

Interacties tussen endoparasitaire wortelvoedende nematoden

Pella Brinkman

Op 6 december 2004 promoveerde Pella Brinkman aan Wageningen Universiteit op haar proefschrift met de titel 'Interactions among endoparasitic nematodes; consequences for nematodes and host plant'. Promotoren waren prof.dr.ir. W.H. van der Putten (NIOO en WU-Nematologie) en prof.dr. J.A. van Veen (NIOO en LU-Microbiële ecologie).

Inleiding

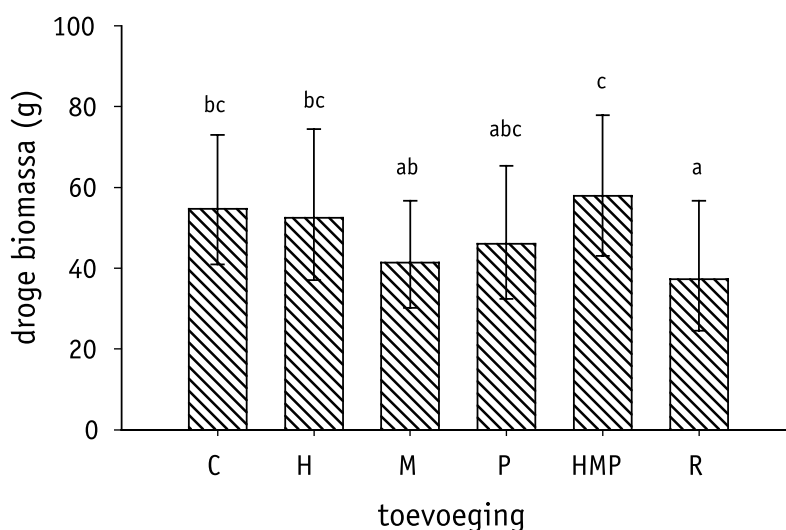
Planten worden beïnvloed door boven- en ondergrondse planteneeters en hun interacties. Wortelherbivoren, waaronder nematoden, verbruiken direct een deel van de ondergrondse primaire productie en staan in wisselwerking met andere biotische en abiotische factoren die de plantengroei beïnvloeden. Natuurlijke ecosystemen bieden de mogelijkheid om de wisselwerking te bestuderen tussen waardplanten en daarop voorkomende wortelherbivore nematodensoorten met een langere co-evolutie dan in agrarische systemen. Wortelherbivore nematoden komen meestal voor in gemeenschappen die bestaan uit meerdere soorten, zodat interspecifieke interacties waarschijnlijk van invloed zijn op de dichtheid en de dynamica van de nematoden en uiteindelijk op de plantengroei. Ik heb interacties onderzocht tussen drie endoparasitaire wortelherbivore nematoden die meestal gezamenlijk voorkomen op *Ammophila arenaria* (helm), een pioniersgras in de duinen.

Veldexperimenten

In een veldexperiment werden verschillende nematodencombinaties aan *A. arenaria* toegevoegd. Vervolgens werd de terugkoppeling van de gevestigde bodemgemeenschappen in biotoetsen bepaald. Grond van niet-overstoven planten, waaraan wortelzonezand met de hele bodemgemeenschap van *A. arenaria* was toegevoegd, verminderde de biomassa van daarin geplante zaailingen. Daar-

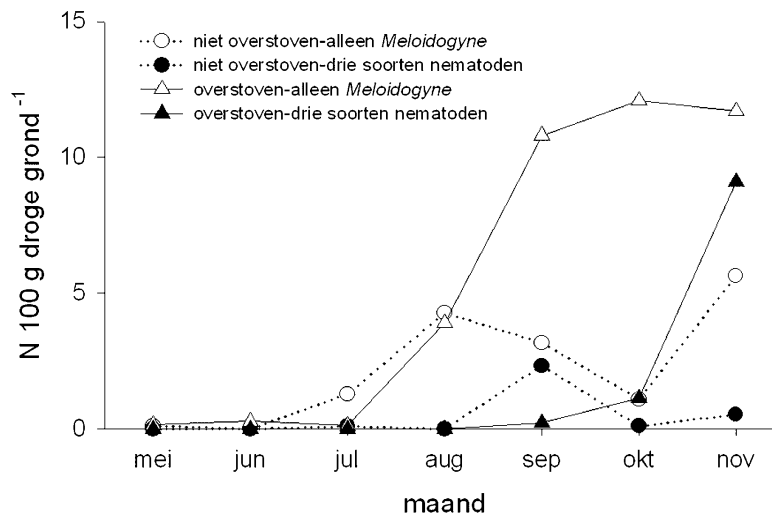
entegen had toevoegen van een combinatie van de drie endoparasitaire nematoden *Heterodera arenaria*, *Meloidogyne maritima* en *Pratylenchus penetrans* hetzelfde effect op plantenbiomassa als de controle (Figuur 1). Het is daarom onwaarschijnlijk dat het gezamenlijk voorkomen van de drie endoparasitaire nematoden een negatieve terugkoppeling naar *A. arenaria* veroorzaakt. Waarschijnlijk zijn (interacties met) andere bodemorganismen in het wortelzonezand verantwoordelijk voor het afnemen van de plantenbiomassa.

Als in het veldexperiment *M. maritima* alleen aan planten werd toegevoegd, waren juvenielen en



Figuur 1. De invloed van toevoegen van C, H, M, P, HMP en R op de droge biomassa (g) \pm 95% betrouwbaarheidsinterval van de scheut van helmgras (teruggetransformeerde waarden; $n = 20$). C = geen nematoden, H = *Heterodera arenaria*, M = *Meloidogyne maritima*, P = *Pratylenchus penetrans*, HMP = alle drie nematodensoorten, R = wortelzonezand met de hele aanwezige bodemgemeenschap van helmgras. Verschillende letters geven significante verschillen aan ($P < 0.05$).

mannetjes van deze soort vroeger in het jaar aanwezig in de nieuwe wortellaag en behaalden hogere dichtheden dan wanneer *H. arenaria* en *P. penetrans* eveneens aanwezig waren (Figuur 2). Blijkbaar dwong het toevoegen van de andere twee soorten *M. maritima* ertoe om zich onder suboptimale omstandigheden te ontwikkelen. De aanwezigheid van de andere endoparasieten had echter geen aantoonbare invloed op *H. arenaria* en *P. penetrans*.



Figuur 2. De ontwikkeling van het aantal (N 100 g droge grond⁻¹) juvenielen van *Meloidogyne maritima* op helmgras gedurende het tweede groei-seizoen na toedienen van de nematoden (n = 10). De nematode werd als enige soort toegediend (open symbolen) of tegelijk met *Heterodera arenaria* en *Pratylenchus penetrans* (gesloten symbolen) en het helmgras werd wel (—) of niet (···) overstoven met zand.

Kasexperimenten

In kasexperimenten hadden *M. maritima* en *H. arenaria* geen invloed op elkaar, terwijl het aantal *H. arenaria* mannetjes lager was in aanwezigheid van *P. penetrans*. De kasexperimenten, waarin paarsgewijze interacties tussen nematodensorten werden bestudeerd, verklaarden de waarnemingen uit het veldexperiment dus niet. Op grond van voorgaand onderzoek is het bekend dat de dichtheid en het migratietijdstip van *M. maritima* in natuurlijke helmbestanden vergelijkbaar zijn met die in het door mij uitgevoerde veldexperiment met de drie nematodensorten. Vermoedelijk zijn onder natuurlijke omstandigheden de dichtheid en de dynamica van *M. maritima*, maar niet van *H. arenaria* en *P. penetrans*, bepaald door interspeci-

fieke competitie met de andere twee endoparasieten.

