Dit proefschrift met stellingen van

MICHIEL OOSTENBRINK

landbouwkundig ingenieur, geboren te Dwingeloo, 20 Juli 1921,
is goedgekeurd door de promotor Dr W. K. J. Roepke,
hoogleraar in het dierkundig deel der plantenziektenkunde

Wageningen, 31 Mei 1950

De Rector Magnificus der Landbouwhogeschool,

J. C. Dorst

HET AARDAPPELAALTJE

(HETERODERA ROSTOCHIENSIS WOLLENWEBER), EEN GEVAARLIJKE PARASIET VOOR DE EENZIJDIGE AARDAPPEL-CULTUUR

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS
DR IR J. C. DORST,
HOOGLERAAR IN DE TEELT EN DE
VEREDELING VAN DE LANDBOUW-
GEWASSEN, TE VERDEDIGEN TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN EEN COMMISSIE
UIT DE SENAAT DER LANDBOUW-
HOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP ZATERDAG, 1 JULI 1950 TE 11 UUR

DOOR

MICHIEL OOSTENBRINK

H. VEENMAN & ZONEN * WAGENINGEN * 1950

STELLINGEN

I

De totale aardappelopbrengst in Nederland behoeft niet te dalen als gevolg van de verplichte vruchtwisseling in verband met de wettelijke maatregelen ter bestrijding van de aardappelmoeheid.

II

De daling van het aantal planten-parasitaire aaltjes in de grond tijdens de verbouw van onvatbare gewassen wordt hoofdzakelijk veroorzaakt door epiparasieten.

III

Het geslacht Heterodera is een goed object voor het bestuderen van de verhouding tussen plant en parasiet.

IV

Het relatief grote aantal insecten-species staat in verband met hun relatief grote beweeglijkheid, het relatief kleine aantal aaltjes-species met hun relatief geringe beweeglijkheid.

V

Verscheidene door de Engelse „Compost school" (Howard c.s., en in navolging van Howard thans ook Cleveringa) aangehaalde gevallen van gunstige werking van compostbemesting tegen plantenziekten moeten toegeschreven worden aan het verruimen van de vruchtwisseling.

VI

Dat Went bij haar onderzoek over parasitaire schimmels van erwten weinig sprekende resultaten verkregen heeft, is een gevolg van het feit, dat de meeste door haar onderzochte gewassen primair aangetast zijn geweest door het aaltje *Heterodera göttingiana* Liebscher (Went, Joh. C., 1934, Fusarium-aantastingen van erwten, Proefschrift Rijks-Universiteit te Utrecht).

VII

De verspreiding van infectieuze bodemziekten kan alleen worden voorkomen door de ziekte op de plaats van haar optreden te bestrijden.

VIII

Het toeval is de op één na belangrijkste regulerende factor in de natuur.

IX

In de moderne wiskundige bewerking van waarnemingsuitkomsten schuilen meer dan gewone gevaren voor een verkeerd gebruik.

Diss. M. Oostenbrink, Wageningen, 1950

X

In de Propaedeuse van de Landbouwhogeschool worden te zware eisen gesteld ten aanzien van de theoretische Natuur- en Wiskunde.

XI

Het is voor een klein land als Nederland van primair belang, dat het wetenschappelijk onderzoek wordt verricht in nauw contact met de practijk.

XII

De verplichte keuring op type, zoals die in artikel 12 van het huidige Reglement voor de erkenning van stamselectiebedrijven voor pootaardappelen (van de Nederlandse Algemene Keuringsdienst voor landbouwzaden en aardappelpootgoed) is vastgelegd, zal de vrijheid aantasten van de kweker van nieuwe aardappelrassen.

EEN WOORD VOORAF

Zelden zal iemand in zo grote mate en aan zo velen dank verschuldigd zijn voor hulp en medewerking, als dit met mij het geval is bij deze studie.

U, Hooggeleerde Roepke, hooggeachte Promotor, hebt mij voor het eerst met het probleem van de aardappelmoeheid in contact gebracht. Het geeft mij daarom oprechte voldoening, dat U ook de beoordeling van het desbetreffende onderzoek op U hebt willen nemen en mij met raad en daad terzijde hebt willen staan bij het maken van dit proefschrift.

Hooggeleerde Quanjer. Het grootste deel van dit werk werd in overleg met U verricht. Zonder Uw onderricht en Uw leiding zou ik niet tot dit onderzoek in staat zijn geweest. Uw aanmoedigingen en Uw warme belangstelling waren mij steeds tot steun.

Weledelzeergeleerde Briejèr. Het is een groot voorrecht onder Uw leiding bij de Plantenziektenkundige Dienst te mogen werken. Ik ben zeer dankbaar voor de vrijheid, die zowel U als Uw voorganger, Ir N. van Poeteren, mij hebben gegeven bij het verrichten van dit onderzoek; ik dank U tevens voor de mogelijkheid tot publicatie er van.

Collega's en medewerkers van de Plantenziektenkundige Dienst. Hoe gemakkelijk viel het werk bij de grote hulpvaardigheid, die ieder van U, in binnen- en buitendienst, steeds betoonde. Als naaste medewerkers wil ik noemen de dames B. A. E. Bosch, G. Jansen, J. Boonstra, A. van Schuylenborgh en H. Vis, die gedurende enkele jaren het grondmonsteronderzoek verzorgden; de heren H. J. de Bruin, J. Meindertsma en H. den Ouden, die tijdens hun studenten-tijd enkele grote proeven verrichtten, K. Kuiper, die een groot aandeel heeft gehad in het bewerken van de gegevens en in het verzorgen van de publicatie, en L. W. Steensma, die verschillende veldproeven verzorgde. Ik dank D. Lindner voor het maken van de foto's en J. N. Janssen voor het tekenwerk.

Ir W. B. L. Verhoeven en Dr Ir H. N. Kluyver lazen het manuscript en gaven goede raad. G. van Rossem en Dr B. G. Peters dank ik voor het vertalen van de samenvatting.

Veel ben ik verschuldigd aan de Voorzitter en de Leden van de „Aardappelmoeheidscommissie", die in sterke mate de richting van het onderzoek beïnvloedden, en aan hun assistenten, die op uitstekende wijze de proefvelden verzorgden. Hun gegevens zijn mij steeds bereidwillig verstrekt.

Ook anderen hebben bijgedragen tot het ontstaan van dit proefschrift. Ik betuig hun allen mijn oprechte dank, zonder hun namen afzonderlijk te kunnen noemen.

INHOUD

Een woord vooraf
Inleiding 1
I. Methoden van onderzoek 2
II. Historisch overzicht 4
III. Het aaltjesgeslacht Heterodera 9
§ 1. Inleiding 9
§ 2. Heterodera marioni Cornu 10
§ 3. Heterodera schachtii Schmidt 10
IV. Het aardappelaaltje en zijn levenswijze onder Nederlandse omstandigheden 15
§ 1. Inleiding 15
§ 2. De identiteit van het Nederlandse aardappelaaltje 20
§ 3. De ontwikkelingssnelheid van het aardappelaaltje 21
§ 4. Het aantal generaties 23
§ 5. De voortplantingssnelheid 25
§ 6. De aard van het parasitisme 40
§ 7. Het mechanisme van de parasitaire werking 42
§ 8. De eigen voortbeweging van de larven 46
V. De waardplanten van het aardappelaaltje 49
VI. Beschouwingen over plaats en wijze van ontstaan van het aardappelaaltje 53
VII. De verschijnselen van de ziekte 58
VIII. Het „aardappelmoeheidsprobleem" 60
§ 1. Inleiding 60
§ 2. Inoculatie-proeven met het aardappelaaltje 64
§ 3. Grondmonster- en gewassenonderzoek 69
§ 4. Het pleksgewijze optreden van aardappelmoeheid 71
§ 5. Het verband tussen besmettingsgraad van de grond en ziek worden van het aardappelgewas 75
§ 6. De dynamiek van de besmettingsgraad onder invloed van het aardappelgewas 80
§ 7. Nabeschouwing 89
IX. De bestrijding 93
§ 1. Inleiding 93
§ 2. De kweker en het aardappelmoeheidsvraagstuk 103
§ 3. De bestrijding met chemische middelen 123
§ 4. De waarde van vruchtwisseling en van de keuze der tussengewassen 137
§ 5. De invloed van de bemesting en de bewerking 152
§ 6. Het grondmonsteronderzoek op aardappelaaltjes 163
§ 7. Nabeschouwing 196
X. Het gevaar van de aardappelmoeheid en de maatregelen daartegen . . . 198
§ 1. Inleiding 198
§ 2. De toestand in Nederland 201
§ 3. De noodzakelijke bestrijdingsmaatregelen 202
Samenvatting 205
Summary 215
Geciteerde literatuur 225

INLEIDING

In 1941 werd in ons land de aandacht gevestigd op een nieuwe aardappelziekte, die slechtgroeiende plekken in het gewas veroorzaakte. Ook in volgende jaren kwamen de plekken terug; ze namen toe in aantal en grootte totdat volledige misgewassen ontstonden.

De ziekte werd met behulp van ingezonden materiaal op de Plantenziektenkundige Dienst door Verhoeven herkend als „aardappelmoeheid", veroorzaakt door het aardappelaaltje [1]), *Heterodera rostochiensis* Wollenweber, dat op de wortels parasiteert. Bij navraag bleken de eerste symptomen op enkele percelen al gedurende drie jaar, misschien zelfs langer, door de verbouwers waargenomen te zijn.

Op 21 Juni 1943 werd het „Besluit bestrijding aardappelmoeheid 1943" afgekondigd (6). Dit besluit hield in, dat de Plantenziektenkundige Dienst als beschermer van de verbouw en de export van landbouwgewassen zeer ingrijpende maatregelen kon en moest nemen tegen elk geval van aardappelmoeheid, dat daar werd gemeld.

Uitgaande van de overweging, dat de toestand van de grond op sommige ziekten van landbouwgewassen grote invloed schijnt te hebben, meende Cleveringa op 26 Juli 1943 een officieel protest tegen het in werking stellen van dit Besluit te moeten indienen. Volgens hem was aardappelmoeheid niet een infectieuze en gevaarlijke aaltjesziekte, doch slechts het gevolg van een zeer sterk structuur-verval van de bouwvoor, hetgeen door een goede landbouwkundige behandeling weer geheel zou verdwijnen. „Ik meen U dus te moeten adviseeren op den ingeslagen onjuisten weg geen stap verder te gaan en in elk geval de uitvoering van het besluit inzake de aardappelmoeheid voor onbepaalden tijd op te schorten. Het eenige juiste zou naar mijne meening zelfs zijn, dat dit besluit direct weer zou worden ingetrokken" (22).

Naar aanleiding van deze kwestie werd de „Commissie ter bestudeering van het verband tusschen Structuur en Aardappelmoeheid" ingesteld. Vóór en in samenwerking met deze Commissie werd door schrijver dezes vanaf November 1945 een onderzoek verricht. De reeds in 1944 door de Heer J. Kort verzamelde gegevens waren door de oorlogsomstandigheden verloren gegaan, zodat vrijwel opnieuw moest worden begonnen.

Lopende het onderzoek werd de probleem-stelling verlegd van de bestudering van „het verband tussen bodem-structuur en aardappelmoeheid" naar „het zo snel mogelijk verkrijgen van inzicht in voorkomen, verspreiding, aard en bestrijdingsmogelijkheden van deze nieuwe aardappelziekte". Uiteindelijk moesten dus vele problemen rondom deze plantenziekte bestudeerd worden.

[1]) De Commissie voor het vaststellen van Nederlandse namen van plantenziekten (van de Nederlandse Plantenziektenkundige Vereniging) beveelt het gebruik aan van de naam *aardappel-cystenaaltje* (159a). Dezelfde regel geldt voor de namen van de andere cystenvormende aaltjes, die op blz. 12 en 13 zijn vermeld. Het overleg kwam te laat om de namen in deze publicatie nog dienovereenkomstig te kunnen wijzigen.

HOOFDSTUK I

METHODEN VAN ONDERZOEK

Met behulp van de literatuur werd de ziekte en het bijbehorende aaltje onmiddellijk herkend. Ook voor het eigenlijke onderzoek leverde literatuur-studie waardevolle gegevens en nieuwe gezichtspunten op.

Veldwaarnemingen in Nederland gedurende de jaren 1946 t/m 1949 verschaften belangrijke gegevens over voorkomen, verspreiding en aard van de ziekte, die in 1948 aangevuld werden met waarnemingen in Groot-Brittannië en Ierland. De detail-waarnemingen bij de afzonderlijke ziektegevallen betroffen: de plaats van optreden en mogelijke herkomst van de infectie, de ontwikkeling van het aardappelgewas en de ziektesymptomen in het loof en in de onderaardse delen van de plant als maat voor de aantasting, de besmettingsgraad, de structuur en de soort van de grond, de vruchtwisseling en de bemesting in de laatste jaren, het aardappelras en eventuele verdere gegevens, die van belang zouden kunnen zijn.

Verschillende problemen werden verder op proefvelden bestudeerd. Reeds in 1944 waren enkele proefvelden aangelegd ter bestudering van de invloed van vruchtwisseling, bemesting en bewerking van de grond op het optreden van de ziekte. In volgende jaren werden deze veldproeven voortgezet en, waar mogelijk, vermeerderd met andere, die gericht werden op elk belangrijk, binnen het bereik liggend probleem. Daarnaast werden proeven genomen in betonnen cylinders, in vaten en in potten op het terrein van de Plantenziektenkundige Dienst en op tabletten met besmette grond in een kas.

Het belangrijkste middel bij de bestudering van de invloed van verschillende gewassen, grondsoorten, bewerkingen, bemestingen en chemische behandelingen en voor de verklaring van vele veldwaarnemingen was een uitgebreid grondmonsteronderzoek in het laboratorium, dat quantitatieve gegevens verschafte over het gedrag van de aaltjespopulaties in de grond. Het ontwerpen van een doelmatige techniek was hiervoor nodig, hetgeen in een afzonderlijk hoofdstuk zal worden besproken (Hoofdstuk IX, § 6). In totaal werden een 20.000 bepalingen verricht voor het onderzoek van proeven en proefvelden.

Door microscopisch onderzoek van gedifferentieerd gekleurd wortel-materiaal en door anatomisch onderzoek van de wortels kon het verloop van de aaltjesaantasting volledig gevolgd worden. Het kleuren geschiedde volgens Goodey's katoenblauw-lactophenolmethode (102).

Door activeringsproeven, die dikwijls uitgevoerd werden volgens Gemmell's „single cyst technique" (89), werd de biologie van het aaltje nader bestudeerd. Hierbij werden sedert 1946 verbeterde activeringsbakjes gebruikt. Deze zijn op blz. 127 afgebeeld en beschreven.

De meeste gegevens van proeven en proefvelden ondergingen een moderne wiskundige bewerking, waarbij dikwijls gebruik werd gemaakt van de „analysis of variance", het berekenen van middelbare fouten en van correlatie- en regressie-coëfficiënten. Om het geheel voor de niet wiskundig georiënteerden niet onleesbaar te maken, werden de resultaten van deze bewerkingen zo onopvallend mogelijk bij de grafieken geplaatst of in de tekst verwerkt.

Tenslotte zij vermeld, dat gebruik is gemaakt van de medewerking en van de adviezen,

die verschillende diensten en instellingen onze landbouw bieden. Het Rijkslandbouwproefstation te Groningen onderzocht grondmonsters op structuur en bemestingstoestand en het Rijkslandbouwproefstation te Maastricht onderzocht de gebruikte stalmest en compost, het Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek verrichtte smaakproeven met aardappelen. Het Instituut voor Rassenonderzoek te Wageningen verschafte aardappelpootgoed voor de rassenproefvelden, het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen leverde aardappelzaad, de Hortus botanicus te Delft en die te Kopenhagen verschaften ons zaad van wilde planten. Verschillende firma's verschaften chemische bestrijdingsmiddelen. Het Centraal Bureau voor de Statistiek verschafte gegevens over de intensiteit van de aardappel-cultuur in Nederland, de Afdeling Bewerking van Waarnemingsuitkomsten van T.N.O. adviseerde in een aantal gevallen over de te volgen wiskundige bewerking der gegevens.

HOOFDSTUK II

HISTORISCH OVERZICHT

In *Duitsland* sprak Kühn (128) reeds in 1881 van door Heterodera aangetaste aardappelen. Bij zijn eigen onderzoek aan 180 plantensoorten bleek de aardappel niet vatbaar voor het bietenaaltje, *Heterodera schachtii* Schmidt, de enige toen bekende cystenvormende Heterodera. Hij schreef echter: „Es theilte mir ferner bei früherer Gelegenheit Herr Director Bolte mit, dasz er Rübennematoden auch an den Wurzeln der Kartoffeln wahrgenommen habe." Sindsdien verschenen verschillende overzichten van voor Heterodera vatbare planten, waarbij de aardappel steeds als onvatbaar beschouwd werd, o.a. van Kühn zelf en van Hollrung in 1891 (111, 131) en van Vañha & Stocklasa in 1896 (208). Ook Percival (161) noemt in 1895 het onvatbaar zijn van de aardappel. Aan deze uit de tweede hand verkregen melding aangaande het jaar 1881 is dus door latere onderzoekers geen waarde gehecht; alleen Marcinowski (139a) en Hiltner (110) hebben haar in 1909 een keer gememoreerd.

De eerste betrouwbare mededeling over de Heterodera-aantasting van aardappelen is in 1913 door Zimmermann (212) gedaan. Hij ontdekte zeer veel Heterodera-cysten op de wortels van slechtgroeiende aardappelplanten in een tuin te Rostock. In het gewas traden zieke plekken op met zeer kleine, armoedige, vroeg afstervende planten. Dit verschijnsel was al in 1912 in een naburige tuin waargenomen. Het feit echter, dat de ziekte in 1913 reeds massaal en in ernstige mate optrad in de ten Zuiden van de stad gelegen volkstuinen, wijst er op, dat zij daar in elk geval reeds een aantal jaren aanwezig moet zijn geweest.

In 1923 werd dit aaltje door Wollenweber (211) beschreven. Op grond van morfologische verschillen met de reeds bekende cysten-vormende Heterodera's van bieten, haver en erwten gaf hij het aardappelaaltje de naam *Heterodera rostochiensis* ad. int., sindsdien in de literatuur aangehaald als *Heterodera rostochiensis* Wollenweber.

In Duitsland komt thans, behalve bij Rostock in Mecklenburg, aardappelmoeheid met zekerheid voor in Schleswig-Holstein (sinds 1928, 66), Thüringen (sinds 1930, 75), Brandenburg, Pommern, Ostpreuszen, Westfalen, Rheinpfalz, Hamburg en Bremen (22). Vrijwel zeker komt de ziekte ook in Saksen voor, gezien de uitvaardiging van een „Anordnung zur Bekämpfung des Kartoffelnematoden" aldaar op 13 Augustus 1946 (9). [1]) Ook in Berlijn en Lippe is de bestrijding thans wettelijk geregeld (36), waaruit besloten mag worden dat ook daar het aardappelaaltje schadelijk gaat worden.

De schade door het aardappelaaltje wordt in Duitsland voornamelijk geleden in volkstuinen met een eenzijdige aardappel-cultuur. Op de landbouwbedrijven is de vruchtwisseling als regel voldoende ruim om veel schade te voorkomen (22, 36, 95). Toch blijkt het probleem ook daar nijpender te worden (109).

De wettelijk voorgeschreven bestrijdingsmaatregelen van Schleswig-Holstein, die als voorbeeld voor verschillende andere provincies hebben gediend, omvatten een verplichte beperking van de aardappelteelt tot één keer aardappelen in de drie jaren op dezelfde

[1]) De mededeling op blz. 618 van het handboek van Filipjev & Schuurmans Stekhoven (77), dat aardappelmoeheid in Saksen reeds vanaf 1881 optreedt, is gebaseerd op de boven geciteerde oude publicatie van Kühn en is dus vermoedelijk onjuist.

grond, het verbod om op zwaar zieke grond de eerstkomende drie jaren aardappelen te telen en maatregelen om de verspreiding van de aaltjes te voorkomen (19).
In Thüringen zijn onlangs de maatregelen verscherpt, waarbij de mogelijkheid geopend wordt om in zwaar zieke gebieden de aardappelteelt gedurende zes jaar geheel te verbieden (11, 109).

Het tweede land, waar aardappelmoeheid ontdekt werd, is *Engeland*. Taylor meldde in de „Monthly Summaries of Insect Pests, August 1917" (192) voor het eerst de aantasting van aardappelen door Heterodera in Engeland. In twee volkstuinen, bij Crossgates en Wetherby in Yorkshire bleken zwaar zieke plekken in het gewas op te treden. 40 km Oostwaarts bleek zes jaar later de ziekte reeds aanmerkelijke schade op de grote landbouwbedrijven te veroorzaken. In „The Potato Eelworm" van de hand van Strachan & Taylor anno 1929 (190) wordt gesuggereerd, dat de eerste symptomen van aardappelmoeheid in deze streek reeds in 1904 waargenomen zouden zijn, aangezien de boeren zich vanaf die tijd meer of minder slechtgroeiende plekken in het aardappelgewas herinnerden, hetgeen echter ook een bemestingskwestie (pH, kaligebrek, fosforgebrek) kan zijn geweest. Het is, vooral gezien het revolutionnaire karakter van de aardappelmoeheid in verschillende later besmette gebieden van Engeland en ook in Yorkshire zelf na het herkennen van de ziekte, niet zeker, of het eerste optreden van aardappelmoeheid in Yorkshire terug te voeren is tot vóór 1912, het jaar waarin de ziekte zich met zekerheid bij Rostock geuit heeft.

Na de ontdekking in 1917 heeft de ziekte zich snel over Engeland verspreid. Thans treedt aardappelmoeheid overal op, waar een meer of minder eenzijdige aardappelteelt bedreven wordt. In de vak-literatuur worden o.a. met name genoemd: Yorkshire (124, 192), Lincolnshire (119, 120, 150, 151, 152), Lancashire (182, 183, 184), Bedfordshire (121), Hertfordshire (158, 196), Worcestershire (148), Monmouthshire (58), Staffordshire (58), Cornwall (30, 186) en Devon (30, 186), terwijl in een anonieme samenvatting (5) ook nog worden genoemd: Durham, Cumberland, Cheshire, Nottinghamshire, Cambridgeshire, Anglesey, Sussex, Kent, Surrey, Northumberland en Dorset.

Aardappelmoeheid is in Engeland niet alleen een plaag in de volkstuinen, die alle zwaar ziek zijn, doch ook een groot probleem voor de landbouw. „Potato root eelworm is now regarded as the most serious pest, affecting the potato crop in many of the main potato-growing areas in Great Britain" (7) en „Eelworm is undoubtedly the worst pest of the potato plant" (23).

In de echte aardappel-districten van Yorkshire, Lincolnshire en Lancashire heeft men onder druk van de ziekte de vruchtwisseling moeten verruimen van één keer aardappelen in de twee jaren tot één keer aardappelen in de vier à zes jaren. Desondanks lijden alle aardappelgewassen meer of minder en komen nog vele volslagen misgewassen voor. De directe schade bedraagt thans naar schatting in Engeland meer dan 10 % van de totale aardappelopbrengst; in streken met een eenzijdige teelt van aardappelen is dit veel hoger (160).
Ook voor de tomatenteelt onder glas is dit aaltje hier een lastige plaag (123, 170, 210).

In *Schotland* komt aardappelmoeheid algemeen voor. Genoemd worden o.a. Ayrshire (158, 159), Kirkcudbrightshire (158), East Lothian (158), Dunbartonshire (158), Rossshire (158). Dikwijls wordt aangenomen, dat de snelle verspreiding van de ziekte over Engeland en Ierland met besmet pootgoed vanuit Schotland heeft plaatsgevonden (15, 160), aangezien het eerste optreden van de ziekte in Schotland vermoedelijk vrij vroeg ligt. Massee (141*a*) meent, dat het aardappelaaltje reeds een rol heeft gespeeld bij een aantal misgewassen in 1913. Dit oordeel wordt ondersteund, wanneer men de mededeling van O'Brien & Prentice (158), dat in 1931 in Ayrshire reeds besmettingsgraden van 16,5 cysten per cc grond voorkwamen, combineert met de vermeerderingscapaciteit

van het aaltje per aardappelplant, zoals die in Hoofdstuk IV, § 5, is uiteengezet. Men moet op grond daarvan aannemen, dat een 20-tal aardappelgewassen zwaar aangetast moeten zijn geweest, voordat een voor normale aardappelteelt reeds fataal te achten besmettingsgraad van 1 cyste per cc aangegroeid kan zijn tot 16,5 cysten per cc grond. Ten tijde van het vinden van de eerste verschijnselen bij Rostock moeten dus ook in Schotland reeds zwaar besmette velden aanwezig zijn geweest.

In *Eire*, op *Jersey* en in *Ulster* werd aardappelmoeheid ontdekt respectievelijk in 1922 (38), 1938 (178) en 1945 (7). In Eire en in Ulster moet het eerste optreden een aantal jaren vroeger liggen (38, 160). Ook op de *Scilly*-eilanden komt het aardappelaaltje voor (22, 77).

In Groot-Brittannië en Ierland is het aaltje thans zo algemeen verspreid, dat preventieve, wettelijk voorgeschreven bestrijdingsmaatregelen ondoelmatig worden geacht. Alleen Noord-Ierland (Ulster) neemt zeer strenge maatregelen tegen elk geval van aardappelmoeheid en tracht zijn pootaardappel-export te beschermen door het afgeven van garanties na een grondmonsteronderzoek op aaltjes. Toch wordt thans ook in zwaar zieke gebieden vooral door de landeigenaars gestreefd naar een wet, die na elk gewas aardappelen minstens drie jaar andere gewassen voorschrijft, om althans het zwaar besmet worden van hun terreinen door te eenzijdige aardappelteelt te voorkomen (160).

In *Zweden* werd het eerste geval van aardappelmoeheid in 1922 geconstateerd bij Högsjö, ter hoogte van Stockholm (2, 126). Eerst in 1928 werden meer haarden ontdekt bij Helsingborg. De gehele kuststrook langs de Sont, aan weerszijden van Helsingborg, bleek besmet. Sindsdien is het aantal haarden, vooral in Zuid-Zweden, voortdurend gestegen, zodat de aardappelmoeheid in 1939 reeds in 88 gemeenten van 14 provincies geconstateerd was. In 1941 omvatten de besmet verklaarde gebieden meer dan 100.000 percelen in 40 gemeenten. Alleen in 1946 werden 400 nieuwe haarden gemeld, ten dele in voordien nog onbesmette gebieden (115). De oude „Kungl. förordning angående bekämpande av potatisålen" van 1932, die o.a. het verbod van aardappel- en tomatenteelt op besmet verklaarde percelen voorschreef, werd in 1939 verzacht, zodat thans op de meeste besmet verklaarde percelen weer eens in de drie of meer jaren aardappelen of tomaten verbouwd mogen worden. De verspreiding van besmet materiaal wordt echter nog steeds rigoureus tegengegaan (138).

In *Denemarken* werd het eerste geval van aardappelmoeheid in 1928 ontdekt bij Vamdrup (32). Thans komt ze over het gehele land in de volkstuinen voor, zowel op Jutland als op de eilanden. De practijk van de landbouw ondervindt van de ziekte weinig hinder, daar een ruime vruchtwisseling met hoogstens één aardappelgewas in de 6–10 jaren regel is. Ook in Denemarken is de teelt van aardappelen op besmette terreinen oorspronkelijk verboden geweest (volgens de wet van 1931), daarna weer toegestaan onder voorbehoud van een 3-jarige rotatie (bij de wet van 1935) en tenslotte weer geheel vrijgegeven (bij de wet van 1944) (18). In feite is de strijd tegen de ziekte hier thans dus opgegeven.

Voor *Zwitserland* wordt in het boek van Faes, Staehelin & Bovey: „La défense des plantes cultivées" het voorkomen van aardappelmoeheid gemeld (68). Op blz. 461 lezen we over het aardappelaaltje („*Heterodera Schachtii*, race *rostochiensis*"): „Très nuisible dans le Nord de l'Europe, cette Anguillule est un ravageur peu important dans notre pays." Bij navraag bleek dit echter op een vergissing te berusten, aangezien met deze „weinig belangrijke parasiet" het stengelaaltje, *Ditylenchus dipsaci*, was bedoeld en niet *Heterodera rostochiensis* (22).

Na Duitsland en Engeland, Zweden en Denemarken is *Nederland* dus het vijfde land in West-Europa, dat het voorkomen van aardappelmoeheid officieel meldt. In 1941 werd de ziekte bij Katwijk herkend. De eerste symptomen zijn in Nederland met zekerheid reeds in 1938 waargenomen. In 1943 e.v. werd op een aantal verdachte en besmette percelen, tezamen ongeveer 200 ha, op grond van het „Besluit bestrijding aardappelmoeheid 1943" (6) de aardappelteelt voorlopig verboden. In 1947 en 1948 werd op besmette percelen, waar drie jaren andere gewassen geteeld waren, bij wijze van proef weer één aardappelgewas verbouwd. Ondanks de goede stand van dit gewas werd dit principe verlaten, daar uit grondonderzoek bleek, dat de aaltjes zich op deze wijze zouden handhaven. Bij een intensieve contrôle over het hele land in 1948 bleken ook op enkele andere plaatsen de eerste gevallen zichtbaar te worden, voornamelijk in volkstuinen. Om aan verdere uitbreiding van de ziekte paal en perk te stellen, werd bij de nieuwe „Wet Bestrijding Aardappelmoeheid" van 1949 (17) de aardappelteelt voor onbepaalde tijd verboden op alle grond, waarin cysten aangetoond konden worden, en bovendien preventief een verplichte wisselbouw voor *alle* onbesmette grond ingevoerd, waarbij na elk gewas aardappelen *minstens* twee jaar andere gewassen verbouwd moeten worden.

In *Finland* werd in 1946 een aardappelmoeheidshaard ontdekt bij Hyvinkää. Men hoopt door een teeltverbod van aardappelen voor besmette grond en maatregelen ten aanzien van het transport van besmet materiaal verbreiding van de ziekte te keren (21, 22).

In 1948 werd op het „XIIIe Congrès International de Zoologie" te Parijs het voorkomen van aardappelmoeheid in *Frankrijk*, namelijk bij Duinkerken en Versailles, gemeld. De verbouwers schijnen bij Versailles het ziektebeeld reeds sedert 1938 opgemerkt te hebben (22).

Ook in *België* is, in 1949 bij Lombartzijde, aardappelmoeheid geconstateerd. De eerste plekken moeten, evenals in Nederland en Frankrijk, ongeveer tien jaar geleden zijn waargenomen door de verbouwers (20, 22).

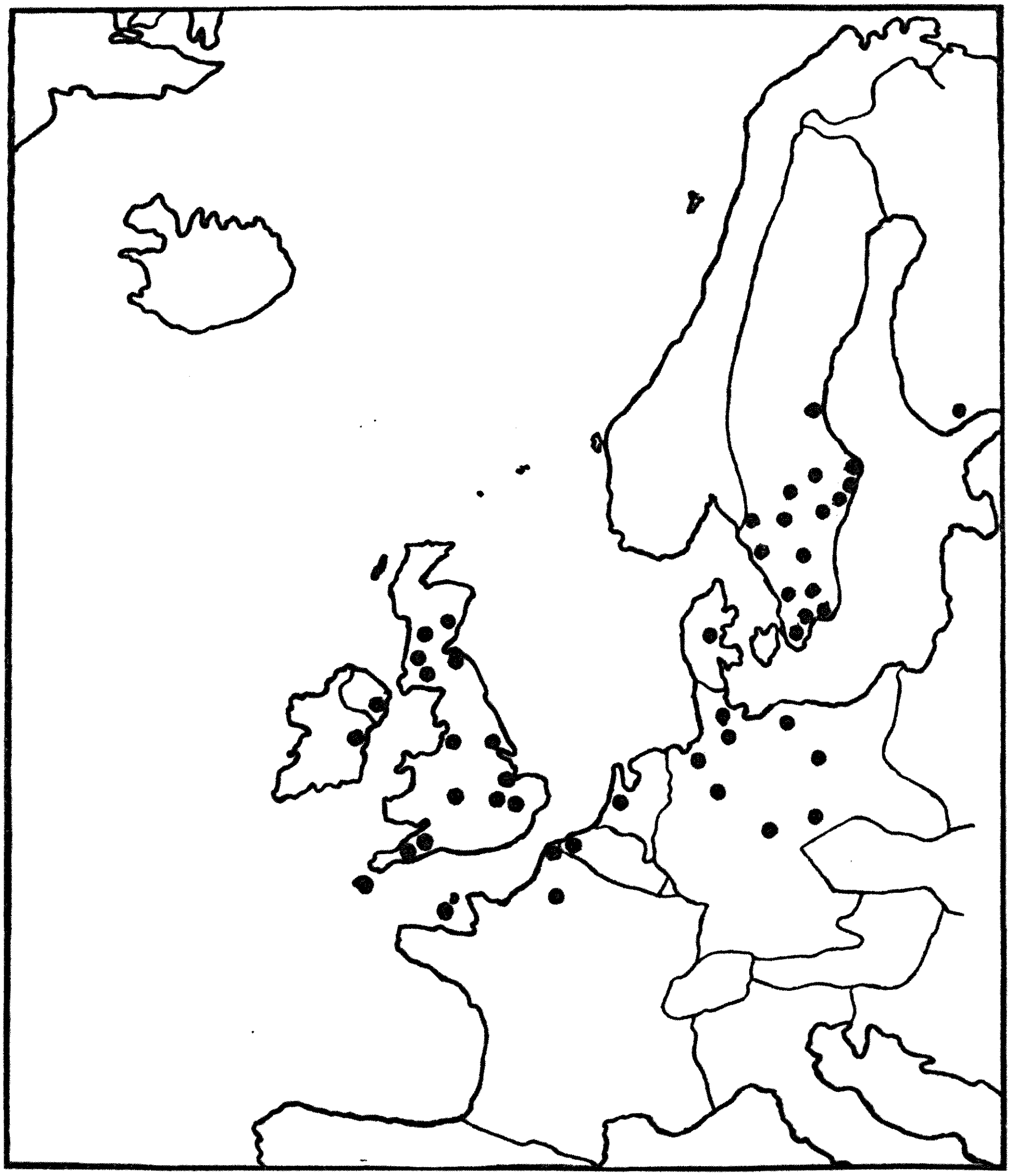
Voor de *rest van Europa* is het voorkomen van aardappelmoeheid nog niet gemeld. De kaart van afbeelding 1, die zo mogelijk tot in provincies nauwkeurig de gebieden in Europa merkt, waarvan het voorkomen van aardappelmoeheid in de literatuur is vermeld, laat duidelijk de bijzondere ligging van Noorwegen als bruggenhoofd in dit verspreidingsgebied uitkomen.
Rusland heeft sedert 1932 de invoer van aardappelen uit de landen met aardappelmoeheid verboden. In de Baltische Staten mag deze invoer slechts onder bepaalde garanties plaats vinden (77), evenals in Italië en Spanje. Of aardappelmoeheid in deze landen reeds voorkomt, is ons niet bekend.

Buiten Europa is aardappelmoeheid nog slechts in één gebied ontdekt, namelijk op Long Island, gelegen voor de kust van New York. De eerste symptomen zijn reeds in 1934 waargenomen; de ziekte is in 1941 herkend (46). [1]) In 1948 waren ± 6000 acres besmet. De bestrijdingsmaatregelen zijn wettelijk verplicht (10) en gericht op een zo snel en volledig mogelijke uitroeiing van de parasiet in de grond. Kosten noch moeite worden hiervoor gespaard (14, 142).

Het overzicht van de aardappelmoeheid geeft reeds veel inzicht in het karakter van de ziekte. Duidelijk blijkt, dat het aardappelaaltje een opkomende parasiet van de eenzijdige aardappel-cultuur is, die bezig is zich over de wereld te verspreiden. De door het klimaat bepaalde grenzen schijnen nog nergens bereikt te zijn. De Noordgrens schuift

[1]) De mededeling op blz. 618 van het handboek van Filipjev & Schuurmans Stekhoven (77), dat Corder, Buhrer & Thorne dit aaltje reeds eerder voor de U.S.A. vermeldden, is onjuist (22, 53).

