gereleerde schade. Bij een hoger besmettingsniveau werd de waardplant namelijk eerder geïnfecteerd en zodoende trad het negatieve effect van Striga op de bladfotosynthesesnelheid in een vroeger stadium op. Het opbrengstverlies van sorg-

hum nam toe met een oplopend Striga-besmettingsniveau van de grond (Figuur 2). Deze toename in opbrengstverlies bleek gerelateerd aan een vroeger opkomsttijdstip van Striga en aan een groter aantal opgekomen Striga planten per pot. De relatie tussen het Striga-besmettingsniveau van de grond en het aantal opgekomen Striga planten ontwikkelde zich volgens een rechthoekige hyperbool met een geleidelijk steeds kleiner wordende toename in het aantal opgekomen Striga planten bij hogere besmettingsniveaus (Figuur 2). Deze dichtheidsafhankelijke relatie wijst op intraspecifieke concurrentie tussen Striga-aanhechtingen tijdens de ondergrondse fase. Bij de hoogste Striga-besmettingsniveaus van de grond werd ook tijdens de bovengrondse fase van de parasiet intraspecifieke concurrentie waargenomen. Dit laatste uitte zich in een afsterven van Striga planten aan het einde van het groeiseizoen. Ondanks de terugloop in vitaliteit van de gastheerplant bij een toename in Striga-besmettingsniveau van de grond, bleek de parasiet in staat om zijn drogestof-productie toe te laten nemen (bij matige besmettingsniveaus van de grond) of in ieder geval te handhaven (bij hogere besmettingsniveaus). Dit was vooral toe te schrijven aan het feit dat bij een toenemend besmettingsniveau een steeds groter deel van de totale drogestof-productie van de gastheer-parasiet associatie ten goede kwam aan de parasiet. Bij het hoogste besmettingsniveau bedroeg de fractie Striga bijna 70% van de totale drogestof-productie.

Effect van het Striga-infectietijdstip

Hoewel de eerder beschreven resultaten een duidelijk effect van het infectietijdstip van Striga op het plantenkorrelgewicht van sorghum suggereren, bleek het tijdstip van infectie gekoppeld te zijn aan de sorghumcultivar of aan het Striga-infectieniveau van de waardplant. Om de invloed van infectietijdstip op de interactie tussen waardplant en parasiet verder uit te diepen werden aanvullende kasproeven uitgevoerd. In deze proeven werden op kunstmatige wijze vertragingen van een en twee weken in de eerste aanhechting van Striga aangebracht. Het resultaat was dat bij het gevoelige ras de interactie tussen waardplant en parasiet significant beïnvloed werd door het tijdstip van eerste aanhechting. De parasiet bleek het meest gevoelig voor verlate infectie; de biomassa van Striga werd al significant gereduceerd bij een vertraging van de infectie met één week. Bij een uitstel van de eerste aanhechting met twee weken ging een verdere reductie van de biomassa van de Striga gepaard met een sterke toename in planten- en korrelgewicht van sorghum. Bij de tolerante cultivar Tiémarifing, waar onder normale omstandigheden de eerste Striga-infectie al relatief laat plaatsvindt, resulteerde een verdere vertraging van het aanhechtingstijdstip niet in significante effecten op de



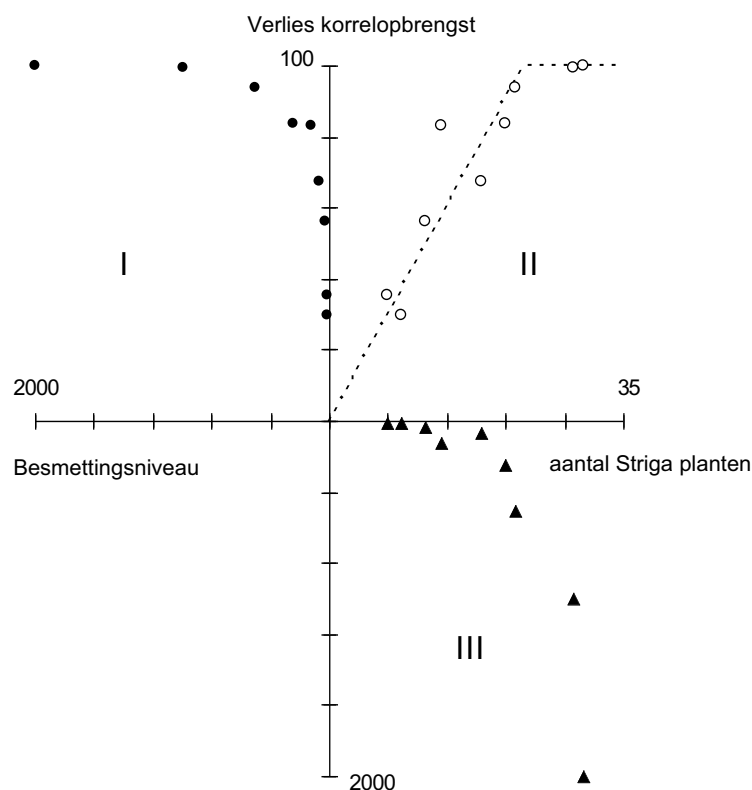
waardplant en de parasiet. De invloed van een verlate eerste infectie van Striga hangt dus sterk af van het actuele tijdstip