Opvallend genoeg remde *M. maritima* in het veldexperiment de plantenbiomassa sterker wanneer deze nematode alleen was toegevoegd dan wanneer de andere twee endoparasieten aanwezig waren, terwijl toevoegen van wortelzonezand de plantenbiomassa het sterkst remde. Toevoegen van alleen *H. arenaria* of *P. penetrans* had echter geen invloed op de plantenbiomassa. In kasexperimenten was het effect van toevoegen van nematoden tegenoverge-

steld: niet *M. maritima*, maar *H. arenaria* en *P. penetrans* hadden negatieve invloed op de plantenbiomassa. In de kas had het toedienen van één of twee nematodensorten hetzelfde, hoewel geringe, effect op de plantenbiomassa. De dichtheid van *M. maritima* was laag in de kas en hoog in het veld, terwijl de dichtheid van *P. penetrans* hoog was in de kas en laag in het veld, hetgeen het verschil tussen kas- en veldexperimenten gedeeltelijk zou kunnen verklaren.

Discussie en conclusies

De resultaten uit het veldexperiment ondersteunen de opvatting dat het effect van soortidentiteit en -diversiteit verstrengeld kan zijn en dat soortkenmerken sterker bepalend zijn voor het effect dan diversiteit per sé. In de veldsituatie komen de drie endoparasieten gewoonlijk gezamenlijk voor en de dichtheid en het tijdstip van migratie lijken op die van onze experimentele behandeling met drie soorten in het veldexperiment. Het



Figuur 3. Vitaal, overstoven helmgras in de veldproef.

is daarom waarschijnlijker dat het totaal aan ziekteverwekkende en nuttige bodemorganismen samen de plantenbiomassa reduceren dan dat de groeiremming van helm het gevolg is van de activiteit van *M. maritima* alleen.

In kasexperimenten had opeenvolgende inoculatie geen effect op de competitie tussen *H. arenaria* en *P. penetrans*, maar wel een klein effect op de competitie tussen *H. arenaria* en *M. maritima*. Dit tijds-effect kwam echter alléén tot uiting in een verandering van het aantal *H. arenaria* mannetjes. Deze resultaten vormen geen ondersteuning van de aanname dat de waargenomen verdeling in de tijd het effect van competitie vermindert; uit het veldexperiment bleek immers we dat de verdeling in tijd juist een gevolg is van interspecifieke competitie. Daarnaast speelde de leeftijd van de planten nog een rol bij de ontwikkeling van de nematoden. Bij toevoegen aan oudere planten was het aantal *H. are-*

naria en *M. maritima* hoger, maar het aantal *P. penetrans* lager. Dit laat zien dat naast de grootte van het wortelsysteem ook de leeftijd van de wortels van invloed is op de grootte van de nematodenpopulatie. Afhankelijk van de nematodencombinatie waren oudere planten minder of even gevoelig voor infectie.

Aan het begin van het veldexperiment was de dichtheid van de ectoparasitaire *Tylenchorhynchus* spp. ongewoon hoog. Terwijl het experiment voortduurde en de endoparasieten zich vestigden, namen de aantallen *Tylenchorhynchus* spp. af. In een kasexperiment konden de aantallen *T. ventralis* slechts worden beperkt door het toedienen van een onnatuurlijk hoge dichtheid endoparasieten. Daarom werd de aantalsafname in het veldexperiment waarschijnlijk niet veroorzaakt door de endoparasieten, maar door andere (micro-) organismen die de bodem spontaan koloniseerden. Ondanks

hun beperkende invloed, konden de endoparasieten niet voorkomen dat *T. ventralis* de plantenbiomassa beperkte. De endoparasieten hadden zelf een gering groeiremmend effect op de plant.

Concluderend is het aannemelijk dat de dichtheid en de dynamica van *M. maritima* worden bepaald door interspecifieke competitie met *H. arenaria* en *P. penetrans*. De laatste twee endoparasitaire nematoden worden minder beïnvloed door de aanwezigheid van de andere endoparasieten dan dat bij *M. maritima* het geval is. Het was opvallend dat *M. maritima* alléén wel de plantenbiomassa reduceerde, maar een combinatie van de drie endoparasieten niet. Toevoegen van wortelzonezand van *A. arenaria* verminderde de plantenbiomassa het meeste, zodat het waarschijnlijk is dat de gehele bodemgemeenschap verantwoordelijk is voor de negatieve terugkoppeling.

PROMOTIES