Het verspreidingsgebied van de aardappelmoeheid in Europa volgens tot in 1949 gepubliceerde gegevens



Afbeelding 1. Op de kaart zijn, zo mogelijk tot in provincies nauwkeurig, de gebieden gemerkt, waarvan het voorkomen van de aardappelmoeheid in de literatuur is vermeld.

steeds verder naar het Noorden en bereikte in 1944 bijna 62° N.B. (114*a*). En het gedijen van de parasiet in tomatenkassen wijst op zijn geschiktheid voor meer tropische omstandigheden. Het moet waarschijnlijk geacht worden, dat in meer gebieden met een eenzijdige aardappelteelt, zowel in als buiten Europa, de eerste symptomen van aardappelmoeheid reeds zichtbaar zullen zijn of binnenkort zullen worden. Gezien de intensieve uitwisseling van landbouw-producten moeten reeds vele infecties plaats hebben gehad (zie o.a. 141).

HOOFDSTUK III

HET AALTJESGESLACHT HETERODERA

§ 1. INLEIDING

In de systematiek van het dierenrijk wordt de hoofdafdeling der wormen (*Vermes*) als regel onderverdeeld in ringwormen (*Annelida*), platwormen (*Plathelminthes*) en rondwormen (*Nemathelminthes*). Tot de rondwormen behoort de klasse der spoelwormen of aaltjes (*Nematoda*). Zij omvat meer dan 5000 soorten, waarvan er ± 150 voorzien zijn van een scherpe, spijkervormige mondstekel. Deze 150 soorten zijn samengevat tot de familie der *Tylenchidae*, waartoe alle planten-parasitaire aaltjes behoren (175). De belangrijkste geslachten van planten-parasitaire aaltjes in Nederland zijn *Heterodera* (A. Schmidt, 1871) [1]), *Ditylenchus* (Filipjev, 1934), *Aphelenchoides* (Fischer, 1894) en *Pratylenchus* (Filipjev, 1934).

Het geslacht *Heterodera* is van de andere planten-parasitaire aaltjes duidelijk onderscheiden door de afwijkende lichaamsvorm van de vrouwelijke aaltjes. Deze zijn in volwassen toestand niet meer slank en wormvormig, maar opgezwollen tot een peer-, citroen- of zakvorm, opgevuld met eieren en jonge larven.

In 1859 vond Schacht bij Halle buiten op de wortels van zieke suikerbieten witte puntjes, die gevuld waren met eieren en larven van een aaltje. Hij herkende hierin de oude moederdieren en vond enkele jaren later in de grond ook de bijbehorende ♂ (mannelijke) aaltjes (171, 171*a*).

A. Schmidt publiceerde in 1871 een studie over deze parasiet (172) en constateerde het opmerkelijke dimorphisme, dat bestaat tussen het ♂ en het ♀ (vrouwelijke) aaltje, met zekerheid, dank zij het feit dat hij de hele ontwikkeling van beide geslachten in en aan de wortels bestudeerde. Schmidt gaf de parasiet een naam, *Heterodera schachtii* – een nieuwe soort van een nieuw geslacht dus.

Zeer nauw verwant met *H. schachtii* bleek het aaltje, dat Berkeley in 1855 in Engeland had ontdekt in weefselknobbeltjes aan de wortels van komkommers. De eieren en larven bevonden zich in vrij temidden van het plantenweefsel liggende „cyst-like bodies, which appear to be regular membranous sacs". De herkomst en de wijze van ontstaan van deze „cyst-like bodies" waren Berkeley nog niet duidelijk (28). Zijn mededeling is echter de eerste aanduiding in de literatuur van aaltjes van het latere geslacht *Heterodera*.

Müller beschreef in 1884 het door Berkeley waargenomen wortelknobbelaaltje als *Heterodera radicicola* (154). Toen Goodey (101) in 1932 aantoonde, dat de soortnaam *radicicola* (105) in strijd met de nomenclatuur-regels was gebruikt en Cornu (54) bovendien reeds vroeger de soortnaam *marioni* aan hetzelfde aaltje had gegeven werd voor het wortelknobbelaaltje als juiste naam *Heterodera marioni* (Cornu 1879) gegeven.

Alle Heterodera's zijn „wortelaaltjes"; zij tasten alleen de onderaardse delen van hun waardplanten aan. Lange tijd onderscheidde men slechts de bovengenoemde twee soorten, *H. marioni* Cornu, die weefselwoekering en daardoor wortelgalletjes veroorzaakt en *H. schachtii* Schmidt, waarvan de opzwellende ♀♀ met het achterlijf door de dun blijvende wortelschors naar buiten barsten en daardoor later met het blote oog als „cysten" op de wortels zichtbaar zijn.

[1]) Dat Müller de auteur van het geslacht *Heterodera* zou zijn, volgens Filipjev & Schuurmans Stekhoven (77, blz. 495), is een lapsus calami.

§ 2. HETERODERA MARIONI (CORNU)

H. marioni = het wortelknobbelaaltje („root-knot nematode") is algemeen verspreid over vrijwel de gehele wereld en doet in de tropen en subtropen grote schade aan verschillende gewassen. Ongeveer 1300 waardplantsoorten zijn bekend; slechts bij de granen en enkele minder belangrijke gewassen veroorzaakt het weinig of geen schade (45). Dit polyphage karakter is zijn voornaamste wapen in de strijd om het bestaan, aangezien daardoor elk seizoen wel geschikte waardplanten binnen zijn bereik zullen groeien. Er blijkt echter wel enig verschil in waardplantenkeuze en hevigheid der aantasting te bestaan tussen „lijnen" van verschillende herkomst (48, 49).

In de gematigde luchtstreek is dit aaltje zeer schadelijk voor de teelt van tomaten, komkommers e.a. in kassen. Voor het vrije veld wordt het als regel als ongevaarlijk beschouwd. Toch zijn ook daar reeds verschillende aantastingen geconstateerd. In 1927 ontdekte Kolterman de aantasting in Duitsland bij sla (77), Triffitt ontdekte de aantasting in 1931 in Engeland bij wortelen en pastinaken (203), Fischer in 1933 bij boerenkool in Duitsland en Goffart, eveneens in Duitsland, in 1934 bij aardappelen, erwten, lucerne en rode klaver (96).

Ook in Nederland constateerden we de laatste jaren verschillende aantastingen bij aardappelen, bieten, erwten, klaver, serradella, wikken, veldbonen, stambonen, wortelen, sla, schorseneren, rozen en een aantal wilde planten, die als regel gepaard gingen met duidelijke groeiremmingen in het gewas. Ook in het vrije veld blijkt dit aaltje hier minder onschuldig te zijn dan veelal wordt aangenomen, aangezien het jaar na jaar schade veroorzaakt, zelfs na de strengste winters.

De in de grond aanwezige larven dringen in de onderaardse delen van groeiende waardplanten, zodra ze door de wortel-secreten aangelokt worden en veroorzaken daar sterke weefselwoekeringen. De hierdoor ontstane knobbeltjes kunnen, al naar de waardplant, in grootte verschillen van enkele millimeters tot enkele centimeters. Zij bevatten één of enkele met het blote oog juist waarneembare, peervormig opgezwollen ♀♀ en in de regel een groot aantal eieren en larven in verschillende stadia van ontwikkeling (zie ook 47, 91, 136, 137).

§ 3. HETERODERA SCHACHTII SCHMIDT

De in de grond in rusttoestand verkerende larven van *H. schachtii* worden, evenals bij *H. marioni*, pas actief, zodra ze gelokt worden door de groeiende wortels van voor hen geschikte waardplanten. In tegenstelling tot *H. marioni* eist dit aaltje zeer speciale waardplanten, terwijl het bij aantasting slechts een zeer geringe weefselwoekering veroorzaakt, zodat wortelknobbeltjes ontbreken. De opzwellende ♀♀ barsten al spoedig met het achterlijf door de dunblijvende wortelschors naar buiten en blijven als met eieren en larven gevulde „cysten" (dit zijn de verharde en verdroogde, afgestorven moederdieren) aan de wortels hangen. In deze cysten, die later afvallen en in de grond terecht komen, kunnen de eieren en larven overwinteren en zelfs jarenlang latent blijven leven. Het is vooral de grote resistentie van de cyste, die dit aaltje in staat stelt om ook onder ongunstige omstandigheden desnoods jaren te wachten op de voor hem geschikte waardplant.

Oorspronkelijk meende men bij *H. schachtii* met één cysten-vormende Heterodera te doen te hebben, die verschillende plantensoorten, waaronder *Chenopodiaceeën* en *Crucijeren*, *Gramineeën* en *Leguminosen*, zou aantasten. In de loop van de jaren heeft men echter verschillende *Heterodera*-„lijnen" ontdekt, die nu de plaats van de oorspronkelijk als polyphaag beschouwde *H. schachtii* innemen. Ze hebben elk hun eigen specifieke waardplantenreeks en verschillen ten dele ook duidelijk morfologisch, b.v. in de af-

metingen van cysten, larven en eieren, in vorm en kleur van de cyste en in het al of niet aanwezig zijn van een eierzak aan de cyste en een witte, „subkristallijne" laag rondom de cyste. Daar echter sommige van deze Heterodera's *wel* en andere *moeilijk of niet* aan hun vorm te herkennen zijn, heeft men lang in twijfel gestaan, of men ze als verschillende soorten dan wel als verschillende ondersoorten, rassen of variëteiten moest beschouwen.

Franklin (86) wilde in 1940, vooral op grond van morfologische verschillen, vijf verschillende soorten onderscheiden.

Filipjev & Schuurmans Stekhoven (77) verdeelden in 1941 *H. schachtii* in acht verschillende soorten, terwijl Franklin in 1945 er nóg een beschreef (87).

Wanneer men de met de morfologische verschillen evenwijdig lopende verschillen in waardplantenkeuze als uitgangspunt zou nemen, komt men tot het bestaan van een groot aantal Heterodera-„lijnen".

Negen ervan zijn dus thans reeds als afzonderlijke, morfologisch te herkennen eenheden, d.w.z. als afzonderlijke Heterodera-soorten, beschreven en benoemd.

Wanneer vorm en afmetingen van een nieuwgevonden Heterodera afwijken van die der reeds beschreven en benoemde soorten, terwijl infectie-proeven of activeringsproeven met wortel-secreten aanwijzen, dat de waardplantenreeks van dit aaltje een andere is, dan kan men op grond van deze morfologische en physiologische verschillen van een nieuw aaltje spreken en er een nieuwe naam aan geven.

Men krijgt echter de indruk, dat in de laatste tijd hierbij niet voldoende zorgvuldig te werk wordt gegaan, want de morfologische eigenschappen van verschillende nieuwbenoemde Heterodera's zijn alleen vergeleken met gegevens uit de literatuur, waarbij systematische fouten gemaakt kunnen worden, temeer daar nog onvoldoende bepaald is in hoeverre de vaak kleine verschillen in afmeting een gevolg kunnen zijn van een verschillend milieu. Verder zijn de verschillen in vorm en in waardplantenreeks soms bepaald ten opzichte van *enkele* der reeds voordien beschreven Heterodera's in plaats van ten opzichte van *alle*.

Het gevaar bestaat dus, dat enkele van de negen afzonderlijk beschreven en benoemde Heterodera's bij nader onderzoek identiek zullen blijken te zijn met reeds vroeger beschreven en benoemde soorten. Dit gevaar bestaat voornamelijk voor *H. galeopsidis*, *H. humuli* en *H. cacti*, waarvoor geen duidelijke morfologische verschillen met de andere soorten aangegeven zijn.

De waardplanten van deze negen reeds beschreven Heterodera-soorten zijn in kolom 4 van het *Overzicht* op blz. 12 vermeld, waarbij de families, waartoe deze waardplanten behoren, voorop zijn gesteld. Daardoor komt duidelijk uit, dat het aantastingsvermogen van elk der bekende Heterodera's ,voor zover thans bekend, beperkt is gebleven tot één plantenfamilie, met uitzondering van het bietenaaltje, dat in minstens twee plantenfamilies optreedt. De waardplantenkeuze blijkt dus sterk samen te hangen met de morfologische specialisatie van de planten, namelijk met hun indeling in families. Er zijn echter in de door verschillende auteurs samengestelde waardplantenlijsten (53, 77, 103) nog minstens 49 plantensoorten vermeld, waarbij Heterodera-cysten op de wortels zijn gevonden, terwijl ze toch niet tot de waardplanten behoren of tot de waardplantenfamilies gerekend kunnen worden van bovengenoemde negen Heterodera-soorten. Hoewel een enkele, niet gecontroleerde en later niet meer herhaalde waarneming van cysten op de wortels van een enkele plant gewantrouwd mag worden, gezien de vele mogelijkheden om zich hierbij te vergissen, blijven een groot aantal betrouwbare meldingen over van aantastingen, die vermoedelijk veroorzaakt zullen zijn door nog onbekende en onbeschreven Heterodera's.

Wanneer men het regelmatige verloop van de waardplantenkeuze bij de negen bekende Heterodera-soorten doortrekt, door ook de hierbij *niet* onder te brengen waard-

SYSTEMATISCH OVERZICHT VAN DE CYSTEN-VORMENDE HETERODERA'S

(*ontwerp, bedoeld als werk-schema*)

1	2	3	4	5
Soortnaam	Nederl. naam (zie noot blz. 1)	Enkele opvallende morfologische kenmerken van de cyste	Waardplantenfamilies, met nadere aanduiding van de vatbaar bevonden plantensoorten [1])	Opmerkingen betreffende het voorkomen in Nederland
H. schachtii Schmidt 1871 (172)	Bietenaaltje	Citroenvormige cyste met in jonge toestand een eierzak en met een witte subkristallijne deklaag	**Chenopodiaceeën:** meer dan 11 soorten en **Cruciferen:** meer dan 31 soorten	Doet in het Z. van het land reeds sedert tientallen jaren veel schade bij de bieten-cultuur en in andere streken bij de koolteelt. Begint thans ook in het N. op te treden
H. göttingiana Liebscher 1890 (134)	Erwtenaaltje	Citroenvormige cyste met een eierzak en met een subkristallijne laag	**Leguminosen:** meer dan 32 soorten, waarbij van de waardplanten van het hieronder genoemde klaveraaltje alleen de *Vicia-sp.* aangetast worden door *H. göttingiana* (100)	Werd in Nederland sinds 1949 veelvuldig geconstateerd in Zeeland, Noord-Brabant en Zuid-Holland [2])
	Klaveraaltje [3])	Citroenvormige cyste met een eierzak en met een subkristallijne laag	**Leguminosen:** *Trifolium pratense* (rode klaver), *Trifolium repens* (witte klaver), *Trifolium incarnatum* (incarnaat), *Phaseolus vulgaris* (stamboon), *Vicia-sp.* (100)	Sinds 1947 op verschillende plaatsen in Nederland geconstateerd. Doet schade aan klavers [4])
H. rostochiensis Wollenweber 1923 (211)	Aardappelaaltje	Peervormige cyste, dus zonder toegespitst ondereinde als bij de citroenvormige cysten. Geen eierzak en geen subkristallijne laag aanwezig. Anale opening bijna onzichtbaar	**Solanaceeën:** *Solanum tuberosum* (aardappel), *S. esculentum* (tomaat), knolvormende Solanums uit Z.-Amerika, enkele niet-knolvormende Amerikaanse Solanums. De in Europa inheemse *Solanaceeën* blijken onvatbaar, behalve *S. dulcamara* (bitterzoet) **en** *Hyoscyamus niger* (bilzenkruid)	Locaal in Nederland voorkomend, doch is bezig zich te verspreiden in streken met een intensieve aardappelteelt
H. punctata Thorne 1928 (194)	Grassenaaltje	Kleine peervormige cyste als bij het aardappelaaltje, met een subkristallijne laag (194) en met een duidelijk waarneembare anale opening (85)	**Enkele Gramineeën:** *Triticum vulgare* (tarwe), *Agrostis stolonifera* (kruipend struisgras)	Werd in 1949 in Nederland geconstateerd in grondmonsters uit verschillende streken van het land. Dit is, voor zover ons bekend is, de eerste melding van het voorkomen op het vasteland van Europa
H. avenae Mortensen, Rostrup & Kølpin Ravn 1908 (153) **=H. major** O. Schmidt 1930 (86, 174) [5])	Haveraaltje	Citroenvormige, donkerbruine cyste met een eierzak en met een opvallend duidelijke subkristallijne laag	**Gramineeën:** meer dan 34 soorten [6])	Algemeen voorkomend in Nederland als schadelijke parasiet van de intensieve graanteelt
H. humuli Filipjev 1934 (76)		Kleine, vrij ronde, citroenvormige cyste met een onopvallende subkris-	**Urticaceeën:** *Humulus lupulus* (hop), *Cannabis sativa* (hennep), *Urtica dioica* (grote brandnetel), *Urtica urens* (kleine brandnetel)	Nog niet in Nederland geconstateerd

H. galeopsidis Goffart 1936 (77, 97)	Dauwnetelaaltje	Citroenvormige cyste met een eierzak en met een dunne subkristallijne laag	**Labiaten:** *Galeopsis tetrahit* (hennepnetel), *Galeopsis speciosa* (dauwnetel), *Lamium-sp.* (dovenetels), *Mentha arvensis* (akkermunt)	Sinds 1948 in Nederland geconstateerd. Blijkt algemeen verspreid in ons land voor te komen
H. cacti Filipjev en Schuurmans Stekhoven 1941 (1,77)	Cactusaaltje	Citroenvormige cyste	**Cactaceeën:** *Cereus speciosus* K. Schm., *Phyllocactus Ackermanni* Walp.	In Nederland geconstateerd bij Maartensdijk
H. cruciferae Franklin 1945 (87)		Citroenvormige cyste met een eierzak en met een subkristallijne laag. Wat kleiner en ronder dan het bietenaaltje	**Cruciferen,** geen Chenopodiaceeën	Nog niet in Nederland geconstateerd
			Caryophyllaceeën: *Agrostemma githago* (bolderik), *Dianthus Caryophyllus* (anjelier), *Spergula arvensis* (spurrie) [7]), *Stellaria media* (muur)	
			Composieten: *Cichorium Intybus* (cichorei), *Helianthus annuus* (zonnebloem), *H. tuberosus* (aardpeer), *Matricaria-sp.* o.a. *M. Chamomilla* (kamille), *Senecio vernalis* Waldst. & Kit., *S. vulgaris* (klein kruiskruid), *Sonchus asper* (ruwe melkdistel), *S. oleraceus* (melkdistel), *Taraxacum officinale* (paardebloem)	
			[8]) **Polygonaceeën:** *Polygonum aviculare* (varkensgras), *P. lapathifolium* L., *P. minimum* S. Wats., *P. pennsylvanicum* L., *P. punctatum* Ell., *P. nodosum* Pers. (knopige duizendknoop), *Rumex crispus* (krulzuring), *R. obtusifolius* (ridderzuring) *R. Hydrolapathum* Huds. (waterzuring), *Rheum Rhaponticum* (rhabarber)	
			Umbelliferen: *Anethum graveolens* (dille), *Apium graveolens* (selderie), *Daucus carota* (peen), *Pastinaca sativa* (pastinaak)	
			Asperifoliën: *Anchusa arvensis* (kromhals), *A. officinalis* (ossentong), *Myosotis sylvatica* (bos-vergeet-mij-nietje)	
			Scrophulariaceeën: *Antirrhinum majus* (leeuwenbek), *Veronica officinalis* (mannetjes-ereprijs)	
			Resedaceeën: *Reseda lutea* (wouw), *R. odorata* (welriekende reseda)	
			Afzonderlijke waardplanten: *Amaranthus retroflexus* (papegaaienkruid), *Anagallis arvensis* (guichelheil), *Ananas sativus* (ananas), *Erodium cicutarium* (reigersbek), *Euphorbia Peplus* (tuinwolfsmelk), *Ipomoea batatus* (bataat), *Myosurus minimus* (muizestaart), *Oxalis-sp.* (klaverzuring), *Papaver Rhoeas* (klaproos), *Plantago lanceolata* (smalbladige weegbree), *Portulaca oleracea* (postelein), *Scabiosa maritima* L., *Tropaeolum majus* (O.I.-kers). *Viola tricolor* (driekleurig viooltje), *Vitis-sp.* (wijnstok)	

[1]) Waar exacte gegevens ontbreken is enigszins gegeneraliseerd. Nieuwe waardplanten van cysten-vormende Heterodera's zijn onderstreept.

[2]) De eerste erwtenaaltjes in Nederland werden ons verschaft door G. J. Bom, Specialist voor Plantenziekten bij de Rijkslandbouwvoorlichtingsdienst te Kruiningen.

[3]) Goffart benoemde het klaveraaltje in 1932 als *H. schachtii* var. *trifolii* (94). In 1944 stelde hij *H. schachtii trifolii* duidelijk tegenover *H. schachtii göttingiana*. Betrouwbare morfologische verschillen werden niet ontdekt (100). Hoewel dit klaveraaltje met evenveel recht een soort kan heten als b.v. *H. humuli*, *H. galeopsidis* en *H. cacti*, wordt voorzichtigheidshalve het geven van een soortnaam nagelaten, in afwachting van duidelijker morfologische kenmerken en meer gegevens over de waardplantenkeuze. Het gevaar bestaat nog, dat het klaveraaltje identiek is met één der reeds benoemde Heterodera's.

[4]) De eerste klaveraaltjes in Nederland werden ons verschaft door M. Mulders, Specialist voor Plantenziekten bij de Rijkslandbouwvoorlichtingsdienst te Breda.

[5]) De Internationale Commissie voor Zoölogische Nomenclatuur zal uitspraak moeten doen, welke van beide namen de juiste is. Mortensen, Rostrup & Kølpin Ravn noemden in 1908 *H. schachtii* var. *avenae* als schadelijke parasiet op haver (153). Zij gaven daarmee duidelijk aan welke parasiet zij bedoelden, aangezien tot dusver nog geen andere cysten-vormende Heterodera als ziekteverwekker van haver gevonden is. O. Schmidt onderscheidde in 1930 het haveraaltje van het bietenaaltje en gaf het de naam *H. schachtii* subsp. *major* (174).
In 1934 verhief Filipjev de naam *avenae* tot soortnaam, *H. avenae* (76). In 1940 verhief Franklin (86) de naam *major* tot soortnaam, *H. major*, vermoedelijk op dat tijdstip onkundig van het werk van Filipjev, dat in het Russisch was gepubliceerd. In Engeland handhaaft men de naam *major*, omdat men de variëteitsnaam *avenae* als „nomen nudum" beschouwt.

[6]) Op *Psamma arenaria* (helm) zou volgens Triffitt (200) nog een andere Heterodera voorkomen.

[7]) De aantasting van *Spergula arvensis* door een cysten-vormende Heterodera is nieuw en werd in 1948 in Nederland ontdekt op een perceel in de omgeving van Wouw. De cysten, die in groten getale voorkwamen, hadden een duidelijke citroenvorm met een duidelijke eierzak en een subkristallijne laag. Ze verschilden niet duidelijk van de reeds beschreven Heterodera's. Op hetzelfde veld, dat misschien met meer dan één Heterodera-soort is besmet, werden ook cysten gevonden op de wortels van *Avena sativa* (haver), *Poa annua* (tuintjesgras), *Vicia hirsuta* (ringelwikke) en *Galeopsis tetrahit* (hennepnetel).
Bij een veldproef werden hier in 1949, naast spurrie, ook *Agrostemma githago* (bolde.ik) en *Stellaria media* (muur) duidelijk aangetast bevonden.

[8]) We hebben sterke aanwijzingen, dat de *Polygonaceeën* vatbaar zijn voor het bietenaaltje *H. schachtii*. Dit is zeker het geval met *Rumex Hydrolapathum* (waterzuring) en *Rheum Rhaponticum* (rhabarber), die in Nederland als nieuwe waardplanten werden aangetoond.
Een zorgvuldige analyse van oudere literatuur-gegevens, waarbij men niet uitging van het gespecialiseerde karakter van de Heterodera's, versterkt nog deze gegevens, ook voor andere *Polygonaceeën* (197).

planten familiegewijs samen te vatten, dan ontkomt men niet aan de indruk, dat nog een groot aantal nieuwe Heterodera-soorten ontdekt zullen worden.

Het overzicht van de cysten-vormende Heterodera's op blz. 12 is samengesteld uit literatuur-gegevens en eigen waarnemingen. Vermeld zijn: de geldende soortnamen van de reeds beschreven Heterodera's (4), de meest voor de hand liggende Nederlandse namen, de meest opvallende morfologische kenmerken van de cyste, de tot nu toe bekende waardplantenfamilies met nadere aanduiding van de vatbaar bevonden plantensoorten en de waarnemingen betreffende het voorkomen in Nederland.

Bij het vermelden van de waardplanten moest enigszins gegeneraliseerd worden doordat de cysten op planten uit dezelfde waardplantenfamilie gerekend zijn tot dezelfde Heterodera, zonder dat dit voor al deze planten afzonderlijk door infectie-proeven bewezen is.

Bij *Leguminosen*, *Cruciferen* en *Gramineeën*, waarvan reeds bekend is, dat vertegenwoordigers van elk van deze families door twee verschillende Heterodera-soorten aangetast kunnen worden, geeft dit reeds dadelijk moeilijkheden.

De niet bij de bekende Heterodera-soorten onder te brengen waardplanten zijn zoveel mogelijk familiegewijs samengevat en eveneens in kolom 4 van de tabel vermeld.

De tabel is dus een *werkschema* en laat de mogelijkheid open, dat een aantal waardplanten of waardplantengroepen nog ondergebracht zullen worden bij de bestaande Heterodera's of zelfs dat van de bestaande Heterodera's er enkele identiek zullen blijken te zijn. Zij suggereert echter het bestaan van een groot aantal nieuwe Heterodera's en wil een snelle analyse en registratie van het aanwezige Heterodera-materiaal bevorderen. Dit is, afgezien van de systematiek, van belang voor het verkrijgen van inzicht in de herkomst, de biologie en de betekenis van elk van deze planten-parasieten.

HOOFDSTUK IV

HET AARDAPPELAALTJE EN ZIJN LEVENSWIJZE ONDER NEDERLANDSE OMSTANDIGHEDEN

§ 1. INLEIDING

De levenscyclus van het aardappelaaltje is reeds bestudeerd door Wollenweber (1923, 211), Reinmuth (1929, 167), Kemner (1929, 126), Triffitt (1930, 202), O'Brien & Prentice (1931, 158), Goffart (1934, 95), Chitwood & Buhrer (1946, 46) e.a. Deze auteurs steunen hierbij in veel opzichten op het oudere werk van Kühn (1881, 128), Strubell (1888, 191), Chatin (1891, 44), Fuchs (1911, 88), e.a. over het naverwante bietenaaltje. De levensloop van het aaltje is hierdoor vrij goed bekend, al zijn in de biologie nog verschillende punten onduidelijk gebleven.

Het aardappelaaltje is een met het oog nauwelijks zichtbaar aaltje, dat in de loop van zijn leven een opvallende gedaanteverwisseling ondergaat. Uit de in de cyste aanwezige eieren ontstaan jonge larven, die, door lokstoffen gewekt, de groeiende aardappelwortels opzoeken en binnendringen en hier via verschillende larve-stadia uitgroeien tot volwassen ♂ en ♀ aaltjes. De larven zijn ongeveer ½ mm, de ♂ aaltjes ongeveer 1 mm lang, terwijl de volwassen ♀ aaltjes als ½ mm grote bolletjes op de wortels van de waardplanten te zien zijn. De gehele ontwikkeling is schematisch voorgesteld in afbeelding 2.

Als bij alle Heterodera's kunnen bij het aardappelaaltje drie scherpbegrensde levensphasen onderscheiden worden, namelijk de zich vrij naar de wortel toe bewegende larve, het in de wortel binnengedrongen parasitaire aaltje en de in de grond in rusttoestand verkerende cyste met eieren en jonge larven.

De zich vrij bewegende larve

De in de cyste in rusttoestand verkerende larven kunnen in groten getale actief gemaakt en naar buiten gelokt worden door wortel-secreten van groeiende waardplanten (202). In zuiver water is dit aantal 10 à 20 keer zo klein (zie tabel 32 en 33).

Uit zeer jonge, juistgevormde cysten komen ook onder gunstige omstandigheden slechts enkele larven vrij (202, zie ook blz. 24). Uit oudere cysten konden bij eigen proeven in elk jaargetijde larven worden gelokt, mits werd gezorgd voor een optimale temperatuur (20–25 °C) en goed werkzaam wortel-secreet. Wel blijken in het voorjaar de larven het snelste en het beste te reageren, misschien als gevolg van een sterkere activering dank zij de grotere groeikracht van de proefplanten. De tijd, die verloopt tussen de eerste inwerking van het activerende wortel-secreet en het naar buiten komen van de eerste larven varieerde van enkele dagen tot enkele maanden; het vóórweken van de cysten in water gedurende enkele weken bekortte deze tijd. In de regel zijn na twee weken de meeste larven actief, hoewel lange tijd daarna nog steeds larven vrij komen. Het blijkt, dat één aardappelgewas in de practijk niet alle aanwezige larven activeert (zie blz. 85); ook bij laboratorium-proeven blijven na maandenlange activering met wortel-secreet steeds een klein aantal levenskrachtige larven in de cysten achter die later toch wel te activeren blijken te zijn. Misschien hebben we hier te maken met een gedwongen rusttoestand als gevolg van intoxicatie, doordat de reeds geactiveerde

larven een overmaat van stofwisselingsproducten uitscheidden en in de cyste achterlieten (64*a*).
Het activeren van de larven wordt, behalve door het wortel-secreet, beheerst door vele eigenschappen van de rustende larven en invloeden van buiten af, die ten dele nog nader onderzocht moeten worden. Zie o.a. Fenwick (74).

De chemische formule van het lokkende agens in het aardappelwortel-secreet is nog slechts ten dele bekend. Voor het bietenaaltje is bewezen, dat vooral zeer jonge plantjes en kiemende zaden van de biet veel lokstoffen afscheiden en dat perssap of haksel van bieten of van bietenwortels geen invloed uitoefenen (25). Eigen oriënterende proeven wijzen voor het aardappelaaltje in dezelfde richting.
Ook van niet-vatbare planten wordt soms aangenomen, dat hun wortel-secreet de larven in geringe mate activeert.
Ditzelfde is het geval met een aantal bekende chemicaliën, terwijl er aan de andere kant chemische stoffen bestaan, die de lokkende invloed van waardplanten meer of minder kunnen opvangen en weer teniet doen. Nadere gegevens over het activeren der larven volgen op blz. 100.

De larven verlaten de cyste als regel door de natuurlijke lichaamsopeningen van het oude moederaaltje; soms echter doorboren ze de cyste-wand.
De vrij gekomen larven bewegen zich voort met zeer trage, onzekere, zoekende slingerbewegingen, die eigen zijn aan alle Heterodera's. De weg van de cyste naar het naburige worteltje is dan ook het enige traject, dat een Heterodera-larve af moet kunnen leggen. Eenmaal vrijgekomen larven dringen als regel binnen enkele dagen (81, 95) de wortels van hun waardplant binnen; onder gunstige omstandigheden deed een verwante Heterodera het binnen 24 uur (49). Indien binnen enkele dagen geen waardplant gevonden wordt, gaan ze weer in een rusttoestand over, waaruit ze opnieuw kunnen ontwaken bij een nieuwe, sterke activering.

De levensduur van eenmaal vrijgekomen larven is volgens Goffart (95) minder dan een jaar; in de Engelse literatuur wordt negen maanden genoemd bij bewaring buitenshuis en zestien maanden bij bewaring binnenshuis (79). Strenge vorst verdragen ze niet in tegenstelling tot de nog in de cyste aanwezige eieren en larven. Verschillende bestrijdingswijzen zijn er dan ook op gericht de larven te vernietigen door ze uit de beschermende cyste naar buiten te lokken.

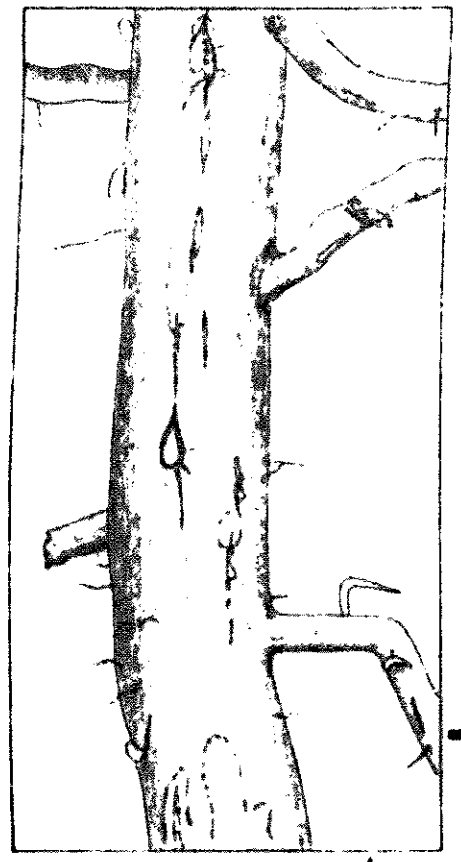
Het in de wortel binnengedrongen, zich voorlopig niet meer bewegende, parasiterende aaltje

De larven dringen in de schors van de groeiende wortels van hun waardplant, voornamelijk in de toppen (81, 136, 144, 158).
Het binnendringen, ook in volkomen gave wortels, schijnt geen moeilijkheden op te leveren (158, 167, 177). Een deel van de larven hechten zich dadelijk vast met de kop nabij de centrale cylinder van de wortel en bewegen zich voorlopig weinig of niet meer; sommige dringen slechts ten dele naar binnen, zodat het achtereind buiten de wortel blijft steken. Andere larven zwerven echter vermoedelijk enige tijd in de wortelschors rond voor ze zich vast gaan hechten (137, 139, 158), hetgeen tevens de verklaring kan zijn van het dikwijls optreden van een jonger stadium temidden van reeds bruine cysten op de oudere wortels. Het binnendringen in oudere wortels wordt door velen niet voor mogelijk gehouden (158).

De binnengedrongen en tot rust gekomen aaltjes steken met behulp van hun spijkervormige mondstekel de nabijgelegen parenchym-cellen aan om zich met de celinhoud te voeden, waarbij de cellen waarschijnlijk door een speeksel-injectie geprikkeld worden en opzwellen (158). Enkele auteurs menen, dat de mondstekel alleen bij het binnendringen en niet bij de voeding van de aaltjes gebruikt wordt, aangezien geheel intacte

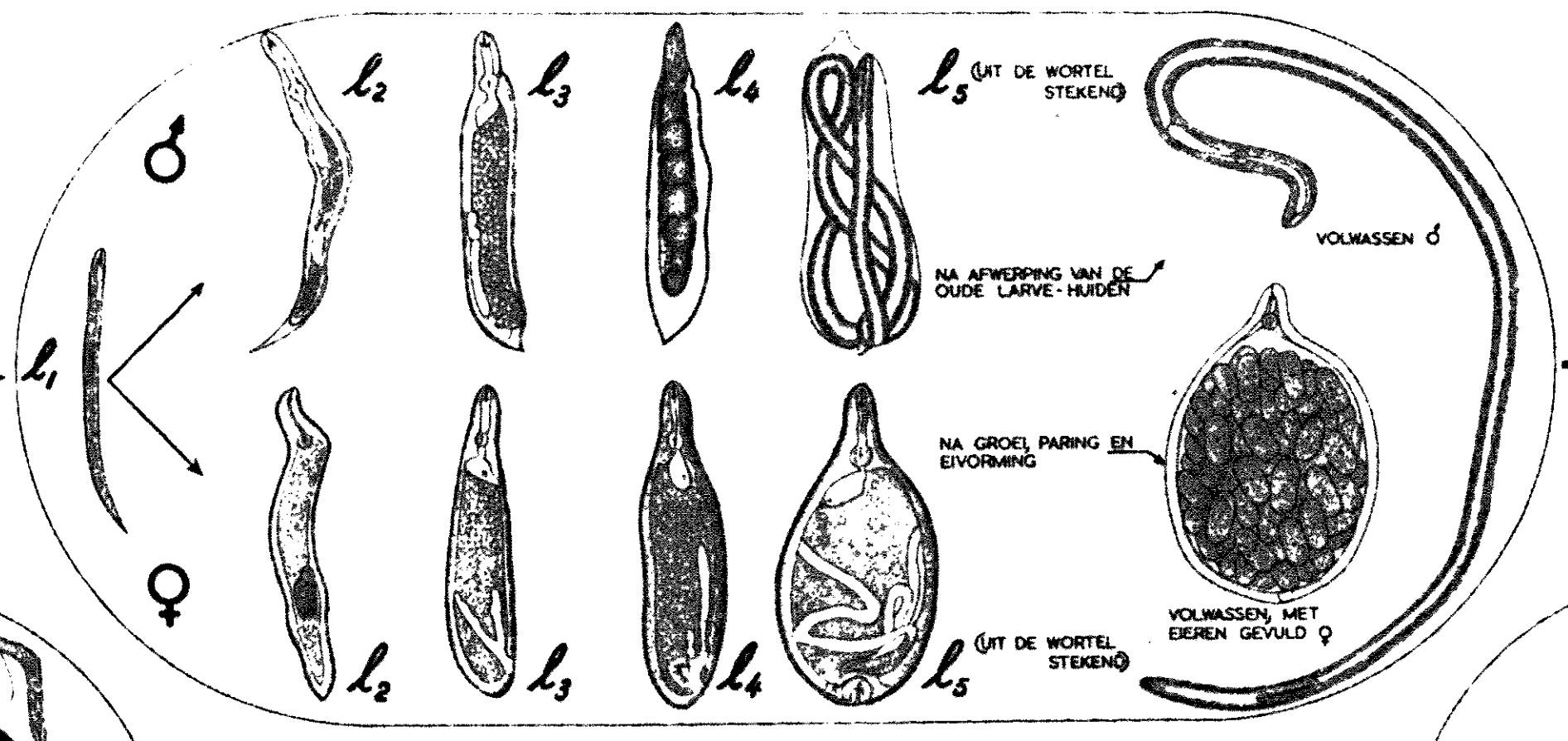
Aardappelwortelje met binnengedrongen, zich ontwikkelende larven

VERGR 10 X



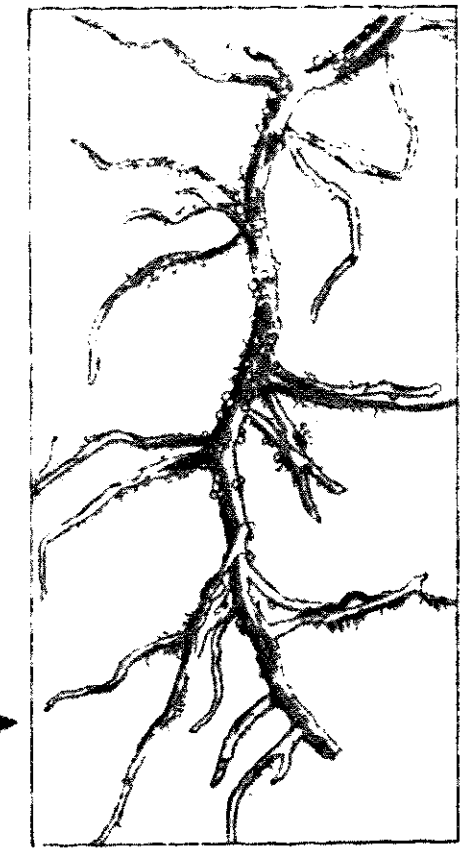
De ontwikkeling van de mannelijke (♂) en vrouwelijke (♀) aaltjes in en aan de wortels

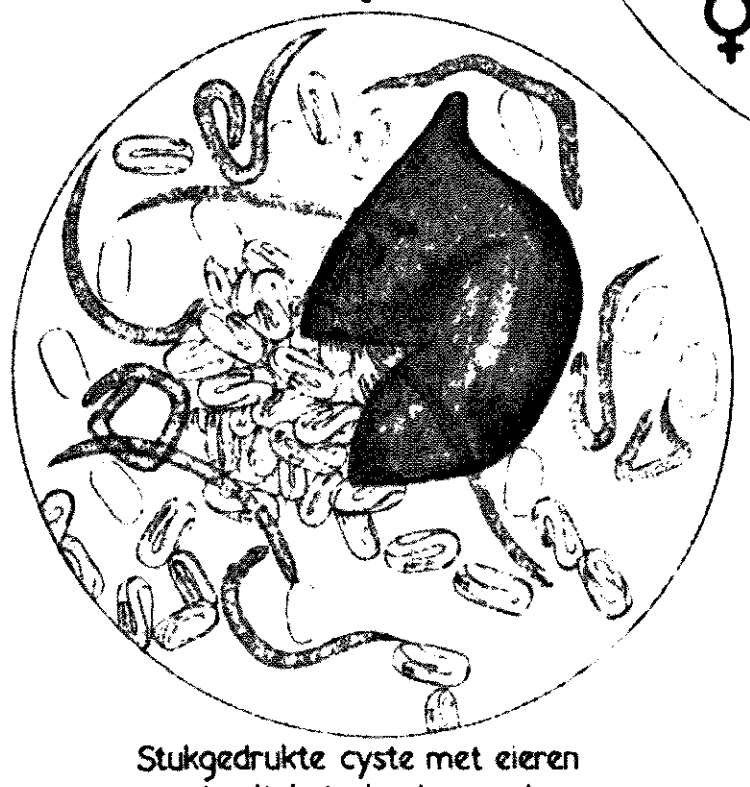
VERGR 50 X



Aardappelwortelje met cysten

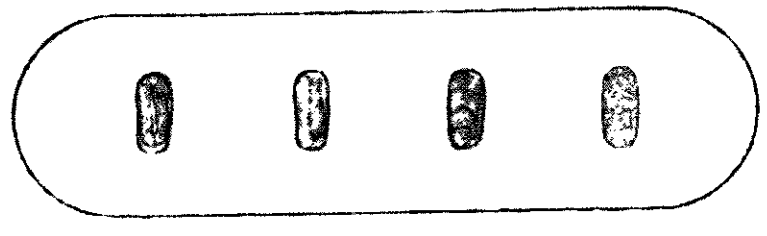
WARE GROOTTE





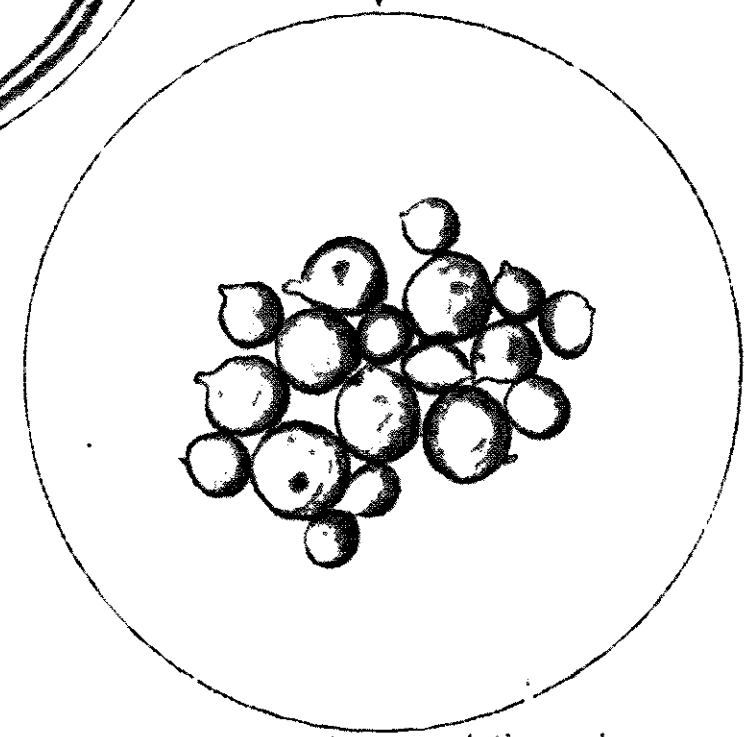
Stukgedrukte cyste met eieren en reeds uit het ei gekomen larven

VERGR 50 X



De ontwikkeling van de larve in het ei

VERGR 50 X



Natuurlijke aaltjes-populatie, zoals ze uit 10 cc van een grondmonster verzameld werd

VERGR 10 X

Afbeelding 2. De levensloop van het aardappelaaltje (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). Enkele larve-stadia vrij naar Chitwood en Buhrer.

cellen door de prikkeling van het speeksel voldoende voedingsstoffen dwars door de wand heen zouden afscheiden (156). Er ontstaat in elk geval een groepje van zeer grote voedingscellen, door samenvloeiing met omringende cellen en doordat normale celdelingen achterwege blijven, bij de kop van elk aaltje. Deze zeer grote, plasma-rijke, veelkernige „reuzencellen" („Riesenzellen" van Nemec (156), „giant cells" van O'Brien & Prentice (158)), reiken tenslotte tot diep in de centrale cylinder van de wortel.

Het ontstaan van deze reuzencellen op de plaats van normaal weefsel en het drukken van deze reuzencellen op het aangrenzende vaatweefsel, waardoor de voedseltoevoer naar de plant afgesnoerd zou worden, wordt het voornaamste mechaniek van de parasitaire aantasting geacht (77, 156, 158, 202*a*).

De binnengedrongen larve (l_1) vervelt binnen enkele weken enige keren. O'Brien & Prentice (158) beschreven in 1931 twee vervellingen, waarna de l_3 uit zou groeien tot volwassen ♂ en ♀ aaltjes. Chitwood & Buhrer (46) onderscheidden in 1946 vier vervellingen, waarna dus de l_5 uit zou groeien tot volwassen ♂♂ en ♀♀.

De in het ontwikkelingsschema van afbeelding 2 getekende larve-stadia zijn alle zonder moeite in de aangetaste aardappelwortels te vinden; het is echter moeilijk te beslissen tot welk vervellingsstadium ze behoren en hoeveel vervellingen er precies plaats vinden.

Na de laatste vervelling verloopt de ontwikkeling van de ♂ en ♀ l_5 verschillend. Het achterlijf van de vrouwelijke l_5 zwelt sterk op en barst als regel door de dunne schors naar buiten, terwijl de kop met de dunblijvende hals in de wortel vastgehecht blijft. Soms is dit reeds met jongere stadia het geval. Ook de mannelijke l_5, die nog opgerold in enkele oude larvehuiden ligt, is als regel door haar diktegroei door de schors naar buiten gebarsten. Zij doorbreekt daarna de huls van oude larvehuiden en verlaat de wortel als een slank en vrijlevend aaltje. Nadat buiten op de wortel de paring met de onbeweeglijk vastzittende ♀♀ heeft plaats gehad, spelen de ♂♂ geen rol meer en sterven ze vermoedelijk spoedig af. Bij verschillende verwante Heterodera's is de herhaalde waarneming van dikwijls dode ♂♂ in de slijmblaas rondom de vulva van bevruchte ♀♀ een aanwijzing hiervoor, terwijl dit vroege afsterven weer wijst op monogamie (25, 161, 191).

De bevruchte ♀♀ ontwikkelen zich verder. Het eerst glazig doorzichtige lichaam wordt ondoorzichtig melkwit, later geel en tenslotte roodbruin, misschien als gevolg van een langzame oxydatie van bepaalde eiwitten (63). De in het lichaam, vooral in de darmwand, opgehoopte vetachtige reserve-stof wordt tegelijkertijd verbruikt voor het vormen van zeer grote geslachtsorganen, waarin enkele dagen later een groot aantal eieren gevormd worden. De nu peervormige, met eieren en soms met reeds uitgekomen larven gevulde ♀♀ sterven geleidelijk af, vallen daarna zeer gemakkelijk van de wortels en blijven als „cysten" in de bodem achter.

De cyste-vorming is een geleidelijk proces, dat onder natuurlijke omstandigheden ongeveer parallel verloopt met de verkleuring van de cyste-wand. Dit laatste is niet het geval, wanneer de nog wit of geelgekleurde ♀♀ van de wortels worden gehaald of met de wortels aan uitdroging worden blootgesteld. Witgekleurde ♀♀ worden dan na enkele uren lichtgeel, geelgekleurde na één à twee dagen bruin, terwijl de ♀♀ meer of minder verschrompelen. De ontwikkeling van de eieren en larven daarin blijft zeer geleidelijk verlopen, zoals dat onder natuurlijke omstandigheden geschiedt. Van de wortels verzamelde gele ♀♀ worden in enkele uren bruin, wanneer ze in water worden gebracht, waarbij de gele kleurstof in het water trekt. Dit geschiedt in het donker zowel als in het licht en eveneens in kokend water, dus bij gedode ♀♀, echter niet in alcohol. Het verkleuringsproces houdt dus enerzijds nauw verband met de levensfunctie van het aaltje, doch vindt anderzijds gewoon doorgang in het dode lichaam, terwijl het extraheren van de gele kleurstof met water dit proces, dat vermoedelijk een polyphenol-oxydatie is, sterk versnelt. Deze eigen waarnemingen zijn een aanvulling en een bevestiging van de waarnemingen van Triffitt (202) en Ellenby (63).

Chatin (42, 43) formuleerde in een studie over het bietenaaltje een duidelijk onderscheid tussen de opgezwollen, nog niet verharde ♀ aaltjes, waaruit de larven dadelijk weer tot aantasting over zouden gaan, en „les kystes bruns, protégés par des parois très épaisses et difficilement perméables", waarin de larven desnoods jarenlang in rusttoestand zouden blijven. Sengbusch (177) ontkende het bestaan van dit onderscheid en meende, dat alle ♀♀ van het bietenaaltje tot cysten zouden uitgroeien. Triffitt (202) meldde, in overeenstemming met onze waarnemingen, hetzelfde voor het aardappelaaltje.

Reeds 36 jaren voor Chatin, namelijk in 1851, sprak Berkeley (28) over „cysts" en „cyst-like bodies" bij *H. marioni*. Hij had echter nog geen juist begrip over de herkomst, de betekenis en de resistentie van deze „membranous sacs" met eieren en larven. Wij sluiten daarom aan bij Chatin en gebruiken het woord cysten *niet* voor de vrijwel kleurloos blijvende, zeer weinig resistente ♀♀ van *H. marioni*, die in de wortelknobbels van aangetaste planten en na wegrotting van de wortels ook nog enkele maanden in de grond te vinden zijn (8, 77).

Hierdoor is het mogelijk de Heterodera's te onderscheiden in twee groepen, die als parasieten in karakter verschillen, namelijk *Heterodera marioni* en de *cysten-vormende Heterodera's*.

Een opvallend verschil van de rijpende ♀♀ van het aardappelaaltje met de andere cysten-vormende Heterodera's is het ontbreken van de zgn. subkristallijne laag („subkristallinische Schicht" van Strubell (191) „subcrystalline layer"). Bij de andere Heterodera's is het volwassen ♀ in jonge toestand bedekt met een helderwitte, wasachtige laag, vermoedelijk een restant van vroegere larvehuiden eventueel vermengd met een secretie, die het aaltje zelf door zijn lichaamswand heen afscheidt. Deze subkristallijne laag, die gemakkelijk te verwijderen is, doet ook de volgroeide, bruine cysten op het eerste gezicht helderwit schijnen. Op oudere, reeds afgevallen cysten, die uit de grond worden verzameld, is ze veelal niet meer aanwezig. Alleen het aardappelaaltje wordt dus aan de wortels duidelijk geel en bruin van kleur, zonder dat deze kleurverandering overdekt wordt. In Amerika spreekt men in dit verband van de „golden nematode of potatoes" (46) en in Frankrijk van de „nématode doré de la pomme de terre" (12).

Een tweede opvallend kenmerk van het zich ontwikkelende aardappelaaltje is het afwezig zijn van een eierzak, d.i. een slijmblaas buiten het lichaam, waarin bij de andere Heterodera's een deel van de eieren gedeponeerd wordt. Bij het aardappelaaltje blijven alle gevormde eieren door de lichaamswand van het moederdier, de latere cyste-wand, omsloten totdat zij uitkomen.

Het belangrijkste kenmerk van het aardappelaaltje is echter de afgeronde lichaamsvorm, waardoor later een peervormige cyste ontstaat, die duidelijk verschilt met de andere Heterodera's (zie blz. 168).

De in de grond in rusttoestand verkerende cyste

De in de grond overblijvende cysten zijn zeer resistent, waarbij zowel de rusttoestand van de omsloten eieren en larven als de zeer resistente cyste-wand belangrijke factoren zullen zijn. De strengste koude zowel als de grootste hitte, die het Nederlandse klimaat kan voortbrengen, doet het aaltje in de bouwvoor geen merkbare schade.

Na een willekeurig gekozen cysten-populatie vijftien maanden onder water bewaard te hebben bleek ons, dat 28 % van de cysten nog op het oog normaal uitziende eieren en larven bevatten. Bij activering met aardappelwortel-secreet konden bij 13 % van deze cysten nog een aantal larven naar buiten gelokt worden, variërend van 1 tot 87 per cyste. Bij een andere cysten-populatie, die vijf jaar in droge toestand in een fles werd bewaard, bleek 48 % van de cysten nog op het oog normaal uitziende eieren en larven te bevatten, terwijl bij activering met aardappelwortel-secreet 15 % van de cysten spoedig

een aantal larven loosde, variërende van 1 tot 33 per cyste. Onder natuurlijke omstandigheden in de bouwvoor blijken de cysten van het aardappelaaltje in elk geval na tien jaren (114, 141) nog enkele levende larven te kunnen bevatten, soms zelfs na dertien jaren (193).

De inhoud van de cysten bestaat voor een kleiner of groter deel uit jonge aaltjes in verschillende stadia van ontwikkeling. In de eieren vinden namelijk voortdurend delingen plaats, waarna al spoedig de opgerolde jonge larven, één per ei, zichtbaar worden. In dit stadium is er van de organen van het ♀ aaltje vrijwel niets meer overgebleven dan de verdikte lichaamswand, die verdroogt, verkleurt en verhardt rondom de aanwezige eieren en eventueel reeds uitgekomen doch in rusttoestand verkerende larven. Deze cyste-wand heeft een eiwitachtig karakter en is permeabel voor water (63). De ruimte in de volgroeide cysten is als regel ten dele opgevuld met eieren, larven, en lege eierschalen; de rest kan leeg zijn of afgestorven lichaamsweefsel en schimmelweefsel bevatten. Bij sommige cysten blijft de vorming van eieren en larven dikwijls geheel achterwege, zodat niets over is gebleven dan een lege dop. De groeiomstandigheden van de waardplant schijnen hierbij een grote rol te spelen. Schijnbaar normaal ontwikkelde cysten, die door ons in 1948 werden verzameld van de dode wortels van zeer vroeg afstervende aardappelzaailingen en van de afgestorven wortels van in te kleine potten gekweekte aardappelplanten waren voor 75 % resp. 70 % volkomen leeg, terwijl cysten verzameld van normaal groeiende aardappelgewassen dikwijls bijna alle levenskrachtige eieren en larven bevatten.

De doorsnede van de bijna ronde cysten van het aardappelaaltje kan variëren van $\pm$ 0,2 tot $\pm$ 0,8 mm (zie tabel 1 op blz. 22); het aantal eieren varieert evenredig met de inhoud van de cysten van $\pm$ 10 tot $\pm$ 600. Ellenby (64) noemt zelfs het abnormaal hoge getal 1000. Bij een eigen activeringsproef werden uit 9 van de 240 gezond uitziende cysten meer dan 500 larven gelokt; het grootste aantal was 701. Bij een andere proef loosden 13 van de 1450 gezond uitziende cysten meer dan 500 larven; het hoogste aantal was hier 749. Dit is tevens het hoogste aantal, dat door ons ooit werd gevonden.

Bij het verzamelen van de cysten, die in vochtige toestand zinken, wordt gebruik gemaakt van de eigenschap, dat ze uit luchtdroge grond in water gebracht vrijwel alle gaan drijven. Ze zijn met het blote oog te verzamelen van de oppervlakte van het water, daar ze voldoende groot zijn, glanzend roodbruin van kleur zijn en een karakteristieke ronde vorm hebben.

De eieren en larven blijven dus, desnoods vele jaren, over in de beschermende cysten. De eieren komen sneller uit en de larven verlaten in groten getale de cysten, zodra ze gelokt worden door wortel-secreten van groeiende waardplanten. Ook bij afwezigheid van vatbare planten verdwijnen ze onder natuurlijke omstandigheden in de loop van de jaren uit de cysten. Het is mogelijk, dat wortel-secreten van niet-vatbare gewassen of antibiotica van de microflora en -fauna (13) medehelpen om de larven uit de cysten te lokken bij afwezigheid van waardplanten, waarbij ze na ongeveer een jaar dood zijn. Ook kunnen de larven een natuurlijke ouderdomsdood sterven binnen de cysten. De belangrijkste rol spelen hierbij echter waarschijnlijk de in de cysten binnendringende parasitaire schimmels en andere epiparasieten, die de larven doden.

De cysten zijn de oorzaak, dat de directe bestrijding van het aaltje in de practijk tot nu toe mislukte. Hun grote resistentie, het verblijven in de grond en het bijzondere gedrag van de omsloten, rustende larven maken het vernietigen van alle aaltjes onmogelijk, terwijl ze een snelle verspreiding van de aaltjes en het aanslaan van een infectie bevorderen.

§ 2. DE IDENTITEIT VAN HET NEDERLANDSE AARDAPPELAALTJE

INLEIDING

Het Nederlandse aardappelaaltje voldoet in grote lijnen aan de beschrijvingen, die Wollenweber (211), Goffart (93) en Beck (26) in Duitsland, Triffitt (196) in Engeland, Kemner (126) in Zweden en O'Brien & Prentice (158) in Schotland van het aardappelaaltje gegeven hebben.
De peervorm van de cyste, het ontbreken van een subkristallijne laag op en van een eierzak aan de jonge cyste, de aanwezigheid van evenwijdige rijen microscopisch kleine putjes in de cyste-wand en het nauwelijks zichtbaar zijn van de anus zijn ook bij het Nederlandse aardappelaaltje duidelijke morfologische kenmerken. Nog meer dan de morfologische kenmerken is de waardplantenkeuze van het aaltje karakteristiek, aangezien overal slechts de gewassen aardappel en tomaat aangetast worden.

Voor een nadere vergelijking met de door bovengenoemde auteurs beschreven aardappelaaltjes werden metingen verricht aan vijf onder verschillende omstandigheden gevormde Nederlandse populaties. De resultaten zijn in tabel 1 samengevat, tezamen met de gegevens uit de literatuur.

DISCUSSIE

Uit tabel 1 blijkt, dat de afmetingen van de cysten van de vijf Nederlandse populaties goed overeenstemmen met die van de in het buitenland verzamelde. De Schotse populaties zijn iets kleiner, vrijwel zeker doordat ze gegroeid zijn op vroeggerooide aardappelgewassen; de cijfers van Wollenweber zijn abnormaal hoog. De cysten van de Nederlandse populaties blijken, zonder hals, alle vrijwel bolvormig te zijn; de l/b-verhouding (exclusief hals) is namelijk weinig groter dan 1. Dit stemt goed overeen met de waarden, die Beck (26) berekende voor enkele van de bovengenoemde buitenlandse populaties.
De vijf Nederlandse cysten-populaties, die onder verschillende omstandigheden zijn gegroeid, vertonen in al hun afmetingen verschillen, die wiskundig betrouwbaar zijn. Voor de *cyste-lengte*, de *cyste-lengte exclusief hals*, de *cyste-breedte* en de *l/b-verhouding* bleek de kans minder dan 1 %, voor de *l/b-verhouding exclusief hals* minder dan 5 %, dat de verschillen tussen de populatie-gemiddelden door het toeval ontstaan kunnen zijn (het F-quotiënt van Snedecor (185) is resp. 12,8; 24,8; 22,4; 6,58 en 2,64 bij 4 en 295 graden van vrijheid). De aaltjes-populaties 5 en 3, die beide gevormd zijn op aardappelplanten met een onnatuurlijk korte groeitijd, respectievelijk zeer vroeg en zeer laat in het seizoen, hebben de slechtst ontwikkelde cysten. Binnen elke populatie blijkt zowel voor de cyste-lengten, de cyste-breedten als de l/b-verhoudingen een verdeling te bestaan, die de toevalskromme voldoende benadert, om de bovengenoemde wiskundige bewerking verantwoord te maken.

De afmetingen van de larven en eieren komen volgens tabel 1 vrij goed overeen met die van Kemner en van O'Brien & Prentice. De door Wollenweber vermelde afmetingen zijn opvallend veel kleiner.
Ook hier bestaan weer verschillen tussen de Nederlandse populaties.
Bovendien blijken de larven en eieren uit verschillende cysten van dezelfde populatie dikwijls een duidelijk verschil in hun afmetingen te vertonen.
Van populatie 3 zijn van tien willekeurig gekozen cysten elk zes larven en van tien andere cysten elk zes eieren gemeten. De cysten van deze populatie zijn van de wortels verzameld, dus alle gevormd in hetzelfde jaar op hetzelfde aardappelgewas; zie tabel 1. Voor de *larve-lengte*, *larve-breedte* en *l/b-verhouding* bleek de kans minder dan 1 %, dat de verschillen tussen de cyste-gemiddelden door het toeval ontstaan kunnen zijn (het F-quotiënt is resp. 12,6; 3,1 en 5,2 bij 9 en 50 graden van vrijheid). Ditzelfde geldt voor

de *ei-lengte*, *ei-breedte* en *l/b-verhouding* (F-quotiënt resp. 3,1 ; 7,9 en 4,3 bij 9 en 50 graden van vrijheid).
Bij populatie 1 werd op dezelfde wijze hetzelfde gevonden voor de *ei-lengte*, *ei-breedte* en *l/b-verhouding* (F-quotiënt resp. 4,9; 13,5 en 8,8 bij 9 en 50 graden van vrijheid). Voor de *larve-lengte*, *larve-breedte* en *l/b-verhouding* bleken de cyste-gemiddelden (van tien andere cysten) bij populatie 1 geen betrouwbare verschillen te vertonen (F-quotiënt resp. 0,1; 1,6 en 1,8 bij 9 en 50 graden van vrijheid), hetgeen toevallig, door de keuze van de proef-cysten, bewerkt kan zijn.

CONCLUSIES

Nederlandse aardappelaaltjes-populaties blijken voldoende overeen te komen met de in het buitenland beschreven populaties, om hierin dezelfde aaltjessoort te herkennen.

Tussen de onder verschillende omstandigheden in Nederland gegroeide cysten en tussen de larven en eieren uit verschillende cysten van dezelfde populatie blijken zeer betrouwbare verschillen in afmetingen aanwezig te kunnen zijn; zelfs de verhouding tussen de afmetingen is niet constant. Dit maakt het riskant om aan de toch nog aanwezige verschillen tussen de Nederlandse en de buitenlandse aaltjes-populaties van tabel 1 waarde te hechten. Dit houdt tevens een waarschuwing in voor het beschrijven van Heterodera's of het scheppen van nieuwe Heterodera-soorten alleen op grond van verschillen in afmetingen.

§ 3. DE ONTWIKKELINGSSNELHEID VAN HET AARDAPPELAALTJE ONDER NEDERLANDSE OMSTANDIGHEDEN

INLEIDING

O'Brien & Prentice (158) delen mee, dat in 60 dagen oude wortels de aaltjes door de schors naar buiten barsten. Triffitt (202) deelt mee, dat het na het poten in het begin van de zomer 8–9 weken, in het midden van de zomer 6 weken en op het eind van de zomer 7 weken duurt, voor de eerste bruine cysten gevormd zijn. Miles (144) meldt, dat de eerste ♀♀ 38-47 dagen na het poten buiten op de wortels zichtbaar zijn en noemt als volledige ontwikkelingsperiode van larven tot nieuwgevormde larven ongeveer twee maanden, of 64–75 dagen vanaf het poten. Chitwood & Buhrer melden (46), dat in New York de generatie-tijd van uit het ei komende larve tot nieuwgevormd ei een periode van 38–40 dagen is.

VELDWAARNEMINGEN IN NEDERLAND

In 1946 waren aan op 2 April gepote aardappelgewassen na 34 dagen reeds enkele en na 41 dagen reeds vele opgezwollen aaltjes uit de wortel gebarsten. Na 48 dagen waren vele ♀♀ reeds bolvormig. Na 55 dagen waren vele ♀♀ melkwit van kleur en reeds gevuld met grote aantallen scherp afgetekende eieren; 69 dagen na het poten begonnen de cysten geel en 76 dagen na het poten bruin te verkleuren.

Bij in 1946 op 27 Mei gepote aardappelen, die dadelijk aangetast zullen zijn, daar de aaltjesbevolking reeds actief gemaakt was door een juist verwijderd vanggewas aardappelen, waren 32 dagen na het poten de eerste larve-stadia buiten op de wortels zichtbaar, terwijl 46 dagen na het poten de meeste ♀♀ bolvormig opgezwollen waren.

In 1948 werden op hetzelfde terrein als bovenbedoeld weer aardappelen gepoot op 23 April. Na 25 dagen waren de uitgebarsten larven reeds buiten op de wortels te zien terwijl ook volwassen vrij levende ♂♂ buiten op de wortels voorkwamen. Na 44 dagen waren vele witte cysten op de wortels zichtbaar, na 51 dagen verschenen ze ook op de knollen. Na 65 dagen kwamen naast witte en gele ook reeds bruine cysten voor.

Op een ander terrein waren in 1948 bij op 20 April gepote aardappelen na 41 dagen de eerste witte ♀♀ zichtbaar, terwijl na 50 dagen reeds gele exemplaren voorkwamen.

CONCLUSIES

De ontwikkelingssnelheid van het aardappelaaltje blijkt onder Nederlandse omstandigheden niet opvallend te verschillen van de vrij globale gegevens die voor het buitenland vermeld worden. Op 41 dagen oude planten werden reeds witte en op 50 dagen oude planten reeds gele cysten gezien; op 55 dagen oude planten waren reeds cysten met volgroeide eieren gevormd; op 65 dagen oude planten waren reeds bruine cysten aanwezig.

TABEL 1 *Afmetingen van Nederlandse en buitenlands*

	Nederlandse populaties (het aantal gemeten individuen is steeds 60)					
	1 Verzameld uit Veenkoloniale grond, na een ziek gewas Voran, 1948	2 Verzameld uit zavelgrond, na een ziek gewas Alpha, 1947	3 Verzameld van de wortels van een in de kas verbouwd gewas Bintje, 1948	4 Verzameld van de wortels van in potten gekweekte Eigenheimerplanten, 1947	5 Verzameld van de wortels van zeer vroeg afstervende zaailingen, 1948	Engelse populatie volgens Triffitt (196), Lincolnshire
Cysten						
lengte	0,602 (0,400–0,825)	0,670 (0,450–0,900)	0,562 (0,375–0,838)	0,623 (0,438–0,876)	0,530 (0,375–0,815)	0,576 (0,132–0,995)
lengte (excl. hals)	0,520 (0,350–0,713)	0,585 (0,400–0,825)	0,460 (0,250–0,688)	0,522 (0,360–0,725)	0,447 (0,313–0,710)	
breedte	0,485 (0,313–0,713)	0,562 (0,335–0,800)	0,423 (0,200–0,675)	0,486 (0,345–0,663)	0,406 (0,194–0,711)	0,405 (0,109–0,800)
l/b	1,2714 (1,0192–1,5714)	1,1892 (1,0099–1,6422)	1,3621 (1,0000–1,8333)	1,3100 (0,9623–2,3289)	1,3331 (1,0112–1,9355)	1,445 (1,176–1,754)
l/b (excl. hals)	1,0807 (0,9423–1,3000)	1,0554 (0,8560–1,4662)	1,1088 (0,7941–1,4583)	1,0877 (0,7943–1,9269)	1,1298 (0,7938–1,6129)	
halslengte	0,091 (0,038–0,163)	0,073 (0,025–0,123)	0,103 (0,050–0,163)	0,100 (0,049–0,181)	0,082 (0,039–0,150)	
Larven						
lengte	0,438 (0,375–0,500)		0,416 (0,363–0,469)			
breedte	0,0196 (0,0177–0,0229)		0,0193 (0,0179–0,0226)			
l/b	22,464 (18,751–26,100)		21,653 (16,686–25,757)			
lengte stekel	0,0205 (0,0182–0,0247)		0,0207 (0,0177–0,0234)			
Eieren						
lengte	0,1008 (0,0910–0,1144)		0,1021 (0,0884–0,1118)			
breedte	0,0472 (0,0416–0,0572)		0,0470 (0,0416–0,0598)			
l/b	2,1510 (1;8269–2,7500)		2,1823 (1,8478–2,5370)			

[1]) Een deel van Kemner's gegevens werd door ons verder verwerkt.

§4. HET AANTAL GENERATIES

INLEIDING

De cysten-vormende Heterodera's zijn, voor zover bekend, zonder uitzondering beperkt tot de gematigde zônes en leven als regel op kruidachtige, niet-overblijvende planten. Door de lage temperatuur in de winter zowel als door het afsterven van de waardplanten wordt hun vermeerderingsmogelijkheid met elk groeiseizoen van de plant afgesloten.

opulaties van het aardappelaaltje in mm

Engelse populatie volgens Kemner (126)	Zweedse populatie volgens Kemner (126) [1]	Duitse populatie volgens Beck (26), Thüringen	Duitse populatie volgens Goffart (93)	Duitse populatie volgens Wollenweber (211)	Schotse populaties volgens O'Brien & Prentice (158)		
0,636 (0,48–0,81)	0,631	0,595 (0,303–0,977)	0,632	0,835	0,465 (0,293–0,865)	0,489 (0,306–0,705)	0,565 (0,346–0,948)
0,456 (0,33–0,57)	0,513	0,455 (0,200–0,752)	0,526	0,694	0,367 (0,186–0,578)	0,372 (0,199–0,755)	0,438 (0,199–0,789)
1,409 (1,21–1,63)	1,263	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 1,308$	1,2	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 1,20$	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 1,27$	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 1,31$	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 1,29$
0,1200 (0,09–0,135)	0,1092	0,106 (0,075–0,188)	0,10				
	0,4425 (0,396–0,477)	0,4228 (0,3335–0,4550)		0,372	0,449		
	0,0193 (0,0180–0,0207)	0,0186 (0,0175–0,0196)		0,018	0,019		
	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 22,927$	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 22,731$		$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 20,667$	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 23,632$		
	0,0221 (0,0212–0,0230)	0,0219 (0,0212–0,0230)		0,0175 (0,016–0,019)	0,021		
0,123 (0,108–0,135)	0,1025 (0,090–0,112)	0,0952 (0,0868–0,1046)		0,097			
0,048 (0,040–0,059)	0,048 (0,037–0,061)	0,0421 (0,039–0,046)		0,040			
$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 2,563$	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 2,135$	$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 2,261$		$\frac{\text{gem. l}}{\text{gem. b}} = 2,425$			

Goffart (95) deelt in overeenstemming met andere auteurs mee, dat het aardappelaaltje vermoedelijk slechts één generatie nakomelingen per jaar vormt, in tegenstelling tot bijvoorbeeld het bietenaaltje. Deze verklaringen berusten op terloops verrichte waarnemingen; alleen Triffitt (202) heeft enkele proeven gedaan. Betrouwbare proeven zijn hierover ook moeilijk te nemen, aangezien van elke generatie cysten verzameld moeten worden van plantenwortels, die gegroeid zijn in besmette grond. Hierbij mag niet één oudere cyste uit de besmette grond meegenomen worden, omdat deze de gehele proef onbetrouwbaar zou maken.

WAARNEMINGEN EN PROEVEN

Van twee maanden oude, in een kas in potjes met besmette grond geteelde aardappelplanten werden in April 1948 ongeveer 2000 gele en bruine cysten (1e generatie) verzameld. In acht potjes met gesteriliseerde grond werden elk 150 van deze 1e generatiecysten gebracht; daarin werden opnieuw aardappelknollen gepoot. Vijf maanden later werden op de wortels van alle acht potjes gele en bruine cysten van de 2e generatie gevonden. De aantallen varieerden van enkele tot 31, gemiddeld 17.

Ter contrôle van deze proef werden tegelijk met het inzetten van de potjes 60 gele en 60 bruine cysten van de 1e generatie stuk voor stuk blootgesteld aan de activerende werking van het secreet van groeiende aardappelwortels om de aanwezigheid van mobiele larven in deze jonge cysten na te gaan. Na zes dagen bleken 3 van de bruine cysten resp. 13; 1 en 2 larven en 1 van de gele cysten 1 actieve larve geloosd te hebben. Na 136 dagen bleken 26 van de bruine en 5 van de gele cysten een aantal larven geloosd te hebben, variërend van 5 tot $\pm$ 200.

Van de potjes 1 t/m 8 werden in begin September telkens zo mogelijk 10 cysten van de 2e generatie van de wortels genomen en opnieuw stuk voor stuk blootgesteld aan de werking van aardappelwortel-secreet. Twintig dagen later hadden resp. 2; 5; 1; 3; 2; 0; ?; ?; 0 en 2 van deze cysten een aantal larven geloosd, variërend van 1 tot 6 per cyste.

DISCUSSIE

Van de in 1948 in April juist volgroeide cysten bleken er enkele in staat om binnen zes dagen actieve larven te lozen, hoewel dit bij de meeste pas veel later geschiedde. Dit bevestigt de resultaten van Triffitt (202).

Van de in September verzamelde cysten van de 2e generatie bleken er enkele in staat om dadelijk weer actieve larven te lozen, die bij aanwezigheid van aardappelplanten een 3e generatie hadden kunnen vormen.

Theoretisch blijken dus in elk geval drie aaltjes-generaties in een jaar mogelijk. In de practijk zal echter zo'n 2e of 3e generatie stellig geen belangrijke rol kunnen spelen, aangezien slechts enkele nieuwgevormde larven uit enkele cysten dadelijk tot aantasting bereid waren en aangezien de vrij korte groei-periode van de aardappel de cysten, die eerst een rust-periode doormaken, de mogelijkheid tot het vormen van een 2e generatie ontneemt. Dat in een aardappelgewas, vooral op later gevormde jongere wortels, laat in de zomer ook nog aantasting plaats vindt, hoeft niet op een 2e generatie te wijzen, aangezien ook tijdens de groei van het gewas de oude cysten steeds nog larven bevatten, die dus deze late aantasting kunnen veroorzaken.

CONCLUSIES

De biologie van het aaltje laat een 2e en misschien zelfs 3e generatie in hetzelfde seizoen toe, al blijken slechts enkele larven hieraan deel te kunnen nemen. Voor de practijk is dit dus van geen belang. De voortplantingssnelheid wordt bepaald door één aaltjesgeneratie per jaar, die zich echter wel over het gehele groeiseizoen kan uitstrekken, daar de larven niet gelijktijdig uit de cysten naar buiten komen.

§ 5. DE VOORTPLANTINGSSNELHEID

INLEIDING

De literatuur geeft ten aanzien van de voortplantingssnelheid van het aardappelaaltje en verwante Heterodera's zeer uiteenlopende gegevens. Smedley (181) telde het aantal cysten op de wortels van enkele aardappelplanten en vond, al naar de zwaarte van de aantasting, ± 70 tot ± 1400 cysten per plant. Hurst & Franklin (119) meldden, onder enig voorbehoud, op grond van een grondmonsteronderzoek, een gemiddelde toename per aardappelplant van 10.000, 48.000 en 50.000 cysten. Theoretische berekeningen op grond van het aantal larven per cyste en zonder rekening te houden met de decimerende werking van de natuur zelve bij de voortplanting der aaltjes, deden Strubell (191) besluiten, dat één aaltje onder gunstige omstandigheden na enkele generaties meer dan 22.000 milliard nakomelingen zou hebben. Baunacke (25), en later O'Brien & Prentice (158), memoreren dit nog eens. Het spreekt vanzelf, dat dergelijke irreële becijferingen geen enkele maatstaf geven voor de werkelijke voortplantingssnelheid van het aaltje.

Ook op grond van reële waarnemingen blijkt men zich echter enerzijds van een grote voortplantingssnelheid van het aaltje bewust te zijn (o.a. Miles & Miles, 1945 (147)), terwijl anderzijds herhaaldelijk het aantal op het wortelstelsel zichtbare cysten opgegeven wordt om deze voortplantingssnelheid te demonstreren. De grote divergentie hiertussen schijnt nog niemand opgevallen te zijn.

Toch hangen met dit probleem het inzicht in het wezen van de aardappelmoeheid en de kans op het kunnen afweren en bestrijden van het aaltje ten nauwste samen. Het gevaar van een enkele ingevoerde of overgebleven cyste wordt er door bepaald.

Bij de vermeerdering van een immobiele parasiet als het aardappelaaltje zal men moeten onderscheiden: *de vermeerdering van een klein aantal aaltjes, zolang de draagkracht van de plant niet wordt overschreden* en *de vermeerdering van een groot aantal aaltjes, zodra de draagkracht van de plant de beperkende factor is.* Voor beide gevallen, die op elkaar volgende phasen zijn bij de opbouw van een aaltjes-populatie in besmet terrein, zijn langs verschillende wegen gegevens verzameld.

DE VERMEERDERING, ZOLANG DE DRAAGKRACHT VAN HET AARDAPPELGEWAS NIET WORDT OVERSCHREDEN

Veldwaarnemingen brachten aan het licht, dat 3–5 aardappelgewassen een lichte infectie kunnen doen uitgroeien tot een aaltjes-concentratie, die gevaarlijk is voor het gewas.

a) Op een in 1942 gescheurde oude weide van ± 1 ha, waarop sinds 1943 aardappelen waren verbouwd, trad in 1947 aardappelmoeheid in erge mate op. Per standplaats van 1 plant (50 × 50 × 20 cm^3 grond) kwamen volgens grondmonsteronderzoek ruim 47.500 cysten voor. In de aangrenzende percelen kwam geen aardappelmoeheid voor. In vijf jaren tijd had hier dus ongemerkt een infectie plaats gevonden en waren de 47.500 cysten per plant gevormd.

b) Op een enkele hectaren groot blootgekomen terrein van een in 1941 afgegraven duin, waarop vanaf 1942 vermoedelijk elk jaar aardappelen waren verbouwd, trad in 1946 aardappelmoeheid in erge mate op. Per standplaats van 1 plant kwamen ruim 27.500 cysten voor. In vijf jaren tijd had dus natuurlijke infectie (vermoedelijk door de wind vanuit de besmette omgeving) plaats gehad en waren de 27.500 cysten per plant gevormd.

Op een tweede duin-terrein, dat in 1943 blootkwam, waren na 1 aardappelgewas reeds 10.000 cysten per standplaats van 1 plant aanwezig. Ziekte in het gewas werd hier nog niet geconstateerd.

Aangenomen mag worden, dat bij bovengenoemde infecties tien tot hoogstens enkele

honderden kilo's besmette grond per perceel van 1 ha ingebracht zullen zijn, overeenkomende met enkele duizenden of hoogstens enkele honderdduizenden cysten. Bij het optreden van de ziekte was het aantal cysten ongeveer 1 per cm^3 bouwvoor, dat is enkele milliarden per ha. De beginbesmetting moet dus op vier à vijf opeenvolgende aardappelgewassen tot het 10.000-à 100.000-voudige aangegroeid zijn om de dan aanwezige aaltjes te kunnen verklaren. Wanneer een rechtlijnige vermeerdering verondersteld mag worden (hetgeen redelijk is zolang de aaltjes zich onbelemmerd kunnen vermeerderen op een goed ontwikkeld gewas), dan blijken de aanwezige cysten op elk aardappelgewas ongeveer tot het 10-voudige te zijn vermeerderd. Ook bij het aannemen van een mogelijk nog grotere of kleinere beginbesmetting wordt deze factor slechts weinig beïnvloed.

In overeenstemming met deze vermeerderingsfactor van ongeveer 10 zijn de volgende gegevens:

a) In een aantal gevallen werd een 10-voudige vermeerdering van de aanwezige levende aaltjes geconstateerd door grondmonsteronderzoek *voor* en *na* het gewas, zelfs bij besmettingsgraden, die in het grondmonster aantoonbaar waren (meer dan 1 millioen cysten per ha) en die dus de voor de plant schadelijke aaltjes-concentratie reeds vrij dicht benaderden.

Ook de literatuur geeft, onbewust, enkele gegevens. Uit cijfer-materiaal van Goffart (95) is achtereenvolgens de factor 5,1; 6,3; 8,3; 3,6 en 9,4 te berekenen. Uit cijfer-materiaal van Miles & Miles (145) is in twee verschillende jaren de factor 24 en 9 te berekenen; uit cijfer-materiaal van Carroll & McMahon (39) de factor 14.

b) Tabel 2, een uitgewerkt onderdeel van tabel 8 van blz. 67, geeft het aantal *levenskrachtige cysten*, het aantal *larven* en de *toename* van het aantal *cysten*, nadat één gewas

TABEL 2 (gedestilleerd uit tabel 8 op blz. 67)

De vermeerdering van het aardappelaaltje bij verbouw van een gewas aardappelen in potten met zes verschillende, van o tot zeer hoog oplopende besmettingsgraden, afzonderlijk voor zandgrond, rivierzand en kleigrond

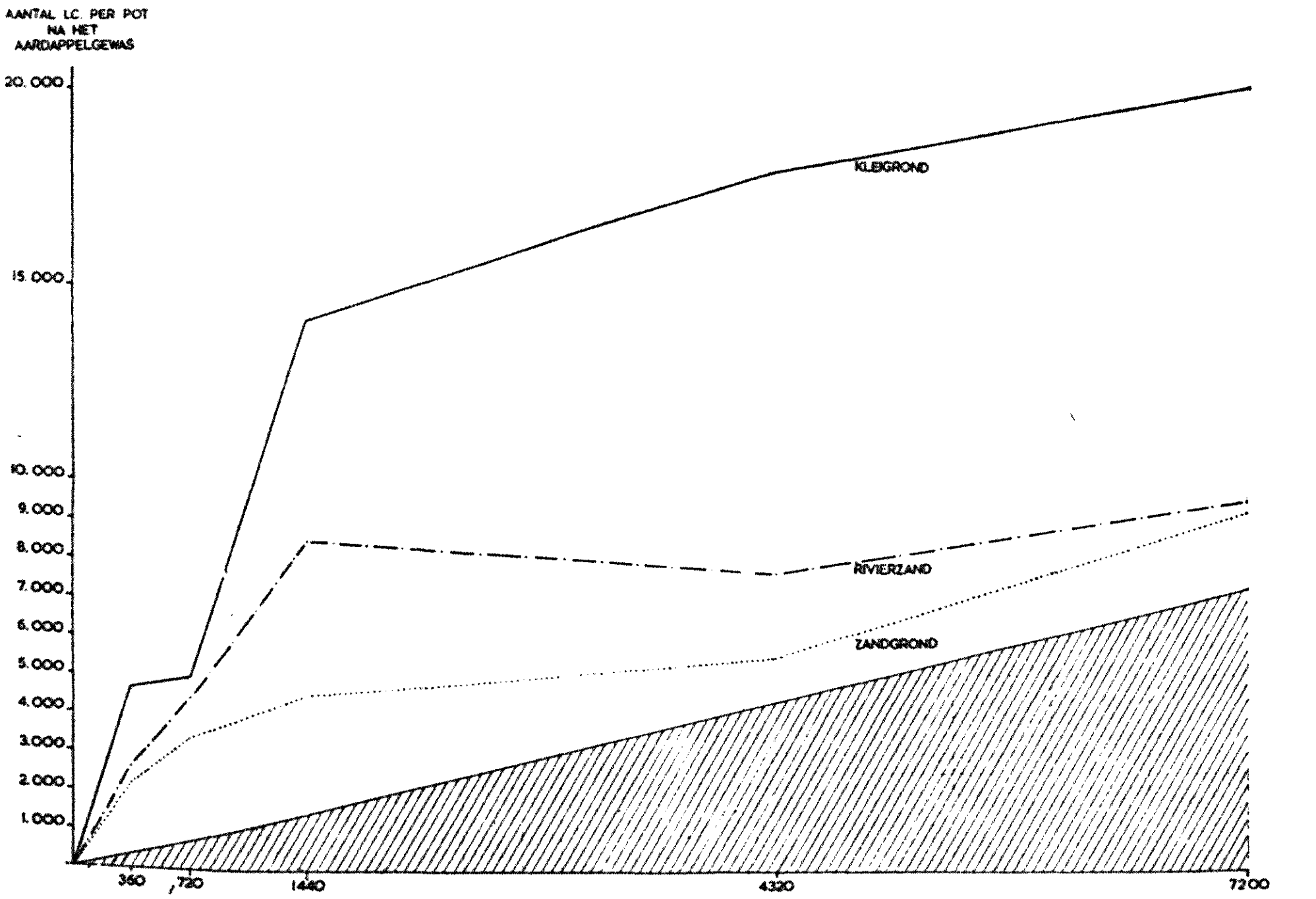
Alle gegevens per 20 cc grond, dat is het $^1/_{120}$ deel van de potinhoud

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven

Aantal ingebrachte c, resp. lc, resp. l (c–lc–l)	1	2	3	4	5	6
	0–0–0	6–3–180	12–6–360	24–12–720	72–36–2160	120–60–3600
Kleigrond						
Toename aantal c . .	0	66	71	211	279	376
Aantal lc	0	39	41	117	149	170
lc/c × 100		59%	58%	55%	53%	45%
Aantal l	0	3523	2895	11923	7740	6430
Aantal l per lc		90	71	102	52	38
Rivierzand						
Toename aantal c . .	0	40	47	109	85	109
Aantal lc	0	22	37	70	63	78
lc/c × 100		55%	79%	64%	74%	72%
Aantal l	0	1518	2910	5478	3018	3628
Aantal l per lc		69	79	78	48	47
Zandgrond						
Toename aantal c . .	0	33	45	67	87	106
Aantal lc	0	18	28	37	45	76
lc/c × 100		55%	62%	55%	52%	72%
Aantal l	0	1238	1678	2135	1908	3295
Aantal l per lc		69	60	58	42	43

aardappelen was verbouwd in potten bij zes verschillende van 0 tot zeer hoog oplopende besmettingsgraden, afzonderlijk voor kleigrond, rivierzand en zandgrond. Bij de lichtste besmettingsgraad (kolom 2: 6 cysten resp. 3 levenskrachtige cysten resp. 180 larven per 20 cc grond), waarbij het gewas nog weinig schade heeft geleden, is het aantal *levenskrachtige cysten* in kleigrond, rivierzand en zandgrond resp. vermeerderd tot het 13-, 7- en 6-voudige en het aantal *larven* tot het 20-, 8- en 7-voudige.
Ook met behulp van de verandering van het aantal *cysten* kan men deze vermenigvuldigingsfactor realiseren, wanneer men de *toename* van dit aantal (aangezien de ingebrachte cysten door hun grote resistentie in elk geval nog wel als lege doppen aanwezig zijn geweest na dit ene gewas) als maat neemt.
Aangezien, volgens kolom 2, uit 180 aanwezige *larven* 66, 40 en 30 *cysten* resp. 39, 22 en 18 *levenskrachtige cysten* zijn ontstaan, zijn $\pm$ 37, 22 en 17 % van deze larven tot *cysten* resp. 22, 12 en 10 % tot *levenskrachtige cysten* uitgegroeid. Wanneer slechts een deel van de ingebrachte larven aan de aantasting heeft deelgenomen, is de efficiency van hun reproductie nog groter geweest.

Bij de hogere besmettingsgraden (kolommen 3 t/m 6) is weliswaar een groter aantal nieuwe aaltjes gevormd, doch de vermenigvuldigingsfactor wordt steeds kleiner, om tot ongeveer 1 te dalen. Afbeelding 3 geeft dit duidelijk aan en toont ook aan, dat bij de kleigrond-serie de draagkracht van de planten ook bij de hoogste besmettingsgraden



Afbeelding 3. Grafische voorstelling van de vermeerdering van het aantal levenskrachtige cysten op aardappelplanten in potten van 2400 cc, bij inoculatie van 0, 360, 720, 1440, 4320 en 7200 levenskrachtige cysten per pot, naar aanleiding van tabel 2.
De hoogte van het gearceerde gedeelte geeft het aantal ingebrachte levenskrachtige cysten weer. Een „analysis of variance" leerde, dat de verschillen tussen de verschillend zware inoculaties en tussen de verschillende grondsoorten zeer betrouwbaar waren ($F = 11{,}90$ resp. 18,37, terwijl bij $F = 3{,}77$ resp. 7,12 99 % betrouwbaarheid was bereikt), en dat de middelbare fout van elk waarnemingspunt van de grafiek 25,9 % van de waarde van dat punt bedroeg.

nog niet overschreden is geweest, in overeenstemming met de betere stand van dit gewas.

Bij de lage besmettingsgraden blijken de aaltjes dus globaal tot het 10-voudige vermeerderd te zijn; bij de hoge besmettingsgraden bleef hun aantal nauwelijks op peil.

Door vergelijking van de *toename van het aantal cysten* met het na het gewas aanwezige *aantal levenskrachtige cysten* en door verder rekening te houden met de gevuldheid van de levenskrachtige cysten in de reeks van zwaarder wordende aantastingen, krijgt men een idee over het mechanisme, waarmee de plant tenslotte de vermeerdering van de aaltjes beperkt.

Tabel 2 toont aan, dat het aardappelgewas cysten heeft gevormd, die slechts ten dele levenskrachtige larven bevatten, namelijk gemiddeld over alle gevallen ruim 60 %. Wanneer dus alle aanwezige levenskrachtige cysten nieuw gevormd zouden zijn en wanneer er van de oude geïnoculeerde cysten geen verdwenen zijn, dan nog moet minstens 40 % van deze nieuwgevormde cysten geheel leeg zijn geweest, zonder levenskrachtige larven. Dit percentage lege cysten blijft ook bij zwaarder wordende aantasting ongeveer gelijk. Duidelijk is echter bij alle drie grondsoorten de dalende tendenz van het aantal larven per levenskrachtige cyste bij zwaarder wordende aantasting. Het is dus waarschijnlijk, dat de reproductie-factor bij zwaarder wordende aantasting hier niet alleen daalt, doordat een kleiner percentage van de aanvallende larven tot zijn recht komt en tot cyste uit kan groeien, doch ook door de geringere gevuldheid van de gevormde levenskrachtige cysten. Wanneer de aantasting zo zwaar is, dat het gewas te gronde gaat en/of veel wortelafsterving vertoont, zal het eerste zeer sterk op de voorgrond treden en de aankweek reduceren. Echter ook bij planten die, zoals hier, op de been blijven, blijkt de vermenigvuldigingsmogelijkheid bij zwaardere aantasting relatief geringer te worden.

c) In glazen cultuur-buizen van 15 cm hoogte en 2½ cm diameter werden aardappel- en tomatenplanten gekweekt in onbesmette grond, waarin bepaalde aantallen actief-

TABEL 3

Aantal gevormde cysten (c), resp. levenskrachtige cysten (lc), resp. larven (l) bij inoculatie van larven van H. rostochiensis in cultuur-buizen met een groeiende waardplant

** = vroegtijdig afgestorven plant, die niet meegerekend werd*

No van de herhaling	10 larven bij aardappel			100 larven bij aardappel			10 larven bij tomaat			100 larven bij tomaat		
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
1	1	1	60	18	8	270	1	1	10	9	7	240
2	*	*	*	30	19	1760	2	2	170	6	2	60
3	2	1	50	36	21	1480	1	1	70	20	15	1150
4	2	2	40	22	13	610	*	*	*	9	6	530
5	1	1	220	*	*	*	1	1	100	9	4	250
6	3	2	30	3	1	80	1	1	160	15	14	1220
7	1	1	10	24	18	860	1	1	50	9	6	590
8	1	1	80	27	15	1280	*	*	*	13	11	1280
9	3	2	30	44	20	1610	1	0	0	4	2	210
10	*	*	*	37	23	2710	2	2	220	16	12	1050
Gemiddeld	1,8	1,4	65	26,8	15,3	1184	1,3	1,1	98	11,0	7,9	658
Percentage tot cyste uitgegroeide larven		18			26,8			13			11	
Percentage tot levenskrachtige cyste uitgegroeide larven		14			15,3			11			7,9	
Vermenigvuldigingsfactor t.a.v. larven		6,5			11,8			9,8			6,6	

bewegende larven van het aardappelaaltje werden gebracht. Uit tabel 3 blijkt, dat 10 resp. 100 geïnoculeerde larven zich bij aardappel tot het 6,5- resp. 11,8-voudige hebben vermeerderd en bij tomaat tot het 9,8-resp. 6,6-voudige. Bij aardappel groeiden 18 resp. 26,8 % van de geïnoculeerde larven tot cysten uit; bij tomaat 13 resp. 11 %. Berekend op levenskrachtige cysten kwamen bij aardappel 14 resp. 15,3 % en bij tomaat 11 resp. 7,9 % van de larven tot hun recht. Bij deze vermeerdering „in vitro" zullen meer cysten zijn gevormd dan onder natuurlijke omstandigheden, door de aanwezigheid van voldoende wortels op korte afstand; de gevuldheid van de cysten zal echter laag zijn geweest door de zwakke groei van de waardplanten.

Veldwaarnemingen wijzen er dus op, dat gedurende de incubatie-tijd van de ziekte het aantal aaltjes zich op elk aardappelgewas ongeveer tot het 10-voudige moet vermeerderen, terwijl de resultaten van het grondmonsteronderzoek en van laboratorium-proeven in potten en buizen deze waarnemingen steunen. De tot nu toe verzamelde gegevens zijn echter niet voldoende, om het fluctueren van deze factor onder verschillende omstandigheden te beredeneren.

Bij jonge, opkomende aaltjes-populaties (indien alle jaren aardappelen worden verbouwd) geldt deze vermenigvuldigingsfactor voor het aantal *larven*, *levenskrachtige cysten* en *cysten*, aangezien daartussen dan een ongeveer vaste verhouding bestaat. Zodra eenmaal ziekteverschijnselen zijn opgetreden, wordt de factor voor het aantal *cysten* kleiner; zodra vruchtwisseling toegepast wordt eveneens voor het aantal *levenskrachtige cysten*.

Deze factor 10 is empirisch bepaald en geldt onafhankelijk van het percentage larven, dat eventueel latent in de cysten zou blijven tijdens de groei van een aardappelgewas.

DE VERMEERDERING, ZODRA DE DRAAGKRACHT VAN DE PLANT DE BEPERKENDE FACTOR IS

De orde van grootte van de voortplantingscapaciteit, langs indirecte weg berekend

In 1946 werd getracht een idee over de voortplantingscapaciteit te verkrijgen door te velde de aantallen cysten op de wortels van zeer vele aardappelplanten, aangetast onder zoveel mogelijk uiteenlopende omstandigheden, te tellen of te schatten. Deze aantallen varieerden van enkele honderden tot hoogstens enkele duizenden cysten per plant. De bijbehorende, door grondmonsteronderzoek bepaalde aantallen cysten in de bouwvoor per standplaats van 1 plant (gerekend op $50 \times 50 \times 20$ cm³ grond) varieerden echter van $\pm$ 25.000 tot $\pm$ 250.000. Indien inderdaad het aantal per plant zichtbare cysten ten naasten bij het totaal aantal per seizoen door die plant geproduceerde cysten weergeeft, dan zouden er om tot 25.000 à 250.000 te komen, tientallen aardappelgewassen een maximale hoeveelheid cysten moeten aankweken, zonder dat er ook nog ondertussen cysten zouden verdwijnen.

Uit de op blz. 25 genoemde veldwaarnemingen blijkt echter, dat 3–5 aardappelgewassen reeds dergelijke besmettingsgraden kunnen opbouwen, zelfs uitgaande van een begin-infectie van hoogstens enkele honderdduizenden cysten per ha, d.i. enkele cysten per plant. Rekening houdende met de vermenigvuldigingsfactor 10, moet het laatste gewas (het eerste zieke gewas) bijna 90 % van de aanwezige cysten gevormd hebben, dus in de bovengenoemde gevallen resp. ongeveer 42.000 en 24.000 cysten per plant.

Uit veldwaarnemingen gecombineerd met grondmonsteronderzoek blijkt dus, dat het aantal per plant voortgebrachte cysten tientallen malen groter moet zijn, dan het aantal dat men op een bepaald moment op de wortels van een aangetaste aardappelplant kan zien. Bovengenoemde tegenstrijdigheid, die ook uit de literatuur blijkt, diende opgelost te worden om de cijfers en berekeningen van het grondmonsteronderzoek te kunnen gebruiken ter bestudering van de biologie van het aaltje.

Exacte gegevens over de voortplantingscapaciteit

Verschillende malen is door grondmonsteronderzoek [1]) bepaald, hoe groot het verschil in aaltjes-concentratie van de grond in één seizoen kan worden, wanneer een eerst gelijkmatig besmet terrein gedeeltelijk met aardappelen en gedeeltelijk met onvatbare gewassen wordt beteeld. Aan het einde van het seizoen is steeds per bepaalde hoeveelheid grond vastgesteld: het totaal aantal *cysten*, het aantal *levenskrachtige cysten* (= cysten met levenskrachtige eieren en larven) en het totaal aantal in de cysten aanwezige levenskrachtige *larven*. Het verschil tussen beide gedeelten is bij benadering de maat voor de hoeveelheid op dit aardappelgewas aangekweekte aaltjes. Aangezien de in het voorjaar aanwezige levende aaltjes door het aardappelgewas grotendeels verbruikt zijn voor het vormen van een nieuwe generatie, terwijl op de andere veldjes deze aaltjes grotendeels binnen de beschermende cysten zijn gebleven, is het aantal nieuwgevormde *levenskrachtige cysten* en *larven* in elk geval groter dan het gevonden verschil; op het totale aantal *cysten*, gevuld en ongevuld, zal dit weinig invloed kunnen hebben, aangezien de lege cysten slechts zeer langzaam verdwijnen.

Door voor alle gevallen de hoeveelheid grond van de bepaling uit het gemiddelde grondmonster om te rekenen op de standruimte van één aardappelplant ($= \pm 50 \times 50 \times 20 = 50.000$ cm³ grond), vindt men het aantal *cysten*, resp. *levenskrachtige cysten*, resp. *larven*, dat *op zijn minst* gemiddeld per plant aangekweekt moet zijn.

Daar de grondmonsters steeds 20 cm diep genomen worden (bij de zeer dunne Veenkoloniale bouwvoor noodgedwongen soms 16 cm, waarmee rekening is gehouden) ontsnappen hierbij de in diepere lagen gevormde cysten aan de bemonstering en berekening, zodat ook om deze reden de uitkomsten aan de lage kant zullen zijn.

Omdat bij de aanleg van de proefvelden zowel als bij het onderzoek van de grondmonsters steeds gewerkt is met gelijkwaardige herhalingen, kon van elk der op bovenstaande wijze berekende gemiddelde voortplantingscijfers de betrouwbaarheid berekend worden, namelijk de standaardafwijking van deze gemiddelde verschillen, veroorzaakt door onregelmatigheden in het proef-terrein of in de techniek van het onderzoek.

In tabel 4 zijn de op bovenstaande wijze in verschillende jaren en van verschillende proefvelden verkregen gegevens samengevat. Een toename per plant van meer dan 60.000 cysten met in totaal meer dan 2.500.000 larven blijkt geen uitzondering te zijn. De grote variatie in de voortplantingscijfers moet, zoals in Hoofdstuk VIII, § 6 zal blijken, grotendeels toegeschreven worden aan de meer of minder goede ontwikkeling van het aangetaste aardappelgewas.

Van verschillende proeven, proefvelden en practijk-velden zijn verder grondmonsters onderzocht *voor* en *na* de teelt van een aardappelgewas op besmet terrein. Ook met deze gegevens is de voortplantingscapaciteit van het aaltje per aardappelplant te benaderen. Door weer steeds de hoeveelheid grond van de bepaling om te rekenen op de standplaats van één aardappelplant ($= \pm 50.000$ cm³ grond, bij een Veenkoloniale bouwvoor ± 40.000 cm³) vindt men de toename van het aantal aaltjes (*cysten*, resp. *levenskrachtige cysten*, resp. *larven*) per standplaats van één plant.

Het aantal per plant *gevormde cysten* is nu gelijk aan: de toename + het aantal cysten, dat in de loop van het seizoen (= tussen de beide bemonsteringen) te gronde is gegaan.

Het aantal per plant *gevormde levenskrachtige cysten* is gelijk aan: de toename van het aantal levenskrachtige cysten + de in de loop van het seizoen afgestorven en leeggelokte cysten.

Beide getallen geven een maat voor de voortplantingscapaciteit. Indien beide be-

[1]) De wijze, waarop het grondmonsteronderzoek plaats vindt, wordt in § 6 van hoofdstuk IX beschreven.

TABEL 4 *Het verschil in besmettingsgraad op gelijkwaardige veldjes, dadelijk nadat deze één keer* wel *resp.* niet *met aardappelen beteeld zijn geworden, bepaald door grondmonsteronderzoek en omgerekend per standruimte van één aardappelplant*

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven

Naam van het proefveld of proef-object	Seizoen	Besmettingsgraad na het seizoen per 20 cc grond						Stijging van de besmettingsgraad per 20 cc grond			Het gemiddeld aantal c, lc, en l, afgerond op duizendtallen, dat op zijn minst gevormd moet zijn per standruimte van één aardappelplant (= ±50 × 50 × 20 = ±50.000 cc grond. Voor de Veenkoloniale bouwvoor 40.000 cc)			Standaardafwijking van de voortplantingscapaciteit per plant		
		na een niet vatbaar gewas			na aardappelen											
		c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
Zavelgrond I	1944	19,9	4,6	99	43,4	22,0	1046	23,5	17,4	947	59.000	44.000	2.368.000	8.400	4.000	184.700
		18,6	4,8	85	34,1	14,3	559	15,5	9,5	474	39.000	24.000	1.185.000	8.600	3.500	115.200
	1945	28,0	5,6	83	28,9	11,5	317	0,9	5,9	234	2.000	15.000	585.000	4.900	2.000	75.600
		17,5	4,9	80	25,9	10,7	247	8,4	5,8	167	21.000	15.000	418.000	4.200	1.800	53.900
	1946	22,0	4,1	130	33,7	11,3	688	11,7	7,2	558	29.000	18.000	1.395.000	3.300	1.800	111.000
		17,6	3,6	143	23,5	8,6	425	5,9	5,0	282	15.000	13.000	705.000	3.500	1.300	88.100
Zavelgrond II	1947	24,4	5,4	349	28,1	6,8	467	3,7	1,4	118	9.000	4.000	295.000	15.300	5.200	478.800
	1948	24,6	2,8	79	23,6	7,8	321	–	5,0	242	–	13.000	605.000	12.800	4.500	243.400
Dalgrond I	1945	19,3	12,0	710	36,3	20,5	1830	17,0	8,5	1120	34.000	17.000	2.240.000	7.200	5.600	614.600
		23,0	11,3	1080	24,0	12,1	1130	1,0	0,8	50	2.000	2.000	100.000	6.100	5.400	556.100
	1947	47,4	4,8	163	78,9	20,6	1446	31,5	15,8	1283	63.000	32.000	2.566.000	6.000	2.900	272.000
		36,0	6,0	323	66,3	25,1	1993	30,3	19,1	1670	61.000	38.000	3.340.000	6.000	2.900	272.000
Dalgrond II	1946	22,4	9,4	448	33,3	17,0	1433	10,9	7,6	985	22.000	15.000	1.970.000	13.000	5.200	663.000
Dalgrond III	1947	31,8	7,3	338	42,3	13,9	696	10,5	6,6	358	21.000	13.000	716.000	3.100	3.200	236.300
Dalgrond IV	1946	14,0	2,0	30	26,0	13,0	670	12,0	11,0	640	24.000	22.000	1.280.000	5.800	8.800	691.200
Duinzandgrond I	1944	16,8	4,6	178	18,2	10,6	1370	1,4	6,0	1192	4.000	15.000	2.980.000	2.500	1.100	144.800
	1946	9,8	2,6	96	17,3	5,7	533	7,5	3,1	437	19.000	8.000	1.093.000	7.800	3.900	597.300
		5,7	1,6	36	11,6	5,2	399	5,9	3,6	363	15.000	9.000	908.000	3.800	2.600	315.000
	1947	12,4	1,3	58	21,3	6,2	506	8,9	4,9	448	22.000	12.000	1.120.000	2.400	800	77.700
	1948	7,0	0,7	15	26,1	12,2	1209	19,1	11,5	1194	48.000	29.000	2.985.000	2.100	1.100	128.000
Cylinders	1948	38,4	4,1	198	48,3	8,3	547	9,9	4,2	349	25.000	11.000	873.000	6.000	4.400	471.400
		22,4	1,0	19	54,8	10,5	913	32,4	9,5	894	81.000	24.000	2.235.000	19.400	9.600	1.206.900

rekend kunnen worden, geeft hun verschil weer, hoeveel nieuwgevormde cysten er zonder larven zijn gebleven.

Een derde maat voor de voortplantingscapaciteit is weer het aantal per plant aangekweekte *larven*, dus de inhoud van de levenskrachtige cysten. Deze is gelijk aan: de toename van het aantal aanwezige larven + de in de loop van het seizoen afgestorven en uit de cysten gegane larven.

Dikwijls is alleen de *toename* van de aantallen *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven* te bepalen en niet de aantallen cysten van de uitgangspopulatie, die ondertussen te gronde zijn gegaan, leeggelopen of afgestorven zijn. Dan is alleen de toename van *cysten* bruikbaar als maat voor de voortplantingscapaciteit; *levenskrachtige cysten* en *larven* geven veel te lage waarden, aangezien het gewas zelf de cysten leeglokt en de larven naar zich toetrekt om een nieuwe populatie te vormen, terwijl niet bekend is welk deel van de aaltjes daarvoor onder de verschillende omstandigheden verbruikt wordt.

Hierna volgen verschillende, op bovenstaande wijze berekende gegevens.

a) Op 127 duinzand-perceeltjes, waarop sinds 1943 geen aardappelen verbouwd waren in verband met het besmet zijn of vermoedelijk besmet zijn, werd in 1947 weer een aardappelgewas geteeld, nadat de bouwvoor 60 cm diep omgespit was (zie blz. 7). Voor en na het aardappelgewas werden grondmonsters onderzocht. Op 52 van deze perceeltjes kwamen na dit aardappelgewas geen aaltjes voor, zodat aangenomen mag worden dat hier geen aantasting plaats heeft gevonden. Op de overige 75 perceeltjes steeg de besmettingsgraad, zodat daar een meer of minder zware aantasting plaats moet hebben gehad. Per standplaats van één aardappelplant steeg de besmettingsgraad gemiddeld met 15.000 *cysten* = 9.730 *levenskrachtige cysten* = 1.242.000 *larven*. De grootste vermeerdering, die plaats vond op één der percelen, bedroeg 72.500 (± 7.250) *cysten* = 37.500 (± 6.000) *levenskrachtige cysten* = 5.800.000 (± 1.160.000) *larven*. Van de 75 percelen waren er 5 met een stijging van meer dan 50.000 *cysten* per plant.

Wanneer men rekening houdt met het feit, dat in vele gevallen slechts een lichte aantasting plaats kon vinden door de geringe uitgangsbesmetting van vele percelen na drie jaren rust en door het diep begraven van de aaltjes, dan mag men ook hier aannemen, dat aankweekcijfers van 50.000 cysten geen overdreven voorstelling geven van de voortplantingscapaciteit per plant. Temeer daar deze cijfers nog vermeerderd moeten worden met het (hier niet te bepalen) aantal cysten, dat in dat seizoen in de bodem is verdwenen.

b) Evenals in 1947 werden in 1948 op 121 verdachte duinzand-perceeltjes weer aardappelen geteeld, nadat er drie jaren onvatbare gewassen waren verbouwd (zie blz. 7). Op 75 van deze perceeltjes bleken cysten op de wortels gevormd te zijn. De stijging van de besmettingsgraad op deze 75 perceeltjes was gemiddeld per standplaats van één plant 7.680 *cysten* = 4.300 *levenskrachtige cysten* = 431.000 *larven*. De grootste vermeerdering, die plaats vond op één der perceeltjes, bedroeg 31.250 *cysten* = 26.750 *levenskrachtige cysten* = 1.542.500 *larven*.

c) Uit de gegevens van een groot aantal proeven, proefvelden en practijk-velden zijn in tabel 5 de voortplantingscijfers zo concreet mogelijk berekend uit de *toename van het totaal aantal cysten* door verbouw van één aardappelgewas.

Ook de betrouwbaarheid van deze toename is aangegeven, doordat het bijbehorende aantal bepalingen is vermeld en de middelbare fout van de enkele bepaling in het algemeen bekend is. Opgemerkt dient te worden, dat vooral hier gevaar bestaat voor het optreden van systematische fouten, die niet in de betrouwbaarheidstest zijn begrepen, aangezien twee series grondmonsters worden vergeleken, die op verschillende tijden zijn genomen en onderzocht, dikwijls door verschillende personen. Het grote aantal grondmonster-series van verschillende proefvelden, die dikwijls onafhankelijk van elkaar genomen zijn en waarbij van elk monster als regel een aantal bepalingen door verschillende laborantes verricht zijn, geven gezamenlijk de waarborg, dat bovengenoemde fouten-

TABEL 5

De gemiddelde toename van het aantal cysten per standruimte van één aardappelplant, bepaald door grondmonsteronderzoek voor *en na een aangetast aardappelgewas*
Van elk resultaat is het aantal bijbehorende monsters × bepalingen per monster *vermeld*

Naam van het proefveld of proef-object	Seizoen	Aantal cysten per 20 cc grond *voor* het aardappelgewas	Bijbehorend aantal *monsters* × *bepalingen*	Aantal cysten per 20 cc grond *na* het aardappelgewas	Bijbehorend aantal *monsters* × *bepalingen*	Toename van het aantal cysten per 20 cc grond	De gemiddelde toename van het aantal cysten, afgerond op duizendtallen, per standruimte van één aardappelplant (= ±50.000 cc grond, voor de Veenkoloniale bouwvoor ±40.000 cc)
Zavelgrond I	1945	19,9	(8×2)	26,4	(8×2)	6,5	16.000
		18,6	(8×2)	25,6	(8×2)	7,0	18.000
		43,4	(8×2)	43,0	(8×2)	–	–
		34,1	(8×2)	34,1	(8×2)	–	–
	1946	27,0	(12×2)	33,7	(12×2)	6,7	17.000
		17,5	(12×2)	23,5	(12×2)	6,0	15.000
		37,2	(12×2)	43,3	(12×2)	6,1	15.000
		28,5	(12×2)	35,2	(12×2)	6,7	17.000
	1947	25,9	(12×2)	46,8	(12×4)	20,9	52.000
		24,2	(12×2)	42,4	(12×4)	18,2	46.000
		43,3	(12×2)	67,2	(12×4)	23,9	60.000
		35,2	(12×2)	53,3	(12×4)	18,1	45.000
	1948	67,2	(12×4)	67,3	(12×3)	0,1	250
		53,3	(12×4)	51,8	(12×3)	–	–
Zavelgrond II	1948	20,1	(1×8)	20,6	(1×5)	0,5	1.000
		21,4	(1×8)	26,6	(1×5)	5,2	13.000
Zavelgrond III	1946	20,0	(48×2)	23,2	(48×2)	3,2	8.000
		23,0	(48×2)	26,3	(48×2)	3,3	8.000
	1947	23,2	(48×2)	39,4	(48×3)	16,2	41.000
		26,3	(48×2)	53,6	(48×3)	27,3	68.000
	1948	39,4	(48×3)	50,5	(48×6)	11,1	28.000
		53,6	(48×3)	59,4	(48×6)	5,8	15.000
Zavelgrond IV	1946	8,1	(30×2)	19,4	(30×7)	11,3	28.000
	1948	12,6	(30×6)	35,0	(30×3)	22,4	56.000
Zavelgrond V	1946	21,4	(8×2)	17,9	(8×7)	–	–
Zavelgrond VI	1946	34,7	(10×2)	30,9	(10×7)	–	–
	1947	30,9	(10×7)	32,3	(10×6)	1,4	4.000
Zavelgrond VII	1946	12,5	(8×2)	23,4	(8×7)	10,9	27.000
	1947	23,4	(8×7)	30,5	(8×8)	7,1	18.000
Zavelgrond VIII	1946	61,3	(8×2)	64,9	(8×7)	3,6	9.000
	1947	66,1	(8×8)	85,0	(8×4)	18,9	47.000
Zavelgrond IX	1947	16,9	(80×4)	67,8	(80×4)	50,9	127.000 [1]
Dalgrond I	1946	40,7	(3×2)	66,8	(30×2)	26,1	52.000
		22,3	(3×2)	50,5	(30×2)	28,2	56.000
		39,3	(3×2)	57,3	(30×2)	18,0	36.000
		27,7	(3×2)	42,0	(30×2)	14,3	29.000
		36,3	(3×2)	57,6	(30×2)	21,3	43.000
		19,7	(3×2)	33,6	(30×2)	13,9	28.000
		29,5	(3×2)	49,0	(30×2)	19,5	39.000
		26,3	(3×2)	44,3	(30×2)	18,0	36.000
	1947	66,8	(30×2)	78,9	(6×3)	12,1	24.000
		50.5	(30×2)	66,3	(6×3)	15,8	32.000
	1948	78,9	(6×3)	101,1	(3×6)	22,2	44.000
		66,3	(6×3)	94,2	(3×6)	27,9	56.000
		51,7	(6×3)	51,9	(3×6)	0,2	400

[1]) Deze zeer grote vermeerdering werd verkregen bij planten, die zich fors konden ontwikkelen en veel wortels konden vormen, dank zij het ontbreken van randplanten.

TABEL 5 (vervolg)

Naam van het proefveld of proef-object	Seizoen	Aantal cysten per 20 cc grond *voor* het aardappelgewas	Bijbehorend aantal *monsters* × *bepalingen*	Aantal cysten per 20 cc grond *na* het aardappelgewas	Bijbehorend aantal *monsters* × *bepalingen*	Toename van het aantal cysten per 20 cc grond	De gemiddelde toename van het aantal cysten, afgerond op duizendtallen, per standruimte van één aardappelplant (= ±50.000 cc grond, voor de Veenkoloniale bouwvoor ±40.000 cc)
		34,6	(6×3)	36,2	(3×6)	1,6	3.000
		41,6	(6×3)	38,3	(3×6)	–	–
		39,7	(6×3)	47,2	(3×6)	7,5	15.000
Dalgrond II	1946	21,8	(4×2)	33,3	(4×2)	11,5	23.000
	1947	33,3	(4×2)	66,1	(8×3)	32,8	66.000
Dalgrond III	1947	36,3	(54×3)	42,3	(6×3)	6,0	12.000
	1948	32,8	(60×3)	52,6	(1×5)	19,8	40.000
Dalgrond V	1946	32,4	(8×2)	42,7	(56×2)	10,3	21.000
	1948	54,4	(16×3)	59,2	(8×3)	4,8	10.000
Dalgrond VI	1946	35,1	(8×2)	59,8	(40×2)	24,7	49.000
	1947	59,8	(40×2)	138,2	(16×3)	78,4	157.000 [1]
Dalgrond VII	1947	22,4	(16×2)	44,5	(8×3)	22,1	44.000
Dalgrond VIII	1947	39,7	(14×2)	65,5	(28×3)	25,8	52.000
Dalgrond IX	1947	36,5	(6×2)	54,7	(12×3)	18,2	36.000
Dalgrond X	1947	25,2	(14×2)	34,0	(28×3)	8,8	18.000
Dalgrond XI	1947	37,5	(24×3)	54,9	(48×3)	17,4	35.000
Dalgrond XII	1947	55,5	(2×2)	58,7	(4×3)	3,2	6.000
		50,5	(2×2)	65,8	(4×3)	15,3	31.000
		50,5	(2×2)	67,9	(4×3)	17,4	35.000
	1948	64,1	(12×3)	85,7	(1×3)	21,6	43.000
Duinzandgr. I	1946	14,6	(180×2)	29,4	(180×2)	14,8	37.000
		9,9	(90×2)	19,0	(54×2)	9,1	23.000
	1947	17,9	(60×2)	21,3	(60×4)	3,4	9.000
		13,7	(55×4)	18,4	(55×4)	4,7	12.000
	1948	21,3	(60×4)	36,8	(60×3)	15,5	39.000
	1948	13,1	(12×8)	26,1	(60×3)	13,0	33.000
Zandgrond I	1948	5,4	(14×2)	11,1	(4×3)	5,7	14.000
Zandgrond II	1946	15,0	(1×2)	25,0	(1×2)	10,0	25.000
Zandgrond III	1946	16,0	(1×2)	28,0	(1×2)	12,0	30.000
Ringen no 7	1947	27,0	(2×2)	39,5	(1×6)	12,5	31.000
8		13.0	(2×2)	31,8	(1×6)	18,8	47.000
9		22,0	(2×2)	44,3	(1×6)	22,3	56.000
10		21,8	(2×2)	26,0	(1×6)	4,2	11.000
11		17,0	(2×2)	34,8	(1×6)	17,8	45.000
12		14,8	(2×2)	25,3	(1×6)	10,5	26.000
13		16,3	(2×2)	26,0	(1×6)	9,7	24.000
14		11,5	(2×2)	16,8	(1×6)	5,3	13.000
Ringen no 3	1948	28,2	(1×6)	63,1	(1×8)	34,9	87.000
4		8,3	(1×6)	26,8	(1×8)	18,5	46.000
7		39,5	(1×6)	59,0	(1×8)	19,5	49.000
8		31,8	(1×6)	63,7	(1×8)	31,9	80.000
9		44,3	(1×6)	48,3	(1×8)	4,0	10.000
10		26,0	(1×6)	54,8	(1×8)	28,8	72.000

[1]) We hebben reden om aan te nemen, dat bij het onderzoek van de grondmonsters van dit proefveld een systematische fout is gemaakt, die de uitkomst aanmerkelijk heeft verhoogd.

bron de tabel als geheel niet beïnvloed zal hebben.

Ook uit deze tabel blijkt, dat in vele gevallen per aardappelplant meer dan 50.000 cysten gevormd moeten zijn. De grote variatie in de voortplantingscijfers moet weer in hoofdzaak verklaard worden uit het meer of minder slagen van het aangetaste aardappelgewas.

Het omgewerkte cijfer-materiaal van andere onderzoekers

Ook verschillende buitenlandse onderzoekers hebben besmettingsgraden *voor* en *na* de verbouw van een aardappelgewas bepaald voor zeer uiteenlopende doeleinden en de cijfers gepubliceerd. Nergens zijn echter de voortplantingscijfers concreet berekend en voorgesteld. [1]) Waar dit bij uitzondering wel geschiedde (Hurst & Franklin (119)), gingen de auteurs aan hun eigen uitkomsten twijfelen („It must therefore be concluded that, *if the figures recorded are accurate*, they indicate...").

In verband met het grote belang van dit probleem en met het oog op het gevaar voor systematische fouten bij het berekenen van een verschil tussen bemonsteringen *voor* en *na* een seizoen, zijn hierna ter bevestiging van het eigen cijfer-materiaal de tabellen van verschillende onderzoekers uit verschillende landen bewerkt en omgerekend. Zij geven hele reeksen gemiddelde aankweeksnelheden per plant, waaruit verschillende aanvullende conclusies getrokken kunnen worden.

Naar de cijfers van Miles & Miles (145)

Op een proefveld was de stijging van het aantal *cysten* per 100 cc grond ten gevolge van een aardappelgewas in 1936 en in 1939 op negen bij elkaar gelegen veldjes:

in 1936 resp. 49, 40, 12, 15, 67, 25, 15, 35, 64 (gemiddeld 35,8);

in 1939 resp. 103, 29, 121, 32, 51, 81, 50, 104, 141 (gemiddeld 79,1).

Dat wordt dus per standplaats van één aardappelplant resp. ongeveer 24.500, 20.000, 6.000, 7.500, 33.500, 12.500, 7.500, 17.500, 32.000 (gemiddeld 17.900) en 51.500, 14.500, 60.500, 16.000, 25.500, 40.500, 25.000, 52.000, 70.500 (gemiddeld 39.600).

Voor dezelfde veldjes was de stijging van het aantal *levenskrachtige cysten* per 100 cc:

in 1936 resp. 28, 38, 24, 32, 37, 25, 17, 29, 52 (gemiddeld 31,3);

in 1939 resp. 106, 46, 131, 56, 60, 79, 51, 101, 122 (gemiddeld 83,6).

Dat wordt dan per standplaats van één aardappelplant resp. ongeveer 14.000, 19.000, 12.000, 16.000, 18.500, 12.500, 8.500, 14.500, 26.000 (gemiddeld 15.700) en 53.000, 23.000, 65.500, 28.000, 30.000, 39.500, 25.500, 50.500, 61.000 (gemiddeld 41.800).

Langs beide wegen wordt hier hetzelfde probleem benaderd. Immers de toename van het aantal cysten moet uit nieuwgevormde, dus grotendeels levenskrachtige cysten bestaan. Om het aantal per plant aangekweekte cysten te vinden, moet in het eerste geval dus nog het aantal, dat in de grond is vergaan, bijgeteld worden; in het tweede geval het aantal, dat in de loop van het seizoen zijn larven geloosd heeft. Geen van beide is hier te bepalen. Dat ook zonder deze bijtellingen de uitkomsten van beide werkwijzen vrij nauwkeurig met elkaar overeenkomen (17.900 en 15.700 bij het gewas 1936, 39.600 en 41.800 bij het gewas 1939), is min of meer toevallig. De op beide wijzen gevonden uitkomsten geven dus waarden, die in elk geval lager zijn dan het in werkelijkheid aangekweekte aantal cysten per plant.

Naar de cijfers van Goffart (95)

Op een vijftal percelen was op de ene helft gedurende drie jaar hetzelfde onvatbare gewas, op de andere helft twee jaar dat gewas + het derde jaar aardappelen verbouwd. De verschillen in aantallen *levenskrachtige cysten* per 100 cc grond op beide helften bedroegen 66, 63, 124, 82 en 109.

Omgerekend op de bekende manier vindt men, dat het aantal per aardappelplant voortgebrachte levenskrachtige cysten op de resp. percelen minstens moet zijn geweest 33.000, 31.500, 62.000, 41.000 en 54.500.

[1]) Enkele Amerikaanse onderzoekers, o.a. Chitwood & Feldmesser (46*a*), tonen in recente publicaties een juist inzicht in de vermeerderingsmogelijkheden van het aardappelaaltje.

Naar de cijfers van Miles, Henderson & Miles (146)

Op een proefveld werden vergeleken de aantallen *levenskrachtige cysten voor* en *na* het aardappelgewas 1940, en wel bij drie verschillende bemestingen en vier aardappelrassen. De besmettingsgraad van het hele proefveld *voor* het gewas was vijf levenskrachtige cysten per 10 cc grond. De stijgingen per 10 cc grond waren: 7, 6, 11, 5; 20, 15, 15, 11; 27, 15, 44, 11 levenskrachtige cysten.

Het per plant aangekweekte aantal levenskrachtige cysten is dus *minstens* (berekend volgens de oude manier): 35.000, 30.000, 55.000, 25.000; 100.000, 75.000, 75.000, 55.000; 135.000, 75.000, 220.000, 55.000, en *hoogstens* (rekening houdende met de aanwezige vijf levenskrachtige cysten per 10 cc grond, die door en tijdens de groei van het gewas afgestorven kunnen zijn) voor elk getal 25.000 meer.

Naar de cijfers van Edwards (59)

Op vijf plaatsen waren proefvelden aangelegd, op elk waarvan twee veldjes een chemische behandeling ondergingen en twee veldjes niet. Het aardappelgewas vertoonde grote verschillen in stand tussen de vijf proefvelden en op elk proefveld nog weer tussen de onbehandelde en de behandelde veldjes.

De verandering van het aantal *levenskrachtige cysten* door deze verschillende gewassen (stijgingen op veldjes met een goed gewas en soms dalingen op veldjes met een zwaar ziek, vroeg afstervend gewas) wordt weer berekend per standplaats van één aardappelplant en bedraagt op de twee onbehandelde en de twee behandelde veldjes van elk proefveld dan ongeveer:

a.	− 20.400, − 1.400	resp. + 1.600,	+ 21.200.
b.	− 66.600, − 52.600	resp. − 31.400,	− 32.400.
c.	−124.600, −137.600	resp. + 24.000,	+ 36.800.
d.	− 48.000, − 36.200	resp. + 70.800,	+ 66.200.
e.	+112.600, +100.600	resp. +189.000,	+209.400.

De cijfers maken een zeer betrouwbare indruk; o.a. komen in alle gevallen de twee gelijkbehandelde veldjes op elk proefveld goed met elkaar overeen.

Door Edwards werd vastgesteld, dat de *voor* het seizoen aanwezige levenskrachtige cysten door de toegepaste behandeling niet gedood of leeggelokt werden. Uit de cijfers blijkt dit dadelijk, daar op de behandelde veldjes de grootste stijgingen resp. de geringste dalingen plaats hebben gevonden.

Op veldjes met een zwaar ziek, vroeg afstervend gewas kan echter het aantal levenskrachtige cysten dalen, doordat de larven wel uit de cysten gelokt worden en de wortels binnendringen, doch door het te gronde gaan van het gewas geen kans krijgen om tot cysten uit te groeien. Dit leeglopen van *voor* het seizoen aanwezige levenskrachtige cysten moet eveneens op de behandelde veldjes hebben plaats gevonden, al is het daar vaak overdekt door het grote aantal nieuwgevormde cysten.

Een eventuele daling van het aantal levenskrachtige cysten op de onbehandelde veldjes geeft een te kleine waarde voor dit leeglopen van de cysten onder invloed van het aardappelgewas, aangezien er altijd nog wel een aantal nieuwe cysten gevormd zullen zijn.

Voor elk proefveld geeft de stijging op de behandelde veldjes + een eventuele daling op de gelijkwaardige, doch onbehandelde veldjes dus een waarde voor het aantal nieuwgevormde levenskrachtige cysten per plant op die behandelde veldjes, die in elk geval te laag is. Voor de vijf bovengenoemde proefvelden vindt men op deze wijze, dat gemiddeld meer dan resp. 22.300, 27.700, 161.500, 110.600 en 199.200 levenskrachtige cysten per plant gevormd moeten zijn.

Naar de cijfers van Edwards (58)

Bij elk van de veldproeven *a*, *b*, *c* en *d* werden oplopende giften kalkstikstof gegeven. De meeste giften kwamen op twee veldjes, dus in duplo, voor. De stijging van het aantal cysten op het daarna verbouwde aardappelgewas werd voor elk veldje afzonderlijk bepaald.

Door omrekening, waarbij per aardappelplant ± 100.000 g (luchtdroge) bouwvoor aangenomen wordt, vindt men per aardappelplant de onderstaande stijgingen, en bij de hoogste kalkstikstofgiften eventuele dalingen, van het aantal *cysten*. De stijgingen geven dus weer hoeveel cysten daar op zijn minst per plant gevormd moeten zijn.

Stijgingen en dalingen per aardappelplant bij oplopende giften kalkstikstof:

a. +312.400 en +306.800; +604.800 en +634.000; +683.600 en +728.800; +282.000 en +266.800; +126.400 en +126.800; –400 en +13.600; –88.400 en –114.000.
b. + 81.200 en +104.000; +240.400; +155.600; +142.000.
c. + 91.200 en + 96.800; +379.600; +354.000 en +358.000; +316.400.
d. +314.000 en +271.600; +480.000 en +549.200; +554.800 en +507.200; +384.000 en +443.200.

Naar de cijfers van Peters (162)

Op zes in verschillende landstreken gelegen proefvelden werden elk vier behandelingen met het chemisch bestrijdingsmiddel DD toegepast. Op de proefvelden *a* t/m *e* werd een aardappelgewas verbouwd, dat op *e* een misgewas werd; op *f* werden geen aardappelen verbouwd. Wanneer per aardappelplant weer ± 100.000 g (luchtdroge) bouwvoor aannomen wordt, kan uit de cijfers van het grondmonsteronderzoek berekend worden, dat per standplaats van één plant minstens de onderstaande aantallen *cysten* gevormd moeten zijn:

a. 93.000, 141.000, 113.000, 95.000 (gemiddeld 111.000).
b. 216.000, 121.000, 132.000, 109.000 (gemiddeld 145.000).
c. 49.000, 64.000, 68.000, 94.000 (gemiddeld 69.000).
d. 83.000, 91.000, 76.000, 111.000 (gemiddeld 90.000).
e. 21.000, 21.000, 27.000, 20.000 (gemiddeld 22.000).
f. na verbouw van een ander gewas dan aardappelen:
–9.000, –25.000, –40.000, –23.000 (gemiddeld –24.000).

Naar de cijfers van Buckhurst & Fryer (37)

In elk van een groot aantal potten werden ± 10.000 cysten gebracht, waarna bij verschillende behandelingen aardappelen gekweekt werden. Na de proef waren er bij de verschillende objecten 2; 5 en 3 maal zoveel cysten aanwezig. De gemiddelde aankweek per pot, d.i. per aardappelplant, moet dus resp. meer dan 10.000, meer dan 40.000 en meer dan 20.000 *cysten* geweest zijn. Wanneer voor elke pot de toename afzonderlijk berekend wordt, dan blijkt deze te variëren van ± 2.500 tot ± 50.000.

Naar de cijfers van Carroll & McMahon (40)

Bij potproeven met twaalf potten met aaltjesvrije grond werden aan iedere pot de uit ± 12.000 cysten gelokte larven toegevoegd. Dit aantal is zonder meer vrij onbepaald. Na de groei van één aardappelplant in elke pot was de besmettingsgraad per cc grond in elk der vier series (van drie potten) gemiddeld: 2,2 cysten met 55 larven; 4,2 cysten met 340 larven; 6,5 cysten met 900 larven; 5,8 cysten met 800 larven. De inhoud der potten werd helaas niet vermeld, doch bleek bij navraag ruim 5000 cc te zijn. De hieruit berekende vermeerdering per aardappelplant in deze vier series wordt dan gemiddeld: 11.000 cysten met 275.000 larven; 21.000 cysten met 1.700.000 larven; 32.500 cysten met 4.500.000 larven; 29.000 cysten met 4.000.000 larven.

Naar de cijfers van Gemmell (90)

Twintig potten werden elk voorzien van 20.000 naar buiten gelokte larven van het aardappelaaltje. Daarin werden vier aardappelrassen in series van vijf planten vergeleken. De aantallen per pot, dat is per plant, aangekweekte *cysten* waren voor de vier rassen gemiddeld 468, 576, 882 en 1134.

Van de toegevoegde larven kon dus in dit geval ± 5 % uitgroeien tot een volwassen cyste. Eenzelfde percentage blijkt uit cijfers van Boyd (34), bij wiens potproeven met twee verschillende grondsoorten resp. 9,8 % en 1,7 % van de ingebrachte larven tot cysten uitgroeiden. Indien dit bij potproeven gevonden percentage ook in het veld tot zijn recht komt, dan veroorzaakt een lichte besmetting van tien larven per cc grond ± 25.000, een zware besmetting van 100 larven per cc grond ± 250.000 nieuwe cysten per aardappelplant. Aangezien aardappelmoeheidssymptomen in het gewas als regel pas optreden bij meer dan 40 larven per cc grond (zie blz. 80), zou ook hieruit volgen, dat bij aardappelmoeheid een aankweek van 100.000 *cysten* per aardappelplant normaal is. Zie ook blz. 29.

Naar de cijfers van Thompson (193)

Door grondmonsteronderzoek *voor* en *na* het gewas 1948 werd op vier plaatsen een vermeerdering vastgesteld per 10 g grond van 4,25; 2; 7,75 en 5 cysten, resp. van 3; 2,5; 5,25 en 4 levenskrachtige cysten.

Per standplaats van één plant, gerekend op 100.000 g (luchtdroge) bouwvoor, moeten dan minstens 42.500, 20.000, 77.500 en 50.000 *cysten* resp. 30.000, 25.000, 52.500 en 40.000 *levenskrachtige cysten* gevormd zijn.

De verklaring van het feit, dat op de wortels van aangetaste planten slechts een zeer klein deel van de in dat seizoen op die planten gevormde cysten gezien wordt

Uit de eigen cijfers en uit het omgewerkte cijfer-materiaal van zo verschillende herkomst blijkt, dat het aantal per aardappelplant gevormde cysten tientallen malen zo groot is als cysten-tellingen op de wortels tot nu toe hebben doen vermoeden.

Dit blijkt nog eens duidelijk uit een pottenproef met 104 planten van in totaal 13 verschillende vatbare Solanum-soorten, waarbij op de wortelmat van de potvorm gemiddeld 36 cysten geteld werden (0–245), terwijl uit grondmonsteronderzoek bleek, dat er gemiddeld in de potten meer dan 850 cysten (0–4480) gevormd moeten zijn, d.i. dus ongeveer het 24-voudige. De wortelmat omvatte het grootste deel van de wortel-massa.

Waarnemingen geven voor dit grote verschil twee redenen, die tezamen een bevredigende verklaring kunnen geven.

a) Hoewel meer generaties in hetzelfde seizoen geen belangrijke rol spelen, zijn de op de wortels zichtbare cysten toch slechts een moment-opname van de voorbijschuivende aaltjes-generatie. De oude cysten van een vorig seizoen blijken de larven slechts geleidelijk, of in golven, vrij te laten, zodat gedurende het gehele seizoen actieve larven beschikbaar zijn. Nieuwgevormde wortels worden dus later aangetast, terwijl ook op oudere wortels wel een klein aantal jonge aaltjes temidden van reeds volgroeide cysten voor kunnen komen. Hoewel dit vooral op laatrijpe, lang doorgroeiende rassen van belang kan zijn, kan dit het grote verschil bij lange na niet verklaren. Het tellen van de aaltjes in gekleurde wortels, waarbij ook jonge, juist binnengedrongen stadia zichtbaar zijn, geeft dezelfde conclusie.

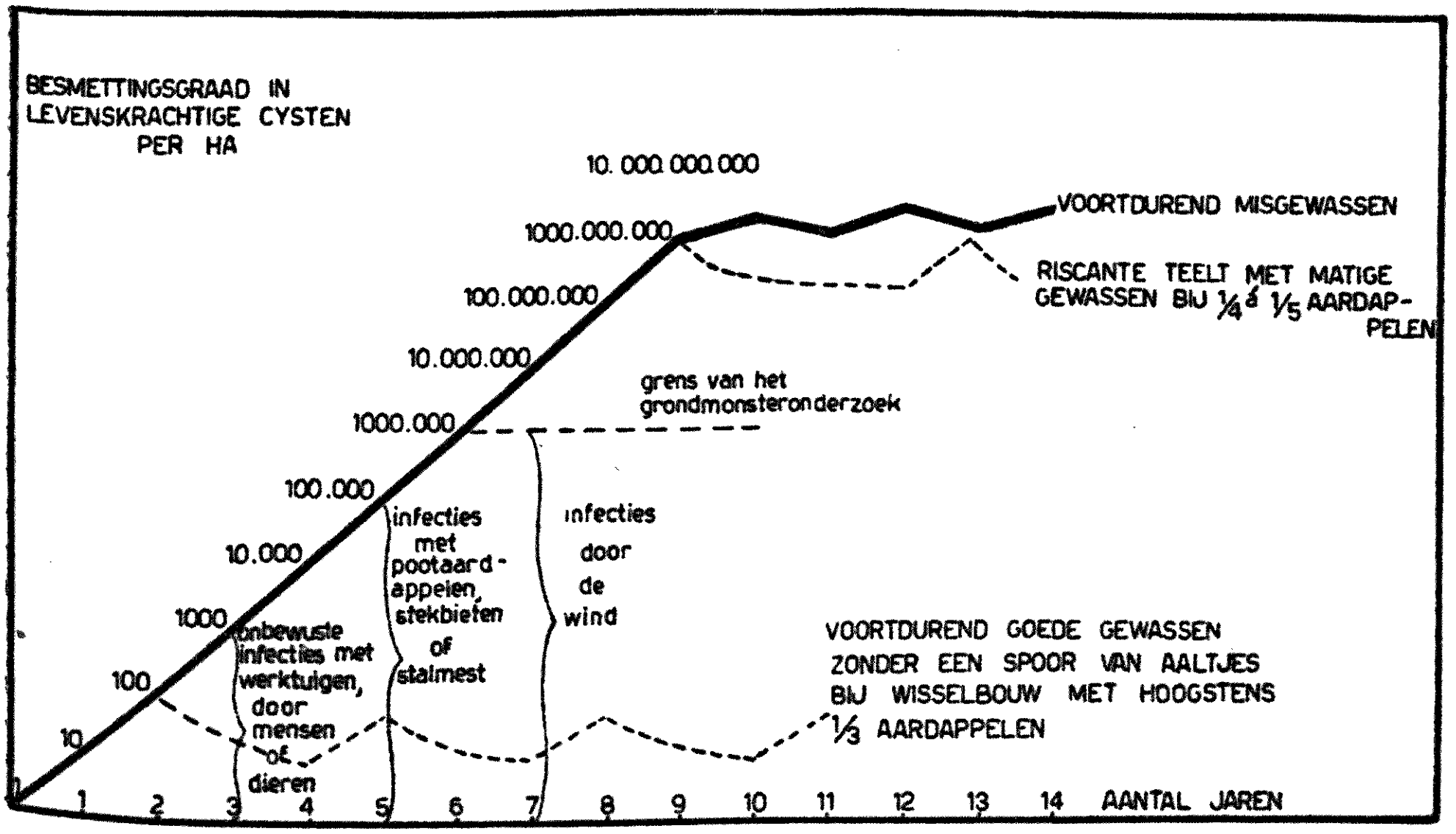
b) Belangrijker lijkt ons de grote systematische fout, die iedereen maakt wanneer hij de wortels van een opgetrokken aardappelplant vereenzelvigt met de hele wortel-massa van de plant. De wortels van een gerooide plant zijn als regel slechts enkele decimeters lang, terwijl uit de literatuur en ook door eigen waarneming bekend is, dat ze als regel

meer dan 1 m lang zijn. Ook aan de buitenkant van een potvorm krijgt men slechts een klein deel van het oppervlak van de gezamenlijke wortels te zien. Weaver (209) beschrijft, hoe bij op 90 × 60 cm gepote aardappelen planten ontstonden, die elk 800 dm^3 grond dicht doorwortelden, namelijk tot ongeveer 90 cm diepte en tot op 50 cm afstand in horizontale richting van de voet van de plant. Zijn gegevens en zijn natuurgetrouwe tekeningen geven per plant een 24-tal hoofdwortels aan van gemiddeld 1 m lengte en per cm hoofdwortel een vijftal zijworteltjes van gemiddeld 7,5 cm lengte. Dit komt per plant neer op 2400 cm hoofdwortel en 90.000 cm fijne zijwortels, de al te fijne haarwortels nog buiten beschouwing gelaten. Op zwaar aangetaste planten worden per cm hoofdwortel wel 10–20 cysten aangetroffen (zie afbeelding 13), terwijl we verschillende malen op worteltjes van 0,1 mm dikte nog goed ontwikkelde cysten constateerden. Met de boven berekende wortel-massa, die weliswaar geldt voor de tot een vrij ruim staand gewas behorende aardappelplant, kan stellig de vorming van enkele honderdduizenden cysten verklaard worden. Dit is in overeenstemming met de bij het grondmonsteronderzoek gevonden aantallen.

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

Onomstotelijk is de ongeveer 10-voudige vermeerdering per jaar van de aaltjes gedurende de incubatie-tijd van de ziekte, zolang dus de draagkracht van de plant niet wordt overschreden, aangetoond. Deze empirisch bepaalde factor geldt voor het aantal *larven*, *levenskrachtige cysten* en *cysten*, aangezien tussen deze aantallen bij een jonge, opkomende populatie een vrij constante verhouding moet bestaan.

Bij zwaardere aantasting wordt de draagkracht van de plant de beperkende factor. Het aantal cysten, dat in een seizoen per aardappelplant gevormd wordt, blijkt van de orde van grootte van 50.000 te zijn. De cijfers van het grondmonsteronderzoek hieromtrent zijn onaantastbaar door hun objectiviteit en hun vele herhalingen. Het cijfer-materiaal van vele buitenlandse deskundigen blijkt na omrekening deze conclusie te steunen.



Afbeelding 4. De geschematiseerde opbouw van een aardappelaaltjes-infectie bij voortdurende aardappelverbouw, op een perceel van 1 ha, onder aanname van een sterke verspreiding over het hele perceel.

Deze aantallen overtreffen vele malen de aantallen cysten, die men normaal op de wortels van een opgetrokken plant of op de wortelmat van een in een pot gegroeide plant ziet.

Ook visueel kan dit grote aantal cysten per plant bij nader inzien wel bepaald worden, door op vaste kleigrond ten tijde dat de cysten geel zijn, de grond open te breken en zorgvuldig in brokjes uiteen te leggen, in plaats van de planten uit de grond te trekken. Op elk splijtvlak in elke richting kan men dan dikwijls per cm^2 oppervlakte door de gehele bouwvoor één tot enkele nieuwgevormde cysten aantreffen, hetgeen neerkomt op één tot enkele cysten per cm^3 van de bouwvoor. Dit is meer dan 50.000 cysten per plant. De bijbehorende worteltjes zijn dikwijls zo fijn, dat ze nauwelijks zichtbaar zijn. In lichtere, gemakkelijk uiteenvallende gronden en bij een vroeger of later rijpingsstadium van de aaltjes is deze waarneming moeilijk te verrichten.

Afbeelding 4 geeft schematisch de opbouw van een aaltjes-populatie in een perceel van 1 ha bij verschillend zware infecties (getrokken lijn). Aangenomen wordt, dat jaarlijks aardappelen verbouwd worden en dat de verspreiding van de aaltjes over het perceel gemakkelijk plaats vindt.

Het inzicht in de snelle vermeerdering van de aaltjes gedurende de incubatie-tijd en in de enorme voortplantingscapaciteit per plant geeft aanleiding tot vele en vérgaande gevolgtrekkingen ten aanzien van de aard van de ziekte, o.a. ten aanzien van de voedselonttrekking aan de plant door de aaltjes, de dynamiek van de besmettingsgraad en de lengte van de incubatie-tijd bij verschillend zware infecties, de snelheid van verbreiding in een gebied en naar andere gebieden, de mogelijkheden van vruchtwisseling ter bestrijding en van grondmonsteronderzoek ter opsporing van de aaltjes. Verschillende malen zal nog naar afbeelding 4 verwezen moeten worden.

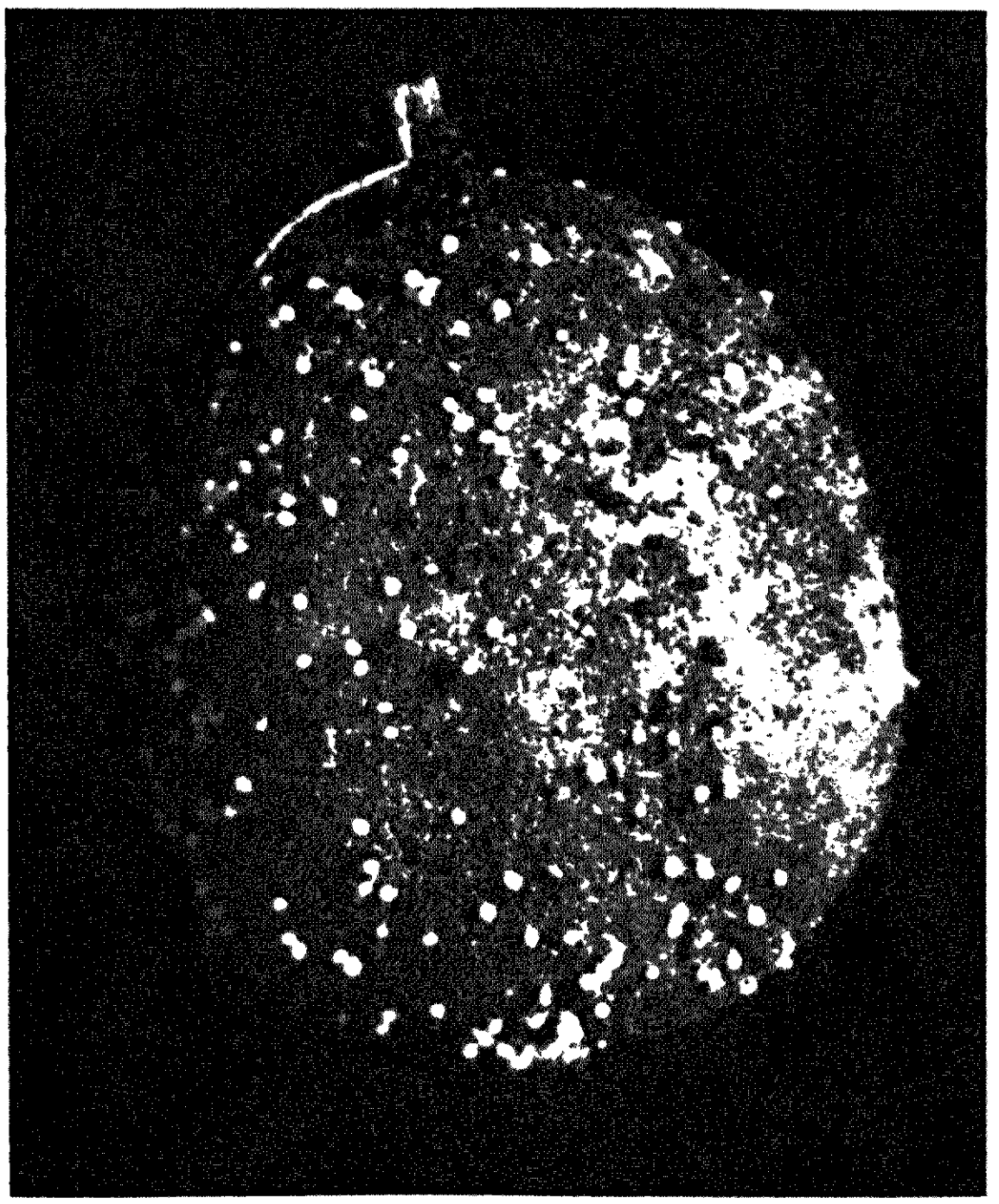
§ 6. DE AARD VAN HET PARASITISME

INLEIDING

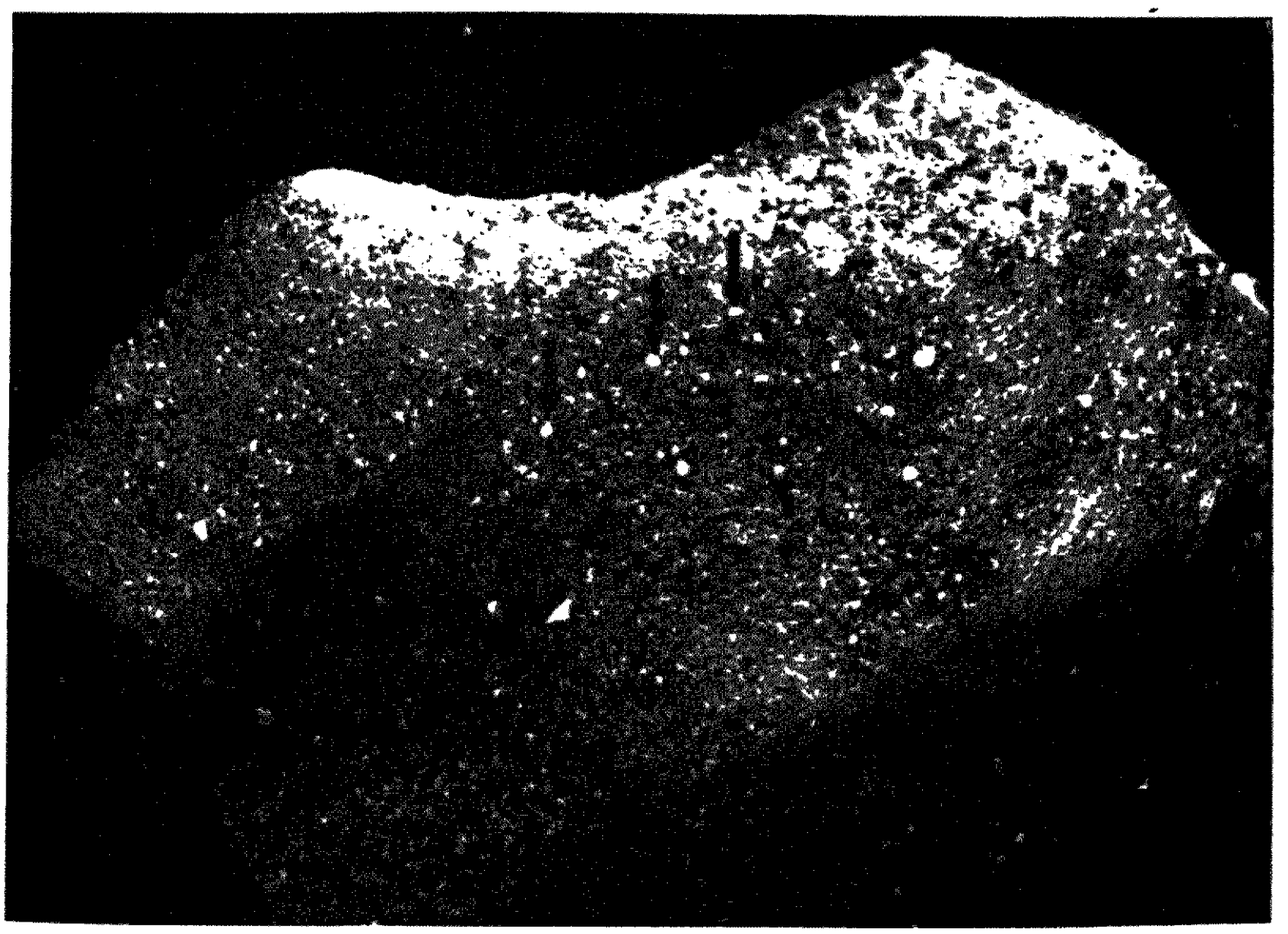
Het aardappelaaltje geldt als een zeer gespecialiseerde, biotrophe (166) parasiet, die zich alleen kan voeden en vermeerderen in de onderaardse delen van een beperkt aantal groeiende planten. De sapstroom van de plant wordt daarbij een levensvoorwaarde geacht. Dat het aaltje zich ook op de ondergrondse stengeldelen van de aardappelplant, zoals de uitlopende ogen, de stolonen en de jonge knollen (afbeelding 5) ontwikkelt, wijst er op, dat deze, en ook andere Heterodera's (137), meer aan het ondergrondse milieu dan aan de wortels gebonden zijn. In alle gevallen betreft het de aantasting van levende, groeiende organen.

De veronderstelling van Chatin (44), dat de hem toen bekende Heterodera's zich generaties lang zonder planten zouden kunnen voortplanten, en de mededeling van Strubell (191), dat hij bij afwezigheid van planten in humeuze grond larven van het bietenaaltje had gekweekt tot bijna geslachtsrijpe dieren, zijn zelfs door hun tijdgenoten niet geloofd en zijn later ook door niemand serieus genomen (25). Vele andere waarnemingen betreffende de morfologie en de biologie van het aaltje zijn hiermee in tegenspraak.

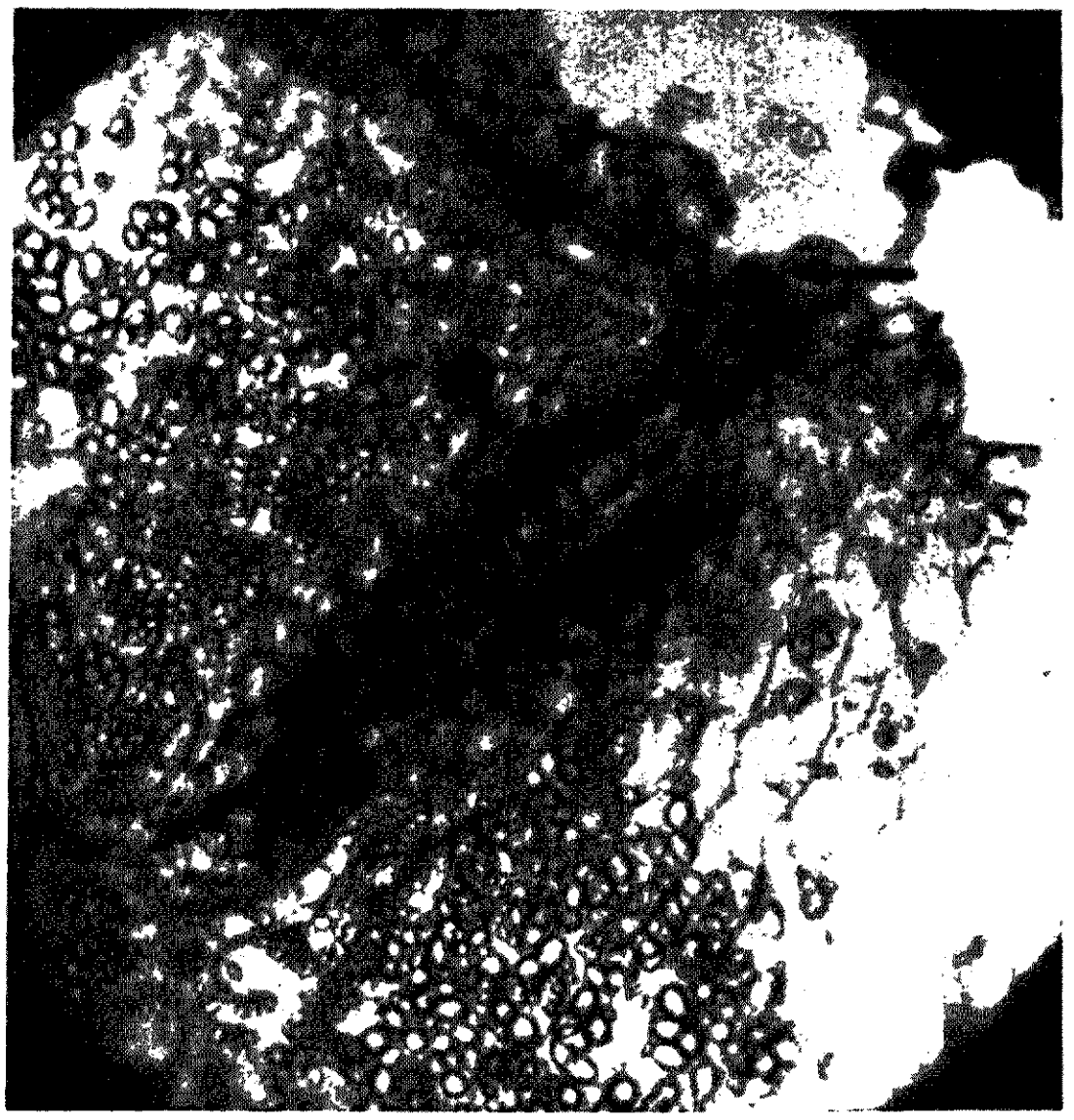
Het is daarom opvallend, dat het ons juist bij wellicht de meest gespecialiseerde Heterodera, het aardappelaaltje, gelukte om aaltjes te kweken tot volledig ontwikkelde, met honderden levenskrachtige eieren en larven gevulde cysten, bij afwezigheid van een groeiende waardplant, namelijk op „rustend" weefsel van reeds gerooide aardappelknollen. Aanleiding tot dit experiment gaf de waarneming van enkele nieuwgevormde cysten op het snijvlak en ook op de schil van de oude pootaardappel bij het rooien van uit deze knollen voortgekomen planten.



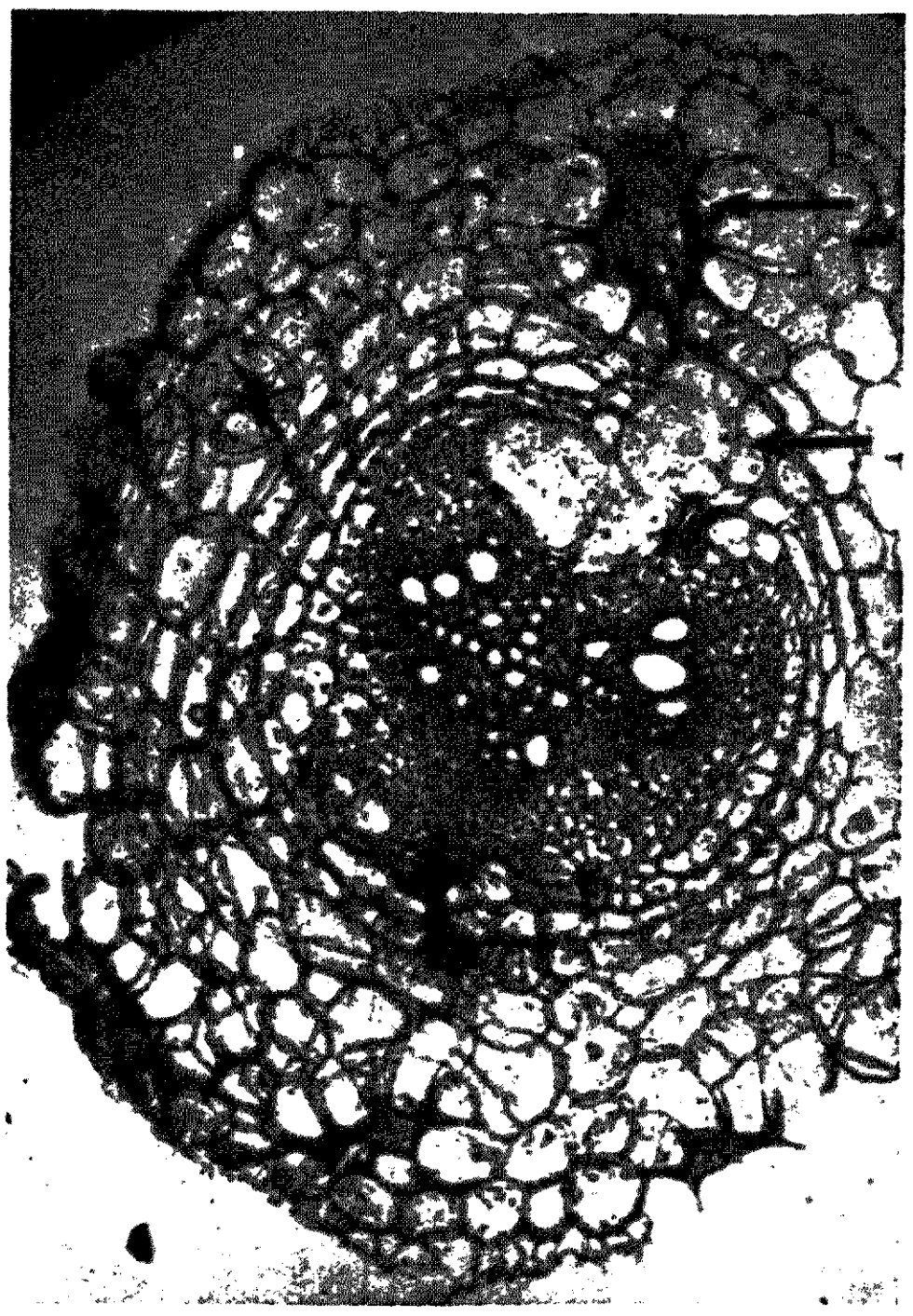
Afbeelding 5. Aardappelknol met cysten. Vergr. 3 ×.



Afbeelding 5*a*. Geschilde aardappelknol, bezet met een groot aantal witte, gele en bruingekleurde cysten van het aardappelaaltje (zie pijlen), temidden van vele zandkorreltjes. Vergr. 2 ×.



Afbeelding 6. Radiale doorsnede van een aangetaste aardappelknol: necrose-plekje met bijbehorend aaltje (zie pijl). Vergr. 50 ×.



Afbeelding 7. Dwarsdoorsnede van een aangetaste aardappelwortel. Binnengedrongen aaltje (*a*) met bijbehorende reuzencellen (*b*). Vergr. 50 ×.

Eerste proef

In Maart 1948 werden in twee potten met gesteriliseerd duinzand elk vijf geschilde en van de ogen ontdane aardappelknollen van het ras Record begraven. De potten werden enkele malen begoten met water, waarin aardappelwortels hun activerende stof hadden gezonden en waarin duizenden uit de cysten gelokte, actieve larven van het aardappelaaltje voorkwamen. Daarna werden de potten regelmatig met water begoten.

Na ± 70 dagen werden de knollen, die nog volkomen gaaf waren, opgegraven en op aantasting beoordeeld. Elk van deze knollen bleek bezet met een groot aantal witte, gele en bruingekleurde cysten, soms meer dan 50 per cm^2 knoloppervlak (zie afbeelding 5*a*). De cysten zaten ten dele geheel weggedoken in het knolvlees, terwijl rondom de groeiende aaltjes enige necrose had plaats gehad met als gevolg een groot aantal bruine vlokjes van ± 1 mm doorsnede aan de oppervlakte van de geschilde knol (zie afbeelding 6).

Tweede proef

In Mei 1948 werden in vier potten met duinzandgrond van besmet terrein aardappelplanten gekweekt. Tevens werden in elke pot vier loodrecht op de vaatbundelring gesneden plakjes van verschillende geschilde Record-knollen begraven.

Na ± 100 dagen, toen de in de potten gekweekte planten reeds dood waren, werden de plakjes opgegraven en beoordeeld. De meeste waren nog blank en gaaf en goed te beoordelen; elk van hen bleek aangetast te zijn en bevatte gemiddeld 30 bruine, normaal gevulde cysten met levenskrachtige eieren en larven. De cysten bleken willekeurig over de oppervlakte van de plakjes verspreid te zijn; een oriëntering ten opzichte van de vaatbundelring kon niet worden ontdekt.

Derde proef

In Mei 1948 werden in twee potten met besmette duinzandgrond elk 20 loodrecht op de vaatbundelring gesneden plakjes van geschilde Record-knollen begraven. Een der potten werd geregeld begoten met gewoon water; de andere met water, waarin aardappelwortels hun wortel-secreet hadden gezonden.

Na 84 dagen werden de plakjes beoordeeld. De met gewoon water begoten plakjes waren nog ten dele te beoordelen; in de andere pot waren de plakjes weggerot. Op de eerste kwamen sporadisch witte en bruine, nieuwgevormde cysten voor.

Vierde proef

In Mei 1948 werden in twee potten met besmette duinzandgrond en in twee potten met besmette kleigrond elk tien pasgevormde jonge Bevelander-knolletjes begraven. De potten werden geregeld met water begoten.

Na 84 dagen werden de knolletjes beoordeeld. Een deel van hen was uitgelopen en had wortels gevormd, zodat in elke pot activering had plaats gevonden. Op de meeste knollen, waarbij ook niet uitgelopen exemplaren, werden enkele, zich ontwikkelende cysten gevonden, soms 2–3 bij elkaar, dikwijls in scheurtjes in de schil. In veel groter aantal kwamen de cysten echter voor op eventueel uitlopende knoppen en op de wortels van eventueel gevormde planten.

Hoewel directe aantasting van rustende knollen door de schil heen dus mogelijk is, blijken de aaltjes de voorkeur te geven aan de groeiende delen van de plant.

Vijfde proef

Bij een laatste proef werd getracht de aaltjes te kweken op geschilde en daarna gekookte knollen, dus op dood weefsel. De proef moest echter afgebroken worden door te sterke schimmelvorming en rotting en gaf dus geen resultaat.

Zonder twijfel blijkt uit bovenstaande proeven het vermogen van het aaltje om zich te kunnen ontwikkelen en te kunnen vermeerderen op rustend weefsel. De sapstroom van de plant is voor de ontwikkeling van deze gespecialiseerde parasiet geen noodzakelijke voorwaarde (1e proef). Oriëntering ten opzichte van de vaatbundelring van het knolweefsel vindt bij de aantasting niet plaats (2e proef). In hoeverre rustend weefsel ook zelf de larven uit de cysten naar zich toe kan lokken, is echter nog niet zeker. Daar ook in zuiver water enkele larven uit de cysten naar buiten komen, kan de lichte aantasting bij de 3e proef geen betrouwbare aanwijzing hieromtrent geven. De aantasting van rustende knollen blijkt ook door de schil heen plaats te kunnen vinden (4e proef), hetgeen ons reeds bij vroegere waarnemingen was gebleken. Groeiende plantendelen blijken onder dezelfde omstandigheden echter de voorkeur te genieten boven rustende knollen (4e proef). In alle gevallen betreft het hier de aantasting van levend, zij het niet actief-groeiend, plantenweefsel. Hoewel hier dus tegen het biotrophe karakter van de parasiet geen enkel bewijs is geleverd, geven bovenstaande proeven aanleiding tot een voorzichtige formulering van de aard van het parasitisme.

§7. HET MECHANISME VAN DE PARASITAIRE WERKING

INLEIDING

Het parasitair zijn van het aardappelaaltje is vrijwel zeker niet in de eerste plaats het mechanisch beschadigen met als gevolg een secundaire rotting in plantenweefsels, zoals dat bij vele andere, zich vrij bewegende parasitaire aaltjes het geval is. Bij de laatste spelen de nakomelingen als regel dadelijk en in hetzelfde weefsel een rol, terwijl bij het aardappelaaltje de aantasting meer de groei is van een bepaalde hoeveelheid binnengedrongen, doch zich verder niet verplaatsende aaltjes. Het mechanisme van de parasitaire aantasting moet dus een ander zijn.

Marcinowski (139*a*) meldde in 1909 in haar critische studie over het naverwante bietenaaltje, zonder nadere argumentering, dat voedselonttrekking door de aaltjes de voornaamste oorzaak van de ziekte in het gewas moet zijn. „Die Veränderungen, die der Nematodenbefall im Habitusbild der oberirdischen Pflanzenteile hervorbringt, sind zunächst ein von der Peripherie nach innen fortschreitendes Vergilben und Abwelken, Folgen der starken Nahrungsentziehung durch die Nematoden."

Němec (156) beschreef in 1911 het ontstaan van zeer grote cellen in het parenchymweefsel van de wortel rondom de kop van het groeiende aaltje, de „Riesenzellen", en schreef hieraan de ziekteverschijnselen toe. „Der ganze Komplex der Riesenzellen sitzt im Gefäszbündel, wie ein die Leitung der Nährstoffe unterbrechender oder hemmender Pfropf, und auf diesen Umstand können, wie ich glaube, die Folgen der Nematodeninfektion zurückgeführt werden. Das Vergilben und Abwelken der Blätter wird der starken Nahrungsentziehung durch die Nematoden zugeschrieben (vgl. K. Marcinowski, 1909); wir erklären es durch eine mangelhafte Versorgung der Pflanze mit mineralischen Nährstoffen."

O'Brien & Prentice (1931 (158)) en Triffitt (1931 (202*a*)) onderzochten, onafhankelijk van elkaar, de „giant cell"-vorming bij de Heterodera-aantasting van aardappelen en sloten zich bij Němec's mening ten aanzien van de Heterodera-aantasting van bieten aan. De groepjes „reuzencellen" zouden door hun sterke opzwelling de houtvaten in de wortels van de plant afsnoeren, waardoor de opwaartse stroom van water en zouten afgesneden zou worden. „As the complex of giant cells develops, it presses upon and actually displaces the xylem. It seems to act like a wedge which breaks or seriously interrupts the conduction of nutritive materials by the xylem vessels" (158).

Behalve aan voedselonttrekking en aan de belemmering van het transport in de wortels is ook aan de secundair optredende schimmels steeds een meer of minder grote rol toegeschreven als veroorzakers van de schade (zie Hoofdstuk VIII).

DE WIJZEN, WAAROP HET AARDAPPELAALTJE HET AARDAPPELGEWAS KAN BENADELEN

1. *Belemmering van de opname door de plant van water en voedingszouten*

Dit speelt vrijwel zeker de hoofdrol bij het ontstaan van de aardappelmoeheids-symptomen. Het wortelstelsel kan binnen enkele weken reeds zodanig buiten werking zijn gesteld, dat de groei van de plant volledig staakt, ook al is uitwendig aan de wortels soms nog weinig te zien.

Door anatomisch onderzoek van aangetaste wortels, stolonen en knollen werd het aantastingsproces gevolgd. Mechanische beschadiging, zoals die bij *Ditylenchus* of *Pratylenchus* optreedt, of opzwellingen en verstoringen in het vaatweefsel, zoals die bij door *H. marioni* aangetaste wortels geconstateerd worden (47, 91), treden bij de aantasting van de aardappelplant door het aardappelaaltje niet op.

Rondom het dikwijls zeer oppervlakkig in de wortelschors binnengedrongen aaltje treedt als regel een zwakke wondkurkvorming op, die aansluit bij de meestal ook verkurkte oppervlaktelaag. Van de kop van het aaltje uit wordt in wortels, stolonen zowel als aangetaste knollen dit wondkurklaagje doorbroken en worden reuzencellen gevormd, hetgeen verder door geen enkele zichtbare afweer-reactie in het weefsel van de plant wordt belemmerd. Deze reuzencelvorming, die steeds in de schors bij de kop van het aaltje begint en die in radiale richting voortschrijdt, meestal tot diep in het zeefvaatweefsel van de centrale cylinder, moet wel veroorzaakt worden door een door het aaltje uitgescheiden agens, dat in radiale richting van de ene cel naar de andere vervoerd wordt, hetgeen vroeger reeds door Němec (156) is gesuggereerd (afbeelding 7). Elk aaltje veroorzaakt zo een groepje van 3–15 grote cellen, die gezamenlijk in de lengte- zowel als in de dwarsdoorsnede $\pm$ 1 mm kunnen beslaan. De cellen zijn dikwijls abnormaal groot en bevatten een korrelige inhoud. Misvorming en verwringing van aangrenzende parenchym-cellen treedt daarbij niet op, waaruit reeds blijkt dat de vorming van reuzencellen meer het gevolg is van het achterwege blijven van normaal plaatsvindende celdelingen en/of het versmelten van bestaande cellen dan van het abnormaal opzwellen van een enkele cel. Het achterwege blijven van normaliter plaatsvindende delingen blijkt uit het optreden van radiale wanden in aangrenzende cellen en het ontbreken ervan in de reuzencellen zelf.

De in rustend knolweefsel (zie blz. 41) gevormde reuzencellen moeten echter in hoofdzaak een gevolg zijn van het oplossen van bestaande celwanden. Bij deze aantasting zijn de reuzencellen omgeven door een zetmeelvrije zône met dikwijls vele vergomde of althans verbruinde necrotische cellen, die tot $\pm$ 1 mm diep als een bruin putje in de knol zijn te zien (afbeelding 6). Ook in wortels en stolonen vergommen en verbruinen soms enkele cellen nabij de reuzencellen, terwijl in oudere wortels de inhoud van de reuzencellen dikwijls geheel is verdwenen en vervangen door secundaire schimmels en andere micro-organismen.

In tegenstelling tot de beschrijvingen van O'Brien & Prentice en Triffitt geeft afbeelding 7 in het geheel geen verstoring of verstopping van het houtvaatweefsel in de aardappelwortels te zien. De oude opvatting, dat de reuzencellen rondom de kop van het aaltje druk uitoefenen op het houtvaten-systeem en daardoor het transport omhoog van water en voedingszouten afsnoeren, is vrijwel zeker niet juist. Wel wordt door elk aaltje een sector uit het zeefvaten-systeem, dat het transport naar beneden van gevormde assimilatie-producten verzorgt, vernield en vervangen door reuzencellen. Een groot aantal aaltjes per wortel zullen dus gezamenlijk zeker vele malen deze zeefvaatbanen op de gehele omtrek van de wortel onderbreken, waardoor de toevoer van geassi-

mileerde voedingsstoffen naar de worteltoppen afgesneden wordt. In de eerste plaats gaan dus de worteltoppen te gronde door gebrek aan assimilatie-producten, terwijl als gevolg daarvan de opname en het transport omhoog van water en voedingszouten ophoudt, waardoor de gehele plant kan verhongeren en verdrogen, zelfs in goed bemeste en goed vochthoudende grond.

2. *Door onttrekking van voedingsstoffen aan de groeiende plant*

Het feit, dat de aaltjes leven en groeien in de plant, zegt reeds, dat aan de plant voedingsstoffen onttrokken moeten worden. Quantitatief blijkt deze onttrekking niet onbelangrijk te zijn.

In § 5 is aangetoond, dat bij het optreden van aardappelmoeheid één aangetaste aardappelplant gemiddeld een 50.000 cysten produceert. Daar komen nog bij de ♂ aaltjes en eventueel vroegtijdig afgestorven individuen, zodat het aantal parasiterende aaltjes gemiddeld wel op het dubbele gesteld mag worden. Gedurende de twee à drie maanden, dat de vorming en de groei van deze aaltjes plaats vinden, moet zeker een hoeveelheid energie zijn verbruikt, die het dubbele bedraagt van de in het lichaam van de volgroeide aaltjes opgeslagen reserve-stoffen. Bij de ontwikkeling van een rustend individu, b.v. in het ei-stadium, is in het algemeen de efficiency van de voedselopname 50–60 %; bij de ontwikkeling van actief-levende dieren kan dit wel dalen tot 10–20 % (22). Hoewel geen op aaltjes betrekking hebbende gegevens beschikbaar zijn, mag op grond van het bovenstaande aangenomen worden, dat bij het aardappelaaltje, dat zowel actief bewegende en actief levende perioden met vervellingen kent als een periode waarin het zich niet meer verplaatst, twee à drie maal zoveel voedingsstoffen opgenomen worden als later in de volgroeide aaltjes als reserve-stoffen opgeslagen zijn.

De per plant in de cysten opgeslagen hoeveelheid eiwit werd door micro-Kjeldahlbepalingen benaderd; de hoeveelheid vet door koude extractie met aether. De resultaten zijn samengevat in tabel 6. Bij de onvolgroeide cysten werden de duplo-bepalingen afzonderlijk na elkaar verricht. Deze cysten werden verzameld van de wortels van gelijkwaardige, doch niet dezelfde planten, hetgeen de verschillen tussen de betreffende duplobepalingen kan verklaren.

TABEL 6

A. *Gewicht- en eiwitbepaling aan porties van 1000 cysten van het aardappelaaltje*

		Gewicht van de droge stof	Eiwit	
Per 1000 één jaar oude cysten	*a)*	26,15 mg	15,40 mg = 58,9 %	gemiddeld 15,36 mg = 59,0 %
	b)	25,91 mg	15,31 mg = 59,1 %	
Per 1000 nog onvolgroeide, geelgekleurde cysten	*a)*	29,40 mg	12,49 mg = 42,5 %	gemiddeld 12,54 mg = 41,3 %
	b)	31,35 mg	12,58 mg = 40,1 %	

B. *Gewicht- en vetbepaling aan porties van 5000 cysten van het aardappelaaltje*

		Gewicht van de droge stof	Vet	
Per 5000 nog onvolgroeide, geelgekleurde cysten (dezelfde van tabel 6A)	*a)*	160,00 mg	45,10 mg = 28,2 %	gemiddeld 44,72 mg = 29,3 %
	b)	145,53 mg	44,34 mg = 30,47 %	

Wanneer men de hoeveelheid van 50.000 cysten per plant verdubbelt om de ♂ aaltjes en vroegtijdig afgestorven individuen in de berekening te betrekken, dan blijkt de hoeveelheid in de aaltjes opgeslagen eiwitachtige stoffen per plant ongeveer 50 × 2 ×

15,36 = 1536 mg bij de oude cysten en 50 × 2 × 12,54 = 1254 mg bij de nog onvolgroeide cysten te bedragen, waarin dus ongeveer 1536:6¼ = 246 resp. 1254:6¼ = 201 mg zuivere stikstof. Per ha is dan dus ± 40.000 × 246 mg = 9,84 kg resp. 40.000 × 201 mg = 8,04 kg zuivere stikstof in de aaltjes-populatie opgehoopt. De hoeveelheid door de aaltjes aan de plant onttrokken stikstof moet stellig groter zijn in verband met het verbruik gedurende hun actieve periode. Uit tabel 6B blijkt, dat de gebruikte onvolgroeide cysten, naast 41,3 % eiwit, 29,3 % vet bevatten, zodat de droge stof van deze jonge cysten voor meer dan 70 % uit eiwit en vet heeft bestaan.

Wanneer men bedenkt, dat voor de groeiende aardappelplant, het mechanisme dat deze stoffen moet produceren en leveren (loof + wortels), opgegeven wordt, dat daarin 18–60 of hoogstens 100 kg N opgeslagen is (27, 56), dan blijkt daaruit, dat het aaltje de aardappelplant op zeer effectieve wijze „melkt". De hoeveelheid onttrokken eiwit alleen blijkt zonder meer voldoende groot om het verdwijnen van enkele tonnen knollen per ha te verklaren.

3. *Door mechanische beschadiging van het plantenweefsel*

De binnendringende larven kunnen slechts weinig directe schade veroorzaken. Ze zijn zeer klein, verplaatsen zich in de wortel weinig en tasten tenslotte slechts de wortelschors aan, die voor de plant niet van vitaal belang is. Anatomisch kan de door de larven veroorzaakte schade nauwelijks aangetoond worden. In hoeverre het doorbreken van de grenslaag tussen schors en centrale cylinder, de endodermis, nadelig kan zijn, staat echter niet vast.

Meer schade dan door het binnendringen der larven zal ontstaan door het naar buiten barsten van de opgezwollen ♂ en ♀ aaltjes. Zwaar aangetaste wortels vertonen daardoor een zeer groot aantal lengtescheurtjes van meer dan 1 mm lengte, waarin de aaltjes bevestigd of waaruit de aaltjes ontsnapt zijn. Ook deze vrij opvallende beschadiging behoeft echter niet van grote betekenis te zijn, aangezien het weer alleen de schors van de plant betreft. Belangrijker, althans meer opvallend, is de mede hierdoor ingeleide secundaire aantasting door andere micro-organismen.

4. *Door het banen van de weg voor secundaire parasieten, vooral schimmels*

Aardappelmoeheid gaat dikwijls gepaard met sterke secundaire aantastingen van de wortels door schimmels, zoals *Corticium solani* (150, 202*b*), *Colletotrichum tabificum* (144, 150, 202*b*),*Colletotrichum atramentarium* (38, 202*b*), *Rhizoctonia solani* (38, 99). De aandacht van elke nieuwe onderzoeker is daardoor in het begin op deze schimmels gericht geweest.

De schimmels dringen blijkbaar binnen door de barsten en scheuren, die de groeiende en naar buiten brekende aaltjes in de wortelschors hebben veroorzaakt. Ook de reuzencellen gaan in de oudere wortels te gronde en vormen holten, die snel opgevuld worden met schimmelweefsel. Bij oudere wortels met sterke secundaire schimmelaantasting stroopt de schors daardoor gemakkelijk van de centrale cylinder af.

De aantasting door schimmels is hier in geen geval een primaire ziekteoorzaak, aangezien ook zonder deze aardappelmoeheid optreedt. In hoeverre deze schimmels de groei van het gewas nog kunnen beïnvloeden is moeilijk te zeggen; vermoedelijk zullen ze het beeld van de ziekte kunnen verergeren.

5. *Door het afscheiden van toxinen, die de plant kunnen schaden*

Percival (161) veronderstelde in 1895, dat de opvallende ziekteverschijnselen in de bovenaardse delen van hop bij aantasting door *Heterodera humuli* een gevolg zouden zijn van toxinen, die de aaltjes in de wortels zouden uitscheiden en die daarna door de plant vervoerd zouden worden („...the peculiar changes observed in the leaves are no doubt

to be attributed to the secretions of the worms being carried there in the ascending current of sap").

Indien dergelijke toxinen behalve in de plant ook in de grond terecht zouden komen en stabiel zouden zijn, dan zou deze bodemvergiftiging naast de aaltjes een eigen rol kunnen spelen en een verklaring kunnen zijn van het wel eens beweerde complexe karakter van de aardappelmoeheid. Het voorkomen van toxinen is echter nooit bewezen en de veronderstelling is zeker niet nodig om de ziekte te verklaren. De enige aanwijzing voor het ontstaan van toxinen in de plant zou misschien kunnen zijn het dadelijk ophouden van de groei van zwaar aangetaste aardappelplanten, lang voordat de reserve-stof van de moederknol uitgeput is.

CONCLUSIES

In overeenstemming met Němec, O'Brien & Prentice en Triffitt wordt aangetoond, dat de vorming van reuzencellen vrijwel zeker de voornaamste oorzaak van de slechte ontwikkeling van een aangetast aardappelgewas is, ook al zal de rol, die de reuzencellen spelen, anders geïnterpreteerd moeten worden dan tot nu toe geschiedde. In eerste instantie wordt namelijk het zeefvaatweefsel vernietigd, waarna de worteltoppen verhongeren en buiten werking gesteld worden. Het houtvaatweefsel ondervindt vrijwel geen directe storing.

Ook het toentertijd verworpen idee van Marcinowski, dat voedselonttrekking bij de Heterodera-aantasting de oorzaak van de ziekteverschijnselen zou zijn, moet volgens onze exacte berekening een niet te verwaarlozen rol spelen. De aaltjes-populatie heeft aan het eind van het seizoen aan het aardappelgewas per ha een hoeveelheid eiwit onttrokken, die overeenkomt met het eiwit in enkele duizenden kilogrammen aardappelknollen.

In hoeverre de mechanische beschadiging van de wortelschors en de secundaire aantasting door schimmels de schade vergroten, is niet met zekerheid te zeggen. Het deplorabele uiterlijk van het oudere wortelstelsel van zwaar zieke planten is in elk geval een gevolg hiervan.

De stelling, dat de binnengedrongen aaltjes voor de plant schadelijke stoffen zouden afscheiden is niet bewezen en is niet nodig voor de verklaring van de ziekteverschijnselen.

§ 8. DE EIGEN VOORTBEWEGING VAN DE LARVEN

INLEIDING

De larve van het bietenaaltje zou zich volgens veldwaarnemingen van Kühn 18 m kunnen verplaatsen (130). Hierbij is echter de mogelijkheid van een passieve verspreiding van cysten met stromend water of met de wind niet uitgesloten geweest. Volgens proeven van Fuchs (88) zouden vrije larven zich in twee weken 3,20 m hebben verplaatst. Müller & Molz (155) vonden echter hoogstens 0,56 m, terwijl Baunacke (25) weer meer dan 2,40 m verplaatsing vond.

Gezien de tegenstrijdigheid van bovengenoemde gegevens en het ontbreken van gegevens, die rechtstreeks betrekking hebben op het aardappelaaltje, werden enkele waarnemingen en proeven hieromtrent verricht.

WAARNEMINGEN EN PROEVEN

In 1946 werden op twee onbesmette terreinen elk twee plekjes van 1 m^2 zwaar besmet met elders verzamelde cysten van het aardappelaaltje, waarna aardappelen verbouwd werden op het hele terrein. Op de wortels van de vier aardappelplanten op elk plekje van 1 m^2 kwamen in alle gevallen zeer veel nieuwe cysten voor; op de aangrenzende

planten, die binnen 50 cm afstand van de besmette grond gepoot waren, kwamen enkele cysten voor, terwijl op grotere afstand geen cysten meer werden gevonden.

In het voorjaar van 1947 werd van vier besmette duinzand-percelen de bouwvoor verwisseld met de onbesmette ondergrond van 40–60 cm diepte. Desondanks werd het in deze aaltjesvrije bovenlaag verbouwde aardappelgewas zwaar aangetast en ziek. Het gemiddelde aantal cysten in deze 20 cm dikke bovenlaag steeg resp. van 0 tot 27, van 0 tot 10, van 0 tot 20 en van 0 tot 6 per 20 cc grond, waaruit blijkt dat per plant minstens resp. 67.500, 25.000, 50.000 en 15.000 ♀ larven zich gemiddeld enkele tientallen centimeters omhoog hebben kunnen verplaatsen. Het is niet helemaal uitgesloten, dat het grondwater hierbij een rol heeft gespeeld.

In het voorjaar van 1948 werden zeven dichte goten gemaakt, 150 cm lang, 10 cm breed en 20 cm diep. De goten werden gevuld met aaltjesvrije grond, terwijl op een uiteinde van elke goot 1000 cc zwaar besmette grond werd gebracht. Vermenging met de aaltjesvrije grond werd hierbij en ook tijdens de proef zorgvuldig vermeden, terwijl ook het meespoelen van de aaltjes bij het begieten werd voorkomen.
In de aaltjesvrije gedeelten werden enkele aardappelen gepoot, die met hun soms 1,20 m lange wortels vaak de gehele lengte van de goot doorgroeiden.
Na drie maanden werden de goten omgekeerd en geleegd, waarbij de met wortels doorregen blokken grond goed overeind bleven staan. Bepaald werd, op welke afstand van het besmettingsmateriaal nog cysten op de wortels te zien waren. De grootste afstanden, die steeds betrekking hadden op slechts een enkele cyste, waren resp. 12, 25, 25, 16, 24 en 17 cm, terwijl één van de goten niet te beoordelen was wegens het ontbreken van wortels. Bij de meeste goten kwam een zeer groot aantal cysten voor op wortels in en nabij de besmette grond; dit aantal nam zeer snel af met de afstand, zodat op 10 cm afstand in alle gevallen de cysten reeds sporadisch optraden.

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

De waarnemingen tonen aan, dat de eigen verplaatsing van de aaltjes in een aardappelgewas zeer gering is. Toch blijken de aaltjes bij het begraven van de bouwvoor een afstand van enkele tientallen centimeters omhoog af te kunnen leggen, misschien met behulp van stijgend grondwater. Bij de proef met de goten konden de vrije larven zich blijkbaar gemakkelijk tot 10 cm, echter hoogstens tot 25 cm verplaatsen temidden van de wortels van de groeiende planten.

Ook op een andere, meer deductieve wijze kan men tot de geringe verplaatsbaarheid van de larven besluiten. Zij komt namelijk zeer goed overeen met de scherpe contouren en met de geringe afmetingen van op natuurlijke wijze ontstane aardappelmoeheidsplekken in het gewas. De afstand tussen twee aardappelplanten kan voldoende zijn om de scherpe grenzen van vele moeheidsplekken te verklaren, indien deze afstand de actieradius van de vrije larven overtreft. De geringe afmeting van deze plekken (één tot enkele meters) en de vloeiende, dikwijls ronde vorm, die wel een aantal jaren behouden kan blijven, indien de passieve verspreiding van de aaltjes geen al te grote rol speelt, stroken bovendien beter met een eigen verplaatsing van enkele decimeters dan van enkele meters per jaar.

Opgemerkt zij, dat het vinden van een enkele nieuwgevormde cyste op 25 cm afstand van het besmettingsmateriaal wijst op een gemiddelde verplaatsing van de larven van slechts enkele centimeters temidden van het groeiende gewas. Wanneer aangenomen mag worden, dat de uiteindelijke verplaatsing de resultante is van een ongerichte, zoekende beweging van de larven temidden van het aan alle zijden lokkende gewas, dan is de gemiddelde afstand, die de larven uiteindelijk van hun uitgangspunt verwijderd zijn, ongeveer de wortel uit het werkelijk afgelegde aantal centimeters, in overeenstemming met de verplaatsingswetten in de physica voor andere ongerichte bewegingen.

De actieve uitbreiding van aardappelmoeheidsplekken met enkele decimeters per jaar zou men hierbij kunnen verklaren door niet een zoekende, doch een gerichte beweging vanaf de dichtbevolkte aaltjesplek aan te nemen.

Het eigen resultaat komt vrij goed overeen met de gegevens van Müller & Molz betreffende het bietenaaltje en met de gegevens van Marcinowski betreffende andere aaltjessoorten (139*a*). Het stemt niet overeen met de conclusies van Baunacke en vooral van Fuchs, die de larven van het bietenaaltje zich in enkele dagen meters laten verplaatsen en in één seizoen (enkele generaties) zelfs tientallen meters. De opzet van hun proeven, hoewel in principe niet fout, is ondanks alle voorzorgen gevaarlijk geweest voor het trekken van deze positieve conclusies. Afgezien daarvan zijn hun resultaten in strijd met het voorkomen van scherpbegrensde, kleine plekken, ook bij bietenmoeheid, en met de voor alle Heterodera-larven zo karakteristieke traagheid in bewegingen, die het onwaarschijnlijk maakt, dat zij bij een ongerichte, onzekere beweging per dag enkele honderden tot duizend malen hun eigen lichaamslengte door de grond heen kunnen afleggen.

De conclusie uit onze proeven, waarnemingen en beschouwingen is dus, dat de larven van het aardappelaaltje als regel slechts op enkele centimeters afstand van de oude cyste in de wortels van hun waardplant zullen binnendringen, doch dat ze zich bij een gerichte beweging desnoods enkele decimeters kunnen verplaatsen.

HOOFDSTUK V

DE WAARDPLANTEN VAN HET AARDAPPELAALTJE

INLEIDING

De opvallende gebondenheid van de cysten-vormende Heterodera's aan een beperkte groep plantensoorten wordt door het aardappelaaltje duidelijk gedemonstreerd.

Met zekerheid vatbaar zijn: aardappel (*Solanum tuberosum*), tomaat (*Solanum esculentum*) en de wilde, knolvormende *Solanum*-species, die voor kruisingsdoeleinden in Zuid-Amerika zijn verzameld. Bovengenoemde waardplanten worden in met aardappelaaltjes besmette grond gemakkelijk en zwaar aangetast.

Daarnaast worden, verspreid in de literatuur, nog enkele planten genoemd, waarop een of enkele cysten van het aardappelaaltje geconstateerd zouden zijn, namelijk *Solanum dulcamara* (85, 139, 150), *Chenopodium album* (150), *Beta vulgaris* (213), *Agropyrum repens* (143), *Rumex crispus* (38), *Solanum nigrum* (25), *Solanum sarachoides* (24), *Hyoscyamus niger* en *Atropa belladonna* (85).

Op grond van latere ervaringen moet het waarschijnlijk geacht worden, dat men bij *Chenopodium album*, *Beta vulgaris*, *Rumex crispus* en *Agropyrum repens* met een andere cysten-vormende Heterodera te doen heeft gehad.

Het voorkomen van een enkele cyste van het aardappelaaltje op de wilde, niet-knolvormende Solanaceeën is bij voorbaat zeer aannemelijk, gezien de verwantschap met de reeds bekende, duidelijk vatbare waardplanten. Kemner en Tullgren (127) konden echter in Zweden ondanks veel onderzoek behalve op aardappel en tomaat geen aantasting verwekken op andere planten, waaronder *Solanum nigrum*. Triffitt (200) verkreeg in Engeland negatieve resultaten bij *Solanum crispum*, *Solanum capsicastrum*, *Atropa belladonna*, *Salpiglossis grandiflora*, *Physalis alkekengi*, *Hyoscyamus niger*, *Nicotiana tabacum virginica*, *Petunia hybrida alba*, *Browallia elata nana* en *Solanum melongena*. Ook Reinmuth (167) vond bij zijn potproeven in Duitsland alleen een aantasting bij aardappel en tomaat, terwijl *Solanum nigrum*, *Datura stramonium*, *Atropa belladonna*, *Hyoscyamus niger*, *Nicotiana rustica*, *Nicotiana tabacum*, *Nicandra physaloides* en *Scopolia carniolaca* onaangetast bleven. Goffart (95) verkreeg hetzelfde negatieve resultaat bij *Nicotiana silvestris*, *Petunia hybrida* en andere wilde Solanaceeën, terwijl al zijn aardappelzaailingen en kruisingen met Zuidamerikaanse Solanums en ook de tomaat vlot aangetast werden. Franklin (85) vond in Engeland cysten van het aardappelaaltje op *Solanum dulcamara* en onvolgroeide aaltjes in de wortels van *Atropa belladonna*. Mai & Lownsberry (139) testten in Amerika 172 plantensoorten, waaronder vele Solanaceeën en konden behalve op aardappel en tomaat slechts op *Solanum dulcamara* cysten constateren.

Eenstemmigheid en zekerheid over het wel of niet vatbaar zijn van de wilde, niet-knolvormende Solanaceeën verschaft de literatuur dus niet. Zeker is, dat van een duidelijke aantasting, zoals bij de aardappel en de tomaat, geen sprake is.

VATBAARHEIDSPROEVEN IN 1946

Van de in de inleiding genoemde planten, waarop volgens de literatuur wel eens een cyste van het aardappelaaltje geconstateerd zou zijn, werden in 1946 enkele zaden uitgezaaid in zaaipannen met besmette grond. Als contrôle-planten werden, eveneens in

besmette grond, tomaten en een aantal wilde knolvormende Solanum-soorten gezaaid en aardappelen gepoot.

De proefplanten waren: *Rumex acetosella* (schapezuring), *Rumex acetosa* (veldzuring), *Beta vulgaris* (biet), *Chenopodium album* (luismelde), *Agropyrum repens* (kweek), *Solanum nigrum* (zwarte nachtschade), *Datura stramonium* (doornappel), *Hyoscyamus niger* (bilzenkruid) en *Solanum dulcamara* (bitterzoet).

Een maand na het zaaien werden alle zaaipannen enige malen begoten met water, waarin groeiende aardappelplanten hun lokkende wortel-secreet hadden gezonden. In alle gevallen werden de aaltjes dus tot grote activiteit aangezet.

Gedurende de zomer werd de wortelmat van de potvorm uit alle zaaipannen enige malen gecontroleerd op het voorkomen van cysten en daarna weer teruggeplaatst in de pan. Bij de wilde planten werd bij geen der waarnemingen een cyste ontdekt, terwijl ze bij aardappel, de knolvormende Solanums en tomaat na ongeveer twee maanden bij elke contrôle in groten getale voorkwamen. Bij *Chenopodium album*, *Solanum nigrum* en *Solanum dulcamara* hadden de gegevens echter weinig positieve waarde door de slechte ontwikkeling en het vroege afsterven van de plantjes.

Ongeveer vier maanden na de uitzaai waren *Rumex acetosella*, *Rumex acetosa*, *Agropyrum repens*, *Beta vulgaris*, *Datura stramonium* en *Hyoscyamus niger* nog als groene, levende plantjes aanwezig, zij het klein gebleven door de ondiepe zaaipan. Van elk hunner werd een aantal wortelstelsels gekleurd en microscopisch onderzocht op eventueel binnengedrongen, maar niet tot ontwikkeling gekomen larven. Cysten werden hierbij bij geen van deze plantensoorten ontdekt, terwijl slechts in de wortels van *Hyoscyamus niger* enkele binnengedrongen jonge larven werden gevonden. Van de 30 plantjes werden namelijk bij 4 exemplaren twee en bij 1 exemplaar één larve ontdekt.

VATBAARHEIDSPROEVEN IN 1947

In 1947 werden in potjes met zwaar besmette grond vergeleken:

8 plantjes zwarte nachtschade (*Solanum nigrum*)
8 plantjes bitterzoet (*Solanum dulcamara*)
8 plantjes doornappel (*Datura stramonium*)
5 plantjes bilzenkruid (*Hyoscyamus niger*)
8 plantjes tomaat (*Solanum esculentum*)

In de loop van de zomer werd de wortelmat op de omgekeerde potvorm van elk der planten verschillende keren gecontroleerd. Bij tomaat bleken alle wortelstelsels zwaar aangetast en bezet met cysten; bij geen der andere planten kon ook maar één enkele cyste ontdekt worden.

VATBAARHEIDSPROEVEN IN 1948
MET EEN AANTAL UIT AMERIKA AFKOMSTIGE NIET-KNOLVORMENDE SOLANACEEËN

In 1948 werd veel aandacht geschonken aan uit Amerika afkomstige Solanaceeën, die in ons land als adventief-plant reeds vaste voet hebben verkregen en die bij verdere verspreiding zeer gevaarlijke onkruiden zouden worden, indien het aardappelaaltje zich op hen zou kunnen vermeerderen of in stand zou kunnen houden. *Solanum sarachoides* Sendtner is reeds een zodanig vatbaar onkruid in Engeland.

Volgens Heukels schoolflora (108) komen in Nederland de volgende tien Amerikaanse niet-knolvormende Solanaceeën als wilde planten voor, voornamelijk rondom Wormerveer en andere import-centra van oliehoudende zaden:

Solanum sarachoides Sendtn., *S. adventitium* Polgar, *S. pygmaeum* Cav., *S. nitidibaccatum* Bitter, *S. gracile* Otto, *S. luteum* Mill., *S. triflorum* Nutt., *S. citrullifolium* A.Br., *S. sisymbriifolium* Lam., *S. rostratum* Dunal.

Van slechts vier van deze bovengenoemde soorten kon, met medewerking van de

Botanische Tuin te Kopenhagen, tijdig zaad worden verkregen, namelijk van: *S. nitidibaccatum*, *S. gracile*, *S. luteum*, *S. rostratum*. De soortechtheid werd door determinatie van planten bevestigd.

Deze soorten werden in Maart 1948 in zaaipannen met besmette grond van aardappelmoe terrein uitgezaaid, terwijl later van elke soort nog vijf plantjes verspeend werden in afzonderlijke potjes met zwaar besmette grond.

Vijftig dagen later werden de wortels van enkele plantjes van elke soort uit de zaaipannen verzameld, gekleurd en microscopisch op aaltjes onderzocht. Bij *S. rostratum* werd daarbij een aantasting door het aardappelaaltje geconstateerd. Per plantje kwamen enkele geslachtsrijpe ♀♀ voor. Bij de andere drie soorten werden bij deze contrôle geen aaltjes ontdekt.

De vijf in afzonderlijke potjes geplaatste plantjes van elke soort werden gedurende de zomer geobserveerd op het voorkomen van cysten op de wortels. Achtereenvolgens werden geconstateerd:

bij *S. nitidibaccatum* . . . . . 0, 0, 1, 0 en 1 cyste,
bij *S. gracile* . . . . . 0, 2?, 0, 0 en 0 cysten,
bij *S. luteum* . . . . . 0, 16, 1, 1 en 5 cysten,
bij *S. rostratum* . . . . . 0, 1, ?, ? en ? cysten.

De slechte ontwikkeling van *S. rostratum* maakte de beoordeling van enkele planten moeilijk, de andere Solanums waren alle behoorlijk ontwikkeld. Bij *S. nitidibaccatum*, *S. luteum* en *S. rostratum* werd bij deze contrôle met volkomen zekerheid één of meer cysten aan de wortels geconstateerd, bij *S. gracile* waarschijnlijk.

In Mei 1948 werden van deze nieuwgevonden waardplanten opnieuw in vijf potjes met besmette grond elk enkele zaden gezaaid. De plantjes ontwikkelden zich zeer slecht, zodat de beoordeling zeer moeilijk was. Slechts op één plant van *S. nitidibaccatum* en op twee planten van *S. luteum* werd met zekerheid een enkele cyste gevonden.

In het najaar van 1948 werden van een groot aantal soorten nogmaals enkele zaden gezaaid in potjes met besmette grond. Alleen van *S. luteum*, *Atropa belladonna* en *Nicotiana tabacum* waren in het voorjaar van 1949 een aantal planten te beoordelen. Op tien van de tien planten *S. luteum* werden cysten geconstateerd, terwijl op de tien goed ontwikkelde planten *Atropa belladonna* en op de vijf goed ontwikkelde planten *Nicotiana tabacum* geen aantasting werd geconstateerd.

VATBAARHEIDSPROEVEN IN 1949

In het voorjaar van 1949 werden, telkens in vier potjes met zwaar besmette grond, enkele zaden gezaaid van tien verschillende wilde Solanaceeën, met als contrôle-plant de tomaat.

Alle planten ontwikkelden zich goed, zodat de wortelmat goed te beoordelen was.

Bij een eerste contrôle, drie maanden na het zaaien, werden cysten geconstateerd bij *Solanum dulcamara* en *Solanum luteum*.

Zes maanden na het zaaien werden de planten, die ten dele reeds afstierven, aan een minutieuze contrôle onderworpen, die ± 2 uur per pot in beslag nam.

Hier volgen de geteste planten en de aantallen cysten, die aan de wortelstelsels in de afzonderlijke potjes geconstateerd werden.

1. *Solanum nigrum*	0,	0,	0	en	0	cysten
2. *Atropa belladonna*	0,	0,	0	en	0	cysten
3. *Datura stramonium*	0,	0,	0	en	0	cysten
4. *Solanum dulcamara*	2,	> 10,	> 10	en	> 10	cysten
5. *Hyoscyamus niger*	0,	2,	2	en	0	cysten
6. *Solanum nitidibaccatum*	> 10,	> 10,	> 10	en	> 10	cysten

7. *Solanum gracile*	0,	0,	0	en	0	cysten
8. *Solanum luteum*	> 10,	> 10,	> 10	en	> 10	cysten
9. *Solanum rostratum*	2,	4,	1	en	1	cysten
10. *Solanum triflorum*	0,	1,	2	en	0	cysten
11. *Solanum esculentum*	> 10,	> 10,	> 10	en	> 10	cysten

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

Aardappel en tomaat en ook de Amerikaanse knolvormende Solanums worden gemakkelijk en zwaar aangetast door het aardappelaaltje en zijn dus zonder meer vatbaar.

Van de in Europa inheemse, niet-knolvormende Solanaceeën konden, zij het met moeite, op *Solanum dulcamara* (bitterzoet) en *Hyoscyamus niger* (bilzenkruid) enkele cysten gekweekt worden.

Van de uit Amerika afkomstige, niet-knolvormende Solanaceeën, waarvan er in ons land een tiental als adventief-plant plaatselijk voorkomen, bleken de vijf soorten, die getest werden, volgroeide cysten met levenskrachtige larven voort te kunnen brengen, hoewel ook hier het aantal gevonden cysten en de ontwikkelingssnelheid van de aaltjes veel kleiner was dan bij aardappel en tomaat. De vijf bovengenoemde Solanaceeën, *S. nitidibaccatum*, *S. gracile*, *S. luteum*, *S. rostratum* en *S. triflorum* zijn dus nieuwgevonden waardplanten van het aardappelaaltje. Alleen ten aanzien van *S. gracile* bestaat nog enige onzekerheid.

Tot deze categorie behoort ook de niet door ons geteste, doch in Engeland vatbaar bevonden *S. sarachoides* (24).

Bij geen der proeven konden tot nu toe cysten worden ontdekt op *Solanum nigrum*, *Datura stramonium* en *Atropa belladonna*, evenmin als op de economisch belangrijke *Nicotiana tabacum*, hoewel het niet zeker is, gezien de bovengenoemde resultaten, dat ook bij deze planten niet zeer sporadisch een enkele cyste tot ontwikkeling zou kunnen komen.

Er zijn thans dus verschillende wilde Solanaceeën bekend, waarop een aantasting geconstateerd is. Geen van hen is echter als waardplant in Nederland van enige betekenis, gezien de zeer geringe vermeerderingsmogelijkheid die zij het aaltje bieden en gezien het feit, dat geen van de vatbare soorten als akkeronkruid een rol speelt. Wel blijft het geboden om de ingevoerde Amerikaanse Solanums nauwkeurig gade te slaan, opdat geen hunner zich als onkruid over ons land zal verspreiden.

HOOFDSTUK VI

BESCHOUWINGEN OVER PLAATS EN WIJZE VAN ONTSTAAN VAN HET AARDAPPELAALTJE

INLEIDING

Aanwijzingen over plaats en wijze van ontstaan van het aardappelaaltje worden nergens vermeld.

De verzamelde gegevens over het voorkomen, de verspreiding en de biologie van het aaltje geven aanleiding tot de hierna volgende overwegingen.

RANGSCHIKKING EN COMBINATIE VAN DE VERZAMELDE GEGEVENS

In alle landen en in alle gebieden, waar aardappelmoeheid optrad, bleek het aardappelaaltje zich te gedragen als een nieuwe parasiet, die zijn aanwezigheid duidelijk manifesteerde in het aardappelgewas en die zich voortdurend verspreidde naar nog onbesmette gebieden.

De morfologie en de biologie van het aaltje en de ziekteverschijnselen vertonen in al deze landen en in al deze gebieden zoveel overeenstemming, dat aangenomen moet worden, dat wij in al deze gebieden met dezelfde parasiet te doen hebben.

Het achtereenvolgens constateren van de aardappelmoeheid in verschillende landen (1913, Duitsland en Schotland; 1917, Engeland; 1922, Ierland en Zweden; 1928, Denemarken; 1941, Nederland en de Verenigde Staten van Amerika; 1946, Finland; 1948, Frankrijk; 1949, België) versterkt nog de idee, dat het aardappelaaltje op zeker ogenblik zijn intrede ergens in de intensieve aardappel-cultuur van West-Europa gedaan moet hebben en zich daarna vrij snel moet hebben verspreid. Dat het aaltje vóór zijn ontdekking steeds al enkele jaren aanwezig moet zijn geweest voordat ziekteverschijnselen optreden, verandert hieraan weinig.

De te volgen verbreiding van de aardappelmoeheid van het ene bedrijf naar het andere, van de ene streek naar de andere en van het ene land naar het andere sluit twee wel eens geopperde mogelijkheden van ontstaan van het aaltje vrijwel uit, namelijk:

a) de mogelijkheid, dat het aardappelaaltje reeds van oudsher op algemeen verspreide inheemse wilde planten aanwezig zou zijn geweest, voordat het de kans kreeg om op het aardappelgewas over te gaan. De onvatbaarheid van vrijwel alle wilde Europese Solanaceeën sluit hierbij aan.

b) de mogelijkheid, dat het aardappelaaltje ontstaan zou zijn uit andere, algemeen voorkomende Heterodera's, doordat deze zich aangepast zouden hebben aan het dikwijls terugkerende aardappelgewas.

De vraag, of overgaan van het ene aaltje in het andere in de loop van enkele tientallen jaren mogelijk is, is reeds sinds Ritzema Bos in discussie (168), doch wordt steeds beslister ontkennend beantwoord. In verschillende, oorspronkelijk polyphaag geachte aaltjessoorten heeft men afzonderlijke, constante vormen ontdekt, ook bij Heterodera.

Dat bij de Heterodera's de ene vorm in de andere zou kunnen overgaan, wordt soms aangenomen op grond van het feit, dat er polyphage Heterodera's op wilde planten zouden voorkomen, die de uitgangsvorm zouden zijn voor de tegenwoordige, aan bepaalde gewassen aangepaste soorten. In Hoofdstuk III hebben we echter het

polyphaag zijn van de op wilde planten voorkomende Heterodera's in twijfel moeten trekken en daarmee de mogelijkheid voor deze Heterodera's om zich aan bepaalde gewassen aan te passen.

Meer positieve argumenten voor de constantheid van eenmaal bestaande Heterodera's zijn de volgende:

a) De cysten-vormende Heterodera's blijken alle hun eigen scherpbegrensde waardplantenreeks te hebben, die in de loop van de jaren niet verandert.

b) Het bietenaaltje is reeds meer dan tachtig jaren een plaag van de bieten-cultuur, doch heeft nog steeds dezelfde eigenschappen en veroorzaakt nog steeds hetzelfde ziektebeeld.

c) Het voortdurend blootstellen van een bepaalde Heterodera aan dezelfde omstandigheden, zoals klimaat, grondsoort of waardplantensoort, blijkt geen merkbare, blijvende veranderingen opgewekt te hebben. Het aardappelaaltje b.v. heeft zijn eigenschappen behouden in klei- zowel als zandgrond, in streken met vroegrijpe zowel als laatrijpe aardappelen. Speciale aangepaste aardappelaaltjesvormen zijn nog nergens ontdekt. Het feit, dat men bij het optreden van aardappelmoeheid gedwongen wordt tot een steeds ruimere vruchtwisseling, vindt zijn verklaring in de nog steeds stijgende besmettingsgraad van de grond en vrijwel zeker niet in het naar voren komen van gevaarlijker aaltjes.

Er is dus reden om aan te nemen, dat het aardappelaaltje een constante aaltjesvorm is, die op één plaats plotseling nieuw ontstaan is of die plotseling van buiten ingevoerd is in de intensieve aardappel-cultuur.

Zijn aanpassingsmogelijkheden als geheel zullen dan begrensd zijn door de meer of minder grote heterozygotie van de eerste ingevoerde cyste (d.i. een gehele aaltjesfamilie) of van het eerste, uit een kruising of mutatie tot aardappelaaltje geworden individu. Want alle thans aanwezige aardappelaaltjes moeten dan nakomelingen zijn van die enkele cyste of van dat ene aaltjespaar, monogamie aangenomen. Het constante karakter van het aardappelaaltje (en van alle andere thans bekende cysten-vormende Heterodera's, die toch wel alle uit dezelfde uitgangsvorm of uit elkaar moeten zijn ontstaan) wettigt de conclusie, dat het eerste aardappelaaltje een vrij homozygoot karakter moet hebben gedragen. Hierdoor zullen in de nakomelingschap, die thans wijd en zijd verspreid is, door selectie weinig verschillen opgeroepen kunnen worden.

Deze gedachtengang leidt tot het geruststellende gevoel, dat het invoeren van een ruimere vruchtwisseling en het vroeg telen van het aardappelgewas, de enige bestrijdingsmaatregelen van de ziekte die tot nu toe effectief bleken, niet op de voet gevolgd zullen worden door een hieraan aangepaste vorm van het aardappelaaltje, waardoor een steeds ruimere vruchtwisseling of een steeds vroegere teelt toegepast zou moeten worden om effect te bereiken. Ook het zoeken naar onvatbare aardappelrassen wordt hierdoor aanlokkelijker. Evenals bij andere parasieten blijft echter de mogelijkheid open, dat ergens door mutatie een meer aangepaste vorm ontstaat of reeds is ontstaan. Of kruising tussen verschillende Heterodera-soorten hierbij een rol kan spelen, is experimenteel nooit nagegaan. Het is echter niet waarschijnlijk, aangezien te velde verschillende malen gemengde besmettingen, echter nooit overgangen tussen Heterodera-vormen geconstateerd zijn. In elk geval zal een nieuw, meer aangepast individu, evenals vroeger het bestaande aardappelaaltje, opnieuw moeten beginnen met zich te vermeerderen en zich te verspreiden vanuit zijn plaats van oorsprong. Wijzigingen in het karakter van de ziekte zullen zich dus in geen geval snel en op vele plaatsen tegelijk kunnen voltrekken.

Het plotselinge optreden en het constant zijn van het aardappelaaltje laat dus drie herkomstmogelijkheden open: het *van buiten af ingevoerd zijn*, het *uitbreken uit een geïsoleerde leefruimte* of *mutatie van een reeds bestaande Heterodera*.

1. Het aaltje kan in Europa ingevoerd zijn uit den vreemde, waar het op aldaar voorkomende wilde planten leeft.

Het feit, dat een aantal uit Zuid-Amerika afkomstige, nauw verwante Solanaceeën aangetast worden (aardappel, tomaat, knolvormende Solanaceeën, enkele wilde niet-knolvormende Solanaceeën), terwijl de inheemse flora van West-Europa vrijwel geheel onvatbaar is, zou een aanwijzing kunnen geven. Oppervlakkig bekeken zou men Zuid-Amerika het stamland van het aaltje kunnen noemen.

Als regel wordt onder dergelijke omstandigheden echter juist het omgekeerde geconcludeerd (122). Men neemt als regel namelijk aan, dat in het land, waar een parasiet van oudsher voorkomt, niet in de eerste plaats *vatbare*, maar vooral *onvatbare* planten voor moeten komen, aangezien de vatbare door de parasiet weg-geselecteerd zouden worden, waardoor de onvatbare overblijven. Dit berust dus op de kracht van de negatieve selectie door de parasiet.

Even belangrijk, en dikwijls over het hoofd gezien, lijkt me echter het omgekeerde principe, namelijk de positieve selectie die de flora uitoefent op het aanwezige, nu en dan door mutatie verrijkte aaltjes-materiaal, waarbij men voor nieuw ontstane parasiet-mutanten aan moet nemen, dat zij slechts een levenskans krijgen, wanneer op de plaats van ontstaan vatbare planten aanwezig zijn.

Men kan uit het vatbaar-zijn van vrijwel alle Amerikaanse en het onvatbaar-zijn van vrijwel alle Europese Solanaceeën dus nog geen enkele conclusie trekken ten aanzien van de herkomst van het aaltje, zolang niet bekend is of de parasiet dan wel de plant de selectieve factor bij de evolutie van de ander is geweest.

Een meer concrete aanwijzing, dat het aardappelaaltje niet uit Amerika stamt, is het feit, dat de parasiet nog nergens in Noord- of Zuid-Amerika geconstateerd is, behalve zeer recent voor de kust van New-York, dus aan de kant van Europa. Indien het aaltje in Amerika inheems was, zou het zich op het Amerikaanse continent, dat een geschikt milieu blijkt, reeds veel vroeger gemanifesteerd moeten hebben.

2. Het aardappelaaltje is in Europa plotseling te voorschijn gekomen uit een geisoleerde leefruimte, waar het geleefd kan hebben op een sporadisch voorkomende Solanacee.

Hoewel de Europese Solanaceeën als regel onvatbaar zijn, pleiten verschillende factoren voor deze wijze van ontstaan.

In de eerste plaats het optreden van de aardappelmoeheid juist in Europa en het feit dat de aardappelmoeheid zich plotseling openbaarde en zich daarna snel verbreidde, terwijl toch reeds een halve eeuw voordien de omstandigheden ook gunstig waren, daar ook toen op vele plaatsen reeds een eenzijdige aardappelteelt plaats vond.

In Nederland groeiden er volgens de overlevering in het laatst van de negentiende eeuw in vele arbeiderstuinen reeds om het andere jaar aardappelen. Er zijn zelfs percelen bekend, waarop tachtig en meer jaren achtereen aardappelen zijn verbouwd zonder een spoor van de ziekte. In 1915 waren er in Nederland reeds gebieden, waar meer dan 80 % van het aanwezige bouwland jaarlijks met aardappelen beteeld werd (16). Desondanks is in Nederland de ziekte van zeer recente datum.

3. Het aardappelaaltje is in Europa plotseling ontstaan door een incidentele mutatie van een reeds bestaande Heterodera. Van alle mogelijke mutanten zou deze door het aanwezig zijn van een eenzijdige aardappel-cultuur op de plaats van zijn ontstaan op de voorgrond getreden kunnen zijn.

Ook deze wijze van ontstaan kan het optreden van aardappelmoeheid juist in Europa, het plotselinge uitbreken en het zich verspreiden verklaren.

Ook het feit, dat het aaltje zich op de hoogontwikkelde cultuur-aardappelrassen beter thuis schijnt te gevoelen en zich sneller schijnt te vermeerderen dan op de autochthone planten uit Zuid-Amerika of de wilde Europese Solanaceeën, kan in deze richting wijzen.

Dit zou tevens in overeenstemming zijn met het optreden van de vele andere Heterodera-vormen, juist hier in West-Europa (tenzij dit meer een gevolg van intensief zoeken is dan een realiteit).
Tenslotte kan het ontstaan door mutatie enkele bijzondere karaktertrekken van aaltjes in het algemeen en van Heterodera in het bijzonder verklaren:

a) Het feit, dat in tegenstelling tot de insecten slechts zeer weinig parasitaire aaltjesvormen een rol spelen, zou verklaard kunnen worden uit de selectieve invloed van de planten op het aanwezige, soms muterende aaltjes-materiaal, in verband met de geringe beweeglijkheid van de aaltjes.
Door hun geringe beweeglijkheid zijn eventuele aaltjes-mutanten namelijk aangewezen op de planten, die toevallig in hun nabijheid groeien, dus op een eenzijdig selectief milieu. De kans voor de mutant op vermeerdering wordt daardoor veel kleiner en bestaat eigenlijk alleen, wanneer een vatbare plantensoort in de buurt groeit en daar volgende jaren weer groeit, net zolang totdat door passieve verspreiding de aaltjes zo verspreid voorkomen, dat ze altijd waardplanten aantreffen.
Deze wijze van ontstaan kan dus zowel het geringe aantal parasitaire aaltjessoorten verklaren als het feit, dat de aaltjes in het algemeen parasieten zijn van eenzijdige cultures.

b) Het feit, dat alle cysten-vormende Heterodera's uit hun rusttoestand gewekt worden juist door de wortel-secreten van hun eigen specifieke waardplanten, lijkt onverklaarbaar als actieve daad van de plant, doch volgt geheel uit het ontstaan van zo'n aaltjesvorm door de selectieve invloed van het waardplantgewas. Want een aaltjesmutant zal pas dan een kans op vermeerdering krijgen, wanneer hij in een nabijgroeiende plant kan binnendringen en leven en tevens tevoren deze plant kan vinden. Dit „lokken" van de waardplanten door middel van door de wortels uitgescheiden chemische stoffen is dus geen actieve werking van de plant. Het feit, dat het aaltje deze uitgescheiden (stofwisselings-)producten kan waarnemen is, omgekeerd, juist voorwaarde geweest voor de vermeerdering van de oorspronkelijke aaltjes-mutant en dus voor zijn ontwikkeling tot planten-parasiet.

De grote morfologische verschillen van het aardappelaaltje met andere Heterodera's pleiten echter tegen het plotselinge ontstaan door één enkele mutatie en maken een meer geleidelijke vorming aannemelijk.

Zowel bij het plotselinge ontstaan als bij het plotseling te voorschijn komen van het aaltje gelden de volgende overwegingen ten aanzien van de plaats en de tijd van intrede in de intensieve aardappel-cultuur.

In 1913 werd het aardappelaaltje bij Rostock in Duitsland ontdekt. Zimmermann deelt mee, dat hier in 1912 de eerste plekken waargenomen waren; verder, dat in de volkstuinen van Rostock aan de andere zijde van de stad de ziekte in 1913 reeds „massenhaft" optrad, terwijl de aardappelen daar om het andere jaar verbouwd werden, afgewisseld met groenten. Uit het karakter van de ziekte (zie Hoofdstuk IV, § 5) moet men besluiten, dat de eerste plekken daar zeker enkele jaren vóór 1913 moeten zijn opgetreden en dat de eerste cyste zeker 10–15 jaren vroeger aanwezig moet zijn geweest, dus in elk geval vóór 1900.

In 1917 werd de aardappelmoeheid in Engeland in Yorkshire ontdekt. Er zijn enkele gegevens, dat de aardappelmoeheid in Schotland reeds vroeger opgetreden is, hetgeen door eigen berekening op blz. 6 werd gestaafd. Ook hier moet men, uitgaande van één cyste, de oorsprong van de aardappelmoeheid vóór 1900 veronderstellen.

Ten aanzien van de plaats van herkomst komen dus zowel Rostock als Schotland in aanmerking. Het tijdstip waarop het eerste aardappelaaltje aanwezig moet zijn geweest, moet in elk geval teruggebracht worden tot omstreeks 1900.

CONCLUSIES

Wanneer men alle beschikbare gegevens rangschikt en combineert, krijgt men sterke aanwijzingen, dat het aardappelaaltje een constante aaltjesvorm moet zijn, die zich niet in een klein aantal jaren kan aanpassen bij een ander gewas, bij een ruimere vruchtwisseling of een anderszins gewijzigde cultuur.

Er zijn verder aanwijzingen, dat het eerste aardappelaaltje tegen 1900 ergens in Europa in de intensieve aardappel-cultuur ingevoerd of ontstaan moet zijn. Als eerste gebied komen zowel Mecklenburg (Rostock) als Schotland in aanmerking.

HOOFDSTUK VII

DE VERSCHIJNSELEN VAN DE ZIEKTE

INLEIDING

Verschillende onderzoekers van de aardappelmoeheid hebben de verschijnselen van de ziekte, meer of minder volledig, beschreven (126, 158, 189, 211). Hierbij aansluitend wordt getracht alle ziekteverschijnselen van de individuele plant zowel als van het gewas als een logisch geheel te beschrijven en te karakteriseren.

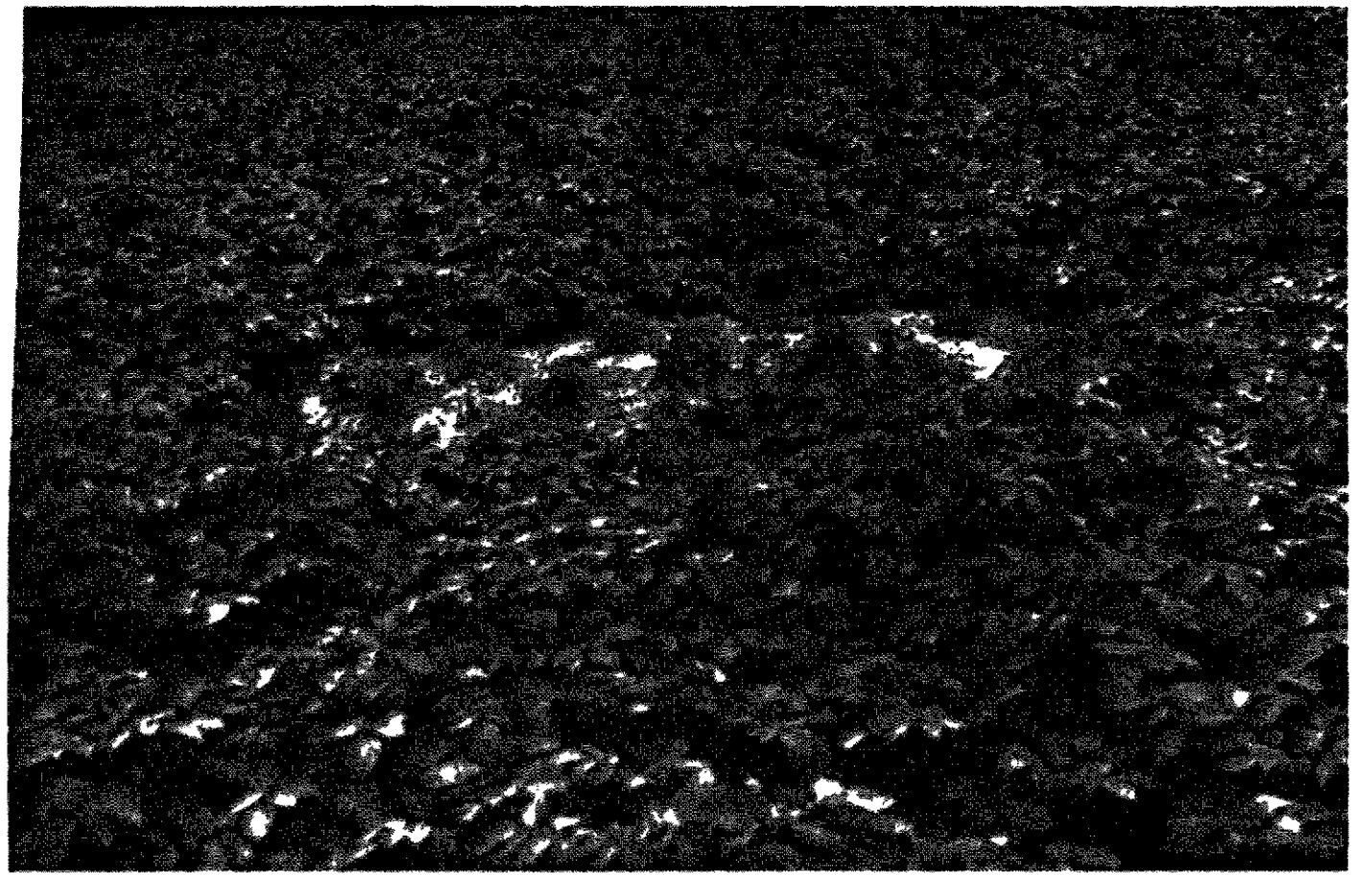
DE VERSCHIJNSELEN VAN DE ZIEKTE ONDER NEDERLANDSE OMSTANDIGHEDEN

De eerste tekenen van aardappelmoeheid zijn als regel één of enige onschuldig uitziende, slechtgroeiende plekjes van enkele meters doorsnede in het aardappelgewas (afbeelding 8). Wanneer men de volgende jaren aardappelen verbouwt, worden de plekken talrijker en groter (afbeelding 9) en vloeien ze samen, totdat binnen enkele jaren op het perceel slechts misgewassen ontstaan (afbeelding 10). Ook dan komen naast zwaar zieke gedeelten meestal minder zieke stroken en vlammen in het gewas voor.

Soms kunnen de ziekteverschijnselen enkele jaren achtereen tot een enkele plek beperkt blijven, omgekeerd kunnen ook plotseling volslagen misgewassen optreden, nadat één of enkele jaren tevoren nog een volkomen gezond lijkend gewas is verbouwd. Dit wordt bepaald door de wijze, waarop het perceel oorspronkelijk besmet is geworden. Bij een plaatselijke besmetting met een cyste of een kluitje besmette grond (b.v. aan werktuigen, door mensen of dieren) zullen, nadat de aaltjes zich enige jaren hebben vermeerderd, als regel plekken ontstaan; bij een meer of minder egale besmetting (b.v. door stofstormen, met pootgoed of stalmest) kunnen na enkele nog goed ontwikkelde gewassen plotseling misgewassen ontstaan.

De snelheid, waarmee de ziekteverschijnselen zich in de verschillende gebieden verbreiden, wordt in hoofdzaak bepaald door de meer of minder grote eenzijdigheid van de aardappelteelt, en daarnaast door de wijze, waarop de aaltjes in hoofdzaak worden verspreid. Aardappelmoeheid begint in een gebied, dat incidenteel besmet is geworden, op één of enkele percelen en zal van daaruit eerst slechts langzaam en daarna steeds sneller in de naaste omgeving doordringen. Geheel anders is het in de gebieden, die door regelmatig gebruik van aardappelpootgoed of ander plant-materiaal met aanhangende grond zijn besmet. Zodra hier de eerste aardappelmoeheidsverschijnselen optreden, zijn als regel reeds vele percelen besmet; de ziekte draagt hier een veel explosiever karakter. Daarnaast vinden vanuit elk besmet perceel geleidelijk weer infecties naar de naaste omgeving plaats, zoals dat in het eerste gebied het geval is geweest.

Een ziek gewas bestaat uit kleine, armoedig ontwikkelde, spichtige plantjes. Ze worden vaak slechts enkele centimeters hoog, waarna ze als regel vergelen en vroegtijdig afsterven. Hierdoor ontstaan vooral bij vroegrijpe aardappelrassen dikwijls kale plekken in het gewas. Bij laatrijpe rassen kan soms laat in de zomer vooral op goed vochthoudende grond deze groeistilstand weer overwonnen worden, nadat de aangetaste planten wekenlang als donkergroene, doffe plantjes te velde hebben gestaan. Laat in de zomer kunnen deze zieke plekken dan opnieuw gaan groeien en soms zelfs gaan bloeien, terwijl de rest van het gewas reeds afsterft. Zulke plekken zijn tevens vaak gekenmerkt door een opvallend sterke onkruidontwikkeling als gevolg van de slechte bodembedekking.

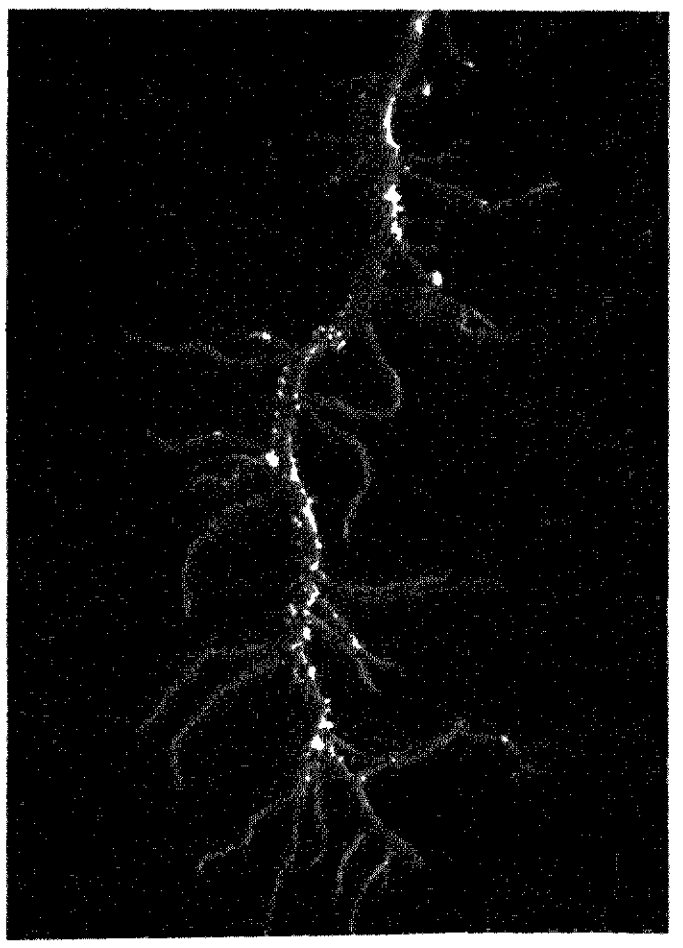


Afbeelding 8. Begin van aardappelmoeheid.

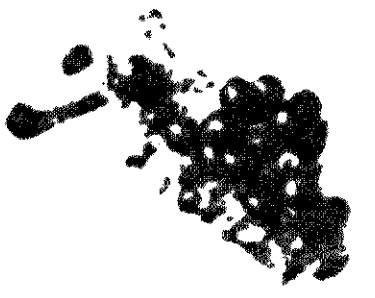
Afbeelding 9. Een gewas met talrijke aardappelmoeheidsplekken.

Afbeelding 10. Aardappelmoeheid.

Afbeelding 11. Door aardappelaaltjes aangetaste planten met afgestorven oudere wortels en nieuwgevormde wortels juist onder de oppervlakte van de grond.



Afbeelding 12. Aardappelwortel met nog onvolgroeide, witte cysten. Ware grootte.



Afbeelding 13. ¾ cm van een aardappelwortel met een groot aantal volgroeide, bruine cysten. Vergr. 5 ×.

Zowel het vergelen en vroegtijdig afsterven bij de vroegrijpe rassen als het donker verkleuren en lang doorgroeien bij de laatrijpe rassen zijn gebreksverschijnselen als gevolg van de aantasting van het wortelstelsel. Afhankelijk van de grondsoort en van de bemestingstoestand van de grond zal gebrek aan water, stikstof, kali of een ander element op de voorgrond kunnen treden, ook op goed vochthoudende en goed bemeste grond. Aardappelmoeheid met haar verschillende gebreksverschijnselen komt dus steeds neer op het verhongeren en verdrogen van de plant. De opbrengst van zwaar zieke planten is als regel gering of nihil.

Het wortelstelsel van zieke gewassen kan zeer verschillende beelden vertonen, afhankelijk van de mate waarin er wortelafsterving en eventueel later weer wortel-regeneratie heeft plaats gevonden. De stand van het gewas varieert steeds geheel in overeenstemming hiermee.

Bij een lichte aantasting blijkt het wortelstelsel zich vrijwel normaal te ontwikkelen; hoogstens treedt enige „baard"-vorming op. Het gewas lijdt in overeenstemming hiermee niet zichtbaar; zelfs kan als gevolg van extra wortel-regeneratie wel eens een opbrengstvermeerdering voorkomen.

Bij zwaardere aantasting zijn als regel de oudere, juist boven de knol gevormde wortels kort en stomp met bruine, afgestorven punten. Zijwortels en wortelharen ontbreken. Deze ongezond uitziende, afstervende wortels kunnen in alle grondsoorten optreden. Het gewas staat dan geheel stil in zijn groei en is meestal bezig af te sterven. Dikwijls ook echter is boven de krans van afrottende, oudere wortels een tweede etage van nieuwgevormde wortels aangelegd, die gezonder kan zijn of op dezelfde wijze kan afsterven en dan weer opgevolgd kan worden door een volgende. Heel vaak treedt vlak onder de oppervlakte van de grond een karakteristieke, zijwaarts gerichte „vlag" van lange, jonge wortels met veel zijwortels op. Dergelijke planten zijn bezig zich te herstellen en fleuren meestal laat in het seizoen weer op (afbeelding 11).

Deze verschillen in afsterving en regeneratie van de wortels vallen het duidelijkst op, wanneer men op hetzelfde ogenblik verschillende zieke gewassen beziet. De planten van één enkel gewas blijken als regel een vrij uniform beeld te vertonen. Ook de aanwezigheid van secundair optredende schimmels en andere organismen varieert sterk met het gewas.

Bij aardappelmoeheid dragen alle ondergrondse delen ongeveer twee maanden na het binnendringen van de aaltjes een groot aantal witte, gele en zelfs reeds bruingekleurde cysten (zie afbeelding 12 en 13). Als regel zijn deze eerder zichtbaar en verder ontwikkeld op de stengelvoet en de oudere wortels dan op de later gevormde worteltoppen, de jongere wortels, de stolonen en de jonge knollen. Te midden van bruine cysten komen dikwijls een gering aantal gele en witte cysten voor. Bij rijpwordende planten en zwaar zieke planten met afstervende wortels zijn soms bijna geen cysten meer te vinden, doordat ze gemakkelijk afvallen, met de afstervende wortels verdwijnen of als onvolgroeide aaltjes te gronde zijn gegaan.

De knollen, die een ziek gewas nog vormt, zijn goed bruikbaar, ondanks het feit dat ze als regel met cysten bezet zijn geweest. Wel is meer knolrot te verwachten, gezien de vele ingangspoorten voor schimmels als gevolg van de aantasting (zie afbeelding 6), terwijl misschien ook de kiemkracht verminderd is (100*a*).

De meest voor de hand liggende symptomen van de aardappelmoeheid zijn dus het eerst pleksgewijs optredende en bij voortgezette aardappelteelt zich uitbreidende misgewas, gepaard gaande met de aanwezigheid van cysten van het aardappelaaltje op de wortels van het ongeveer twee maanden oude gewas. Niet elke slecht groeiende plek in aardappelen wijst echter op aardappelmoeheid; omgekeerd kan ook een nog goed ontwikkeld gewas aangetast zijn.

HOOFDSTUK VIII

HET „AARDAPPELMOEHEIDSPROBLEEM"

§ 1. INLEIDING

Onder „moeheid" verstaat men in het algemeen het niet meer willen groeien van bepaalde gewassen, zonder dat de oorzaak daarvan bekend is of duidelijk opvalt. Moeheidsverschijnselen treden als regel alleen op na jarenlange eenzijdige cultuur van een gewas.

Dat deze term voor de Heterodera-aantastingen van verschillende gewassen ingang heeft gevonden, is een gevolg van het sluipende, verraderlijke karakter van deze ziekten en van het atypische van de symptomen in de bovengrondse delen van het gewas. Door het beperkte aantal aaltjes-generaties per jaar treden de moeheidsplekken niet dadelijk op, nadat een infectie met deze aaltjes heeft plaats gehad. Deze moeten zich eerst een aantal jaren vermeerderen op een vatbaar gewas, zodat men zich meestal niet meer van een mogelijke begin-infectie bewust is als de ziekteverschijnselen zichtbaar worden. Bedrieglijk is bovendien, dat de eerst pleksgewijze optredende groeiremming van het gewas na enkele jaren verbouw van niet-vatbare gewassen tijdelijk verdwenen is, maar bij opnieuw verbouwen van waardplantgewassen ook weer spoedig terugkeert, zodra de restbesmetting weer aangekweekt is tot op voor het gewas fatale hoogte. Geen wonder, dat men al spoedig spreekt van „moeheid" en dat het een aantal jaren kan duren, voordat men in nieuw besmette gebieden de parasitaire aaltjes op het wortelstelsel van de zieke planten ontdekt.

Aardappelmoeheid is in veel streken pas herkend geworden, toen ze reeds een gevestigde plaag was, tenzij men op het optreden van de ziekte voorbereid was. Van het gevaarlijke karakter van de ziekte is men in veel streken pas doordrongen geworden na zelf een tiental jaren ervaring te hebben opgedaan.

De term „aardappelmoeheid", die ruimte biedt voor verschillende ziekteoorzaken en dus eigenlijk te ruim is, indien men de aantasting door het aardappelaaltje wil aanduiden, vindt men woordelijk terug in het Duits („Kartoffelmüdigkeit"), Engels („potato sickness"), Zweeds („potatis-trötthet") en Frans („fatigue de la pomme de terre"). Zij zal oorspronkelijk ontstaan zijn naar analogie van de term „bietenmoeheid" („Rübenmüdigkeit"), waarmee men de in 1859 ontdekte aantasting van bieten door Heterodera aanduidde (128).

In het Nederlands reserveren we de term „aardappelmoeheid" bewust voor de aantasting van het aardappelgewas door het aardappelaaltje, Heterodera rostochiensis Wollenweber.

Ook groeiremmingen van het aardappelgewas ten gevolge van de aantasting der wortels door *Heterodera marioni* worden hierbij dus uitgesloten.

In alle landen, waar aardappelmoeheid optrad, heeft men ook na het ontdekken van de aaltjes meestal een ogenblik geaarzeld om deze als de alleen veroorzakende, primaire factor te beschouwen, omdat verschillende waarnemingen hiermee niet te verklaren of in strijd schenen te zijn. Meer dan bij andere Heterodera-aantastingen is dit voor aardappelmoeheid een strijdpunt geweest.

Het eerste optreden van aardappelmoeheid in scherpbegrensde valplekken in het gewas, waarbinnen alle planten meestal zwaar ziek en waarbuiten alle planten gezond

lijken, doet denken aan een bemestingsdeficiency of een andere physiologische stoornis, uitgaande van de grond.

Zwaar zieke percelen of plekken geven het volgend jaar soms een minder ziek gewas dan hun omgeving.

Een klein verschil in pootdatum of in grondbewerking, een extra-bemesting met stalmest, groene mest of kunstmest (30) kan het gewas soms over de groeistilstand heen helpen, ondanks veel cysten op de wortels.

De parallel tussen het aantal cysten op de wortels en het ziek worden van het gewas lijkt vaak zoek evenals de parallel tussen het aantal aaltjes in de grond en het aantal cysten op de wortels (144, 150, 182, 184, 202*a*).

Het besmetten van aardappelplanten door elders gewonnen cysten aan de grond toe te voegen bleek soms te mislukken, terwijl in gevallen waar wel cysten op de wortels gevormd werden, de planten datzelfde jaar als regel geen ziekteverschijnselen vertoonden (37, 44*a*, 99, 144, 163).

De aantasting door het aardappelaaltje blijkt bovendien vaak begeleid te worden door een aantasting van schimmels en door wegrotting van de wortels.

Geen wonder, dat men het aardappelaaltje niet zonder meer kon beschouwen als de veroorzaker van de aardappelmoeheid, ook al waren de aaltjes steeds aanwezig. De aaltjes-theorie gaf onverklaarbare dingen, de rol van de schimmels was niet geheel bepaald, terwijl andere agentia niet bij voorbaat uitgesloten mochten worden.

Dit alles heeft aanleiding gegeven tot een levendige discussie en tot onderzoek in vrijwel elk land, dat met aardappelmoeheid te kampen kreeg, vooral echter in Groot-Brittannië en Ierland.

Morgan (1925 (150)) meende, dat de Rhizoctonia-schimmel een grote rol zou spelen bij het ontstaan van de aardappelmoeheid. „It seemed as if *Rhizoctonia solani* in particular contributed largely to the failure of the crop."
Hij zegt verder: „While it is not suggested that the eelworm had no influence on the yield in this instance, the success of the crop in spite of the pest lends support to the view that the problem is primarily one of obtaining more suitable conditions for plant growth by more judicious manuring and a system of rotation."

Smith & Prentice (1929 (182)), Smith & Miles (1929 (184)) en Miles (1930 (144)) sloten zich hierbij aan: „The writer is of the opinion that the potato possesses a high degree of tolerance of the eelworm *Heterodera schachtii* and that the mere presence of eelworms in the root tissue is not sufficient to produce pathological conditions in the host plant" (144).

Zelfs Triffitt (1931 (202*a*)) was oorspronkelijk dezelfde mening toegedaan: „Some other factor or factors are thought to be responsible for the production of disease symptoms in the potato in the presence of *H. schachtii*. Although the nature of these is unknown it seems probable that they operate by producing conditions unsuitable for plant growth."
„A fungus parasite, not yet diagnosed, has been found to be associated with *H. schachtii* in certain soils. This is thought to be of possible significance in the production of disease symptoms."

Het bovenstaande sluit ongeveer aan bij de mening van Baunacke (1922 (25)) over de bietenmoeheid, dat de aaltjes het gewas weliswaar sterk verzwakken, doch dat secundaire infecties en slechte bodemtoestanden verantwoordelijk zouden zijn voor het bezwijken van het gewas.

Buckhurst & Fryer (1931 (37)) bewezen echter, dat Rhizoctonia of andere schimmels vrijwel zeker geen primaire rol spelen bij het veroorzaken van aardappelmoeheid. Wel tasten ze vaak secundair de zieke wortels aan.
Naast Heterodera moet echter volgens hen één of andere bodem-factor een rol spelen,

vermoedelijk een voedingstekort („nutritional defect"), dat door de gewone bemestingen bij de aardappelteelt niet goedgemaakt kan worden, dus een echte bodemmoeheid, een uitputting van de bodem ten gevolge van de eenzijdige cultuur.

Ook volgens Millard, Burr & Johnson (1932 (149)) is Heterodera beslist de veroorzaker van de aardappelmoeheid, hoewel Rhizoctonia de ziekteverschijnselen kan verergeren.

Dat door aaltjes aangetaste planten er toch gezond kunnen blijven uitzien en over de aantasting heen kunnen groeien, werd toegeschreven aan de „inherent vigour" van de betreffende planten, aan de „available food supply" en het verschillende wortelvormend vermogen („varietal capacity for root development").

Carroll (1933 (38)) was de eerste, die de juistheid van de conclusies van de verschillende oudere Engelse onderzoekingen betwijfelde. „Their negative results do not, by any means, indicate conclusively that potato root eelworm is a parasite of minor importance."

Dit bleek duidelijk, toen in de practijk meer ervaring met de ziekte opgedaan werd. Binnen enkele jaren accepteerden alle Engelse deskundigen het aaltje als de primaire oorzaak van de aardappelmoeheid; in Duitsland en Zweden was dit toen reeds het geval. Getuige de literatuur-citaten van jongere datum op blz. 200. Ook de wettelijk voorgeschreven bestrijdingsmaatregelen tegen het aaltje in verschillende landen zijn hiervan een uiting.

De negatieve resultaten en verkeerde conclusies van de oudere onderzoekers kunnen voor een groot deel pas thans verklaard worden, nu geleidelijk aan meer inzicht in het gedrag van de parasiet verkregen wordt.

Toch is de mening, dat een of andere bodem-factor een belangrijke rol moet spelen, nog niet geheel verdwenen.

Vooral voor enkele moderne, „biologisch" georiënteerde stromingen, die plantenziekten in het algemeen willen beschouwen als een gevolg van verkeerde cultuur-maatregelen, was de aardappelmoeheid met zijn vele nog onbegrepen uitingen een dankbaar object.

Howard c.s. propageren als bestrijding het toedienen van goedbereide compost als voedselbron voor mycorrhiza, die in associatie met de plantenwortels het gewas onvatbaar zouden maken voor elke aantasting of althans voor het ziek worden.

„The appearance of eelworm in these potato-soils is the writing on the wall and marks the complete failure of the present manurial practice, the replacement of farmyard manure by artificial manures. No further potato crops are possible till the tilth and fertility of the soils have been re-created."

„This pest is one of the results of upsetting the balance between arable and livestock and trying to find, by means of chemistry, a substitute for good old-fashioned muck" (117).

De Biologisch-dynamici bevelen de algehele omschakeling van de landbouwbedrijven aan, waarbij vruchtwisseling, compostgebruik en toediening van „krachten-opwekkende" preparaten belangrijke grondslagen moeten worden. Het in zwakke mate optreden van plantenziekten moet daarbij als normaal en onschuldig beschouwd worden; het mislukken van gewassen zal bij een juiste toepassing van de methode niet meer voorkomen.

Cleveringa heeft een tijdlang aardappelmoeheid als louter structuur-verval van de bouwvoor beschouwd en beschouwde de aaltjes als saprophyten. Hij maakte het „aardappelmoeheidsprobleem" in Nederland acuut door stelling te nemen tegen de wettelijke bestrijding van de ziekte.

Hij schreef in een brief aan de Inspecteur van de Landbouw op 26-7-1943 (22):

„In elk geval is mijne conclusie, die gestaafd wordt door een zeer levendig bewijsmateriaal, dat men zich over deze wortelaaltjes niet de minste zorg hoeft te maken. Ik

durf U zonder eenige reserve te verzekeren, dat de klachten over de aaltjes geheel evenredig zullen verdwijnen met toenemende structuurverbetering. Theoretisch is dit zelfs mogelijk bij een ononderbroken cultuur van aardappelen, mits men slechts zorgt voor een krachtige organische bemesting en een doelmatige grondbewerking."

Hij schreef in zijn rapport van 7-7-1945 over het verwante haveraaltje in de Woldstreek (51):

„Is het milieu van de wortels ongunstig, dan wordt de ontwikkeling van het wortelstelsel gestoord en wordt de plant, zowel onder- als bovengronds, naar verhouding verzwakt. Deze zwakke plant nu wordt gemakkelijk aangetast door allerlei bodemorganismen die voor gezonde, dus krachtige planten volkomen ongevaarlijk zijn. Hiertoe behooren o.a. de aaltjes, die zeer verbreid voorkomen, maar die, naar steeds weer blijkt, de wortels alleen kunnen binnendringen, indien de plant staat op een plek, die ongeveer de uiterste grens van structuurverval heeft bereikt."

„Het stofprofiel met zijn uitérst ongunstige luchtwaterverhouding is slechts beslissend voor de verzwakking van de plant, die dan gemakkelijk een prooi kan worden van tot parasiet geworden saprophytische aaltjes, die in de geheele streek als normale en nuttige bewoners in de bouwvoor optreden. Zij worden alleen gevaarlijk, wanneer de planten op organisch volkomen uitgeputte stofprofielen ernstig verzwakt worden."

In een rapport van 12-7-1945, nadat enige gunstige invloed van organische bemestingen op het ziek worden van het aardappelgewas op de proefvelden gebleken was, schreef hij (50):

„Terwijl langs klinischen weg reeds eenige jaren was vastgesteld dat de moeheidsziekten in eerste instantie slechts een gevolg zijn van hevig structuurverval der gronden en tevens reeds op allerlei wijzen proefondervindelijk was bewezen, dat deze en vele andere ziekten in korten tijd, en afdoende door structuurverbetering kunnen worden uitgeschakeld, blijkt, dat ook de thans in verschillende gebieden zoo ernstige bedreiging der aardappelcultuur met aardappelmoeheid langs bodemkundigen weg op betrekkelijk eenvoudige en afdoende wijze kan worden terzijde gesteld. Langs den tot dusverre door anderen gevolgden weg van de directe bestrijding van de parasiet en zonder aandacht te schenken aan het levensmilieu der plant, in het bijzonder aan den bouwgrond, is niets te bereiken. Door het voor geruimen tijd uitschakelen van de aardappelcultuur, hetgeen volgens dezen gedachtengang een der eerste maatregelen zou behooren te zijn, zou men, bodemkundig beoordeeld, den toestand van de plant zelfs nog slechter maken. Voor ons is het heele vraagstuk der moeheidsziekten dan ook volkomen opgelost."

In het voorbericht van hetzelfde verslag:

„Het zoo onoplosbaar schijnende vraagstuk der wortelaaltjes kan hiermede nu ook voor niet-ingewijden als practisch opgelost worden beschouwd."

Echter: Cleveringa in een brief van 9-12-1947 aan de Plantenziektenkundige Dienst nadat de resultaten van ons onderzoek in een vertrouwelijk rapport waren rondgezonden (52):

„Het laat zich aanzien, dat men niet zal mogen terugkeren tot de vrijwel permanente verbouw van aardappelen, die sommigen willen toepassen."

„Gaarne willen wij volmondig erkennen, dat onze verwachtingen ten aanzien van de practische uitschakeling van de parasiet te hoog gespannen zijn geweest."

„Wij nemen dus gaarne verschillende op te hoge verwachtingen gebouwde en daardoor te positief gestelde formuleringen terug. Zij zullen in minder positieve vorm moeten worden gelezen." [1])

[1]) De inzichten van Cleveringa hebben zich in het najaar van 1947 onder invloed van een drietal Engelse boeken weer volkomen gewijzigd. Hij schrijft zelf op 21 April 1948:
„U zult uit mijn voordracht kunnen horen, welk een grote vlucht mijn gedachtengang in de laatste maanden weer genomen heeft. U kunt dit beschouwen als een soort force majeur."

Uit het vorenstaande blijkt, dat het ook in ons land nodig is geweest om het karakter van de ziekte door proeven en waarnemingen te bestuderen, voordat men van de noodzaak van bestrijdingsmaatregelen overtuigd kon zijn.

§ 2. INOCULATIE-PROEVEN MET HET AARDAPPELAALTJE

INLEIDING

Wanneer een organisme, hier het aardappelaaltje, samengaat met bepaalde ziekte-symptomen, hier aardappelmoeheid, dan behoeft dat organisme nog niet de oorzaak van de ziekte te zijn: het kan saprophytisch, secundair of een zwakte-parasiet zijn.

De rol van het aardappelaaltje werd daarom zo exact mogelijk nagegaan aan de hand van de vier postulaten, die Koch in de microbiologie heeft ingevoerd en welker vervulling algemeen voldoende geacht worden als bewijs, dat het gevonden organisme de primaire oorzaak van de ziekte is. Ze betreffen: het onafscheidelijk verbonden zijn van het organisme met de ziekte-symptomen, de mogelijkheid om het organisme te isoleren, om er door inoculaties ziekteverschijnselen mee te verwekken en om het daarna te re-isoleren. Het aardappelaaltje voldoet vrijwel geheel aan de gestelde voorwaarden, waarbij echter vooral de onder 3 te noemen inoculatie-proeven nog speciaal de aandacht vragen.

1. Het is onafscheidelijk verbonden met de ziekte-symptomen. Bij *elk* geval van aardappelmoeheid heeft aantasting door het aardappelaaltje plaats gevonden. Omgekeerd heeft *altijd* aantasting plaats, zodra aardappelen worden verbouwd op besmet terrein; de ontwikkeling van het gewas varieert echter met de mate van aantasting.
2. Het aardappelaaltje kan gemakkelijk geïsoleerd worden ter bestudering in rein-cultuur. Elke cyste stelt immers een rein-cultuur van aaltjes, zelfs een familie afkomstig van dezelfde ouderaaltjes voor, tenzij polygamie mogelijk zou zijn.
   Het werken met een hoeveelheid aardappelaaltjes, die zich voeden en vermeerderen op een voedingsbodem, zonder dat andere levende organismen en zonder dat levende waardplanten aanwezig zijn, is nog nergens gelukt. Het werd echter in eigen proeven dicht benaderd door de aaltjes te vermeerderen op plakjes van geschilde aardappelknollen. De zo gekweekte cysten bleken normaal ontwikkeld; de in de cysten aanwezige larven bleken normaal levenskrachtig (zie blz. 41).
   Een sterke aanwijzing voor het parasitaire en gespecialiseerde karakter van het aardappelaaltje is nog het reeds lang opgemerkte verschijnsel, dat de larven uit hun latente levenstoestand in de cysten gewekt worden en naar buiten gelokt worden door de wortel-secreten, die vooral jonge, gezonde, sterk groeiende aardappelplanten blijken uit te zenden.
3. De in de literatuur genoemde inoculatie-proeven met het aardappelaaltje slaagden als regel in zoverre, dat een aantasting van de wortels werd verkregen. Het gewas vertoonde als regel pas een slechte ontwikkeling, nadat enkele jaren aardappelen gegroeid hadden op de kunstmatig besmette grond, zodat velen dit niet zonder meer als direct gevolg van de aantasting konden beschouwen. Op grond hiervan werden de hierna te bespreken proeven verricht.
4. Van de kunstmatig geïnfecteerde planten bleek het aaltje weer te isoleren te zijn, zonder veranderd te zijn wat betreft vorm, gedrag en vermogen om aardappelmoeheidsverschijnselen te verwekken.

HET GEBRUIKTE INOCULATIE-MATERIAAL

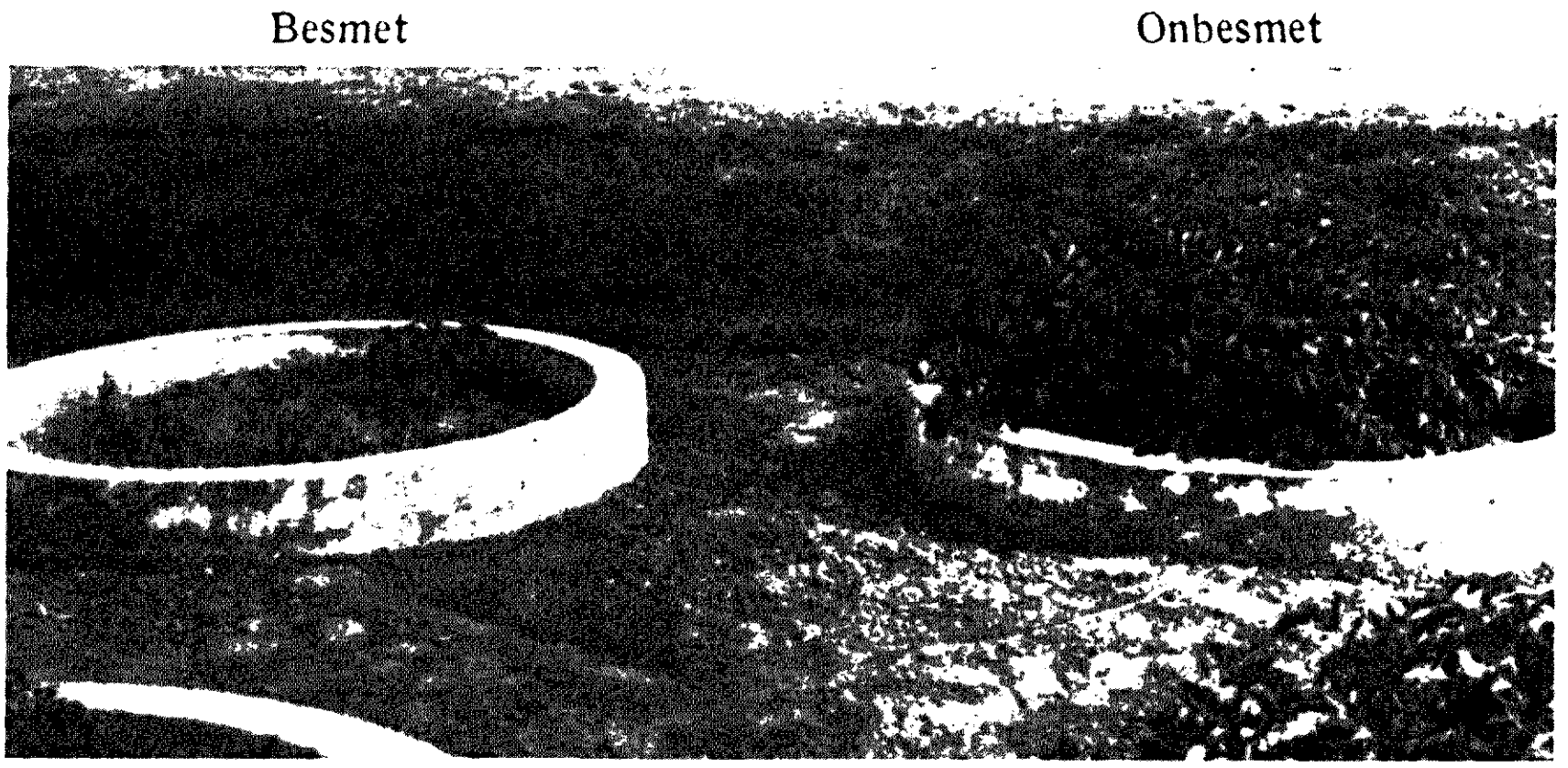
Theoretisch moet men voor inoculatie-proeven een rein-cultuur van, zo mogelijk kunstmatig gekweekte, aaltjes gebruiken. Practisch is dit onmogelijk, doch dit wordt benaderd door een zo zuiver mogelijke groep cysten te winnen.

Het inoculatie-materiaal voor de meeste proeven werd verzameld door 10 m^3 besmet