Figuur 1: Een sorghumplant geparasiteerd door Striga hermonthica.

van infectie. Verder bevestigen de resultaten dat het eerder waargenomen verschil in eerste infectietijdstip tussen de beide sorghumcultivars bijdraagt aan de Striga-tolerantie van de cultivar Tiémarifing.

Toepassing van de onderzoeksresultaten

Gebaseerd op deze resultaten werd verondersteld dat manipulatie van het infectietijdstip wel eens aanknopingspunten zou kunnen bieden voor de ontwikkeling van nieuwe beheersstrategieën. Het idee ontstond dat het principe van het scheiden van Striga zaden en gastheerwortels in ruimte en tijd, zou kunnen resulteren in



Figuur 2: Drie-kwadrant weergave van de relaties tussen het Striga besmettingsniveau van de grond, het aantal opgekomen Striga planten, en het relatieve korrelopbrengstverlies bij de gevoelige sorghum-cultivar CK60-B.

PROMOTIES

PROMOTIES

een verlaat infectietijdstip. Experimenten werden opgezet om uit te zoeken of cultuurmaatregelen als oppervlakkige grondbewerking, het zaaien in een diep plantgat of het overplanten van jonge sorghumplanten, kunnen leiden tot een vertraging van het eerste Striga-infectietijdstip. Een potproef liet zien dat alle geteste maatregelen en met name de combinatie van de drie genoemde cultuurmaatregelen tot duidelijke effecten leidden. De opkomst van de parasiet werd met vier weken vertraagd, het aantal opgekomen Striga planten nam beduidend af en de geproduceerde Striga biomassa werd gedecimeerd. Bij de gevoelige sorghumcultivar CK60-B leidde toepassing van een combinatie van de voorgestelde cultuurmaatregelen tot een opbrengstverlies

van 26%, terwijl er onder standaard praktijkmaatregelen (grondbewerking tot vijftien centimeter, Striga zaden gemengd door de gehele bouwvoor, oppervlakkig zaaien van sorghum) sprake was van een nagenoeg volledig opbrengstverlies (92%). Bij de tolerante cultivar Tiémarifing werd een verlies aan korrelopbrengst van 28% onder standaard praktijk-omstandigheden volledig teniet gedaan door het toepassen van de combinatie van nieuwe maatregelen.

Evaluatie van deze cultuurmaatregelen in een veldproef in Mali leidde slechts ten dele tot succes. Ondanks een sterke reductie in het Striga-infectieniveau (85%), resulteerden de maatregelen niet in een verlate opkomst van de parasiet en ten gevolge hiervan werden signifi-

cante verbeteringen in opbrengst van de sorghum onder veldomstandigheden niet behaald. De resultaten laten zien dat onder veldomstandigheden, met een natuurlijke Striga-zaadbank en met zaden verspreid door de gehele bouwvoor, het scheiden van de wortels van de gastheer en de zaden van de parasiet veel moeilijker te bewerkstelligen is. Het gevolg hiervan is dat geen onmiddellijke verbetering van de sorghumopbrengst werd behaald. Het directe effect van de toegepaste maatregelen op het aantal opgekomen Striga planten en op de Striga zaadproductie, rechtvaardigt echter de verwachting van een gunstig effect van de toegepaste maatregelen ook op de sorghumopbrengst op de langere termijn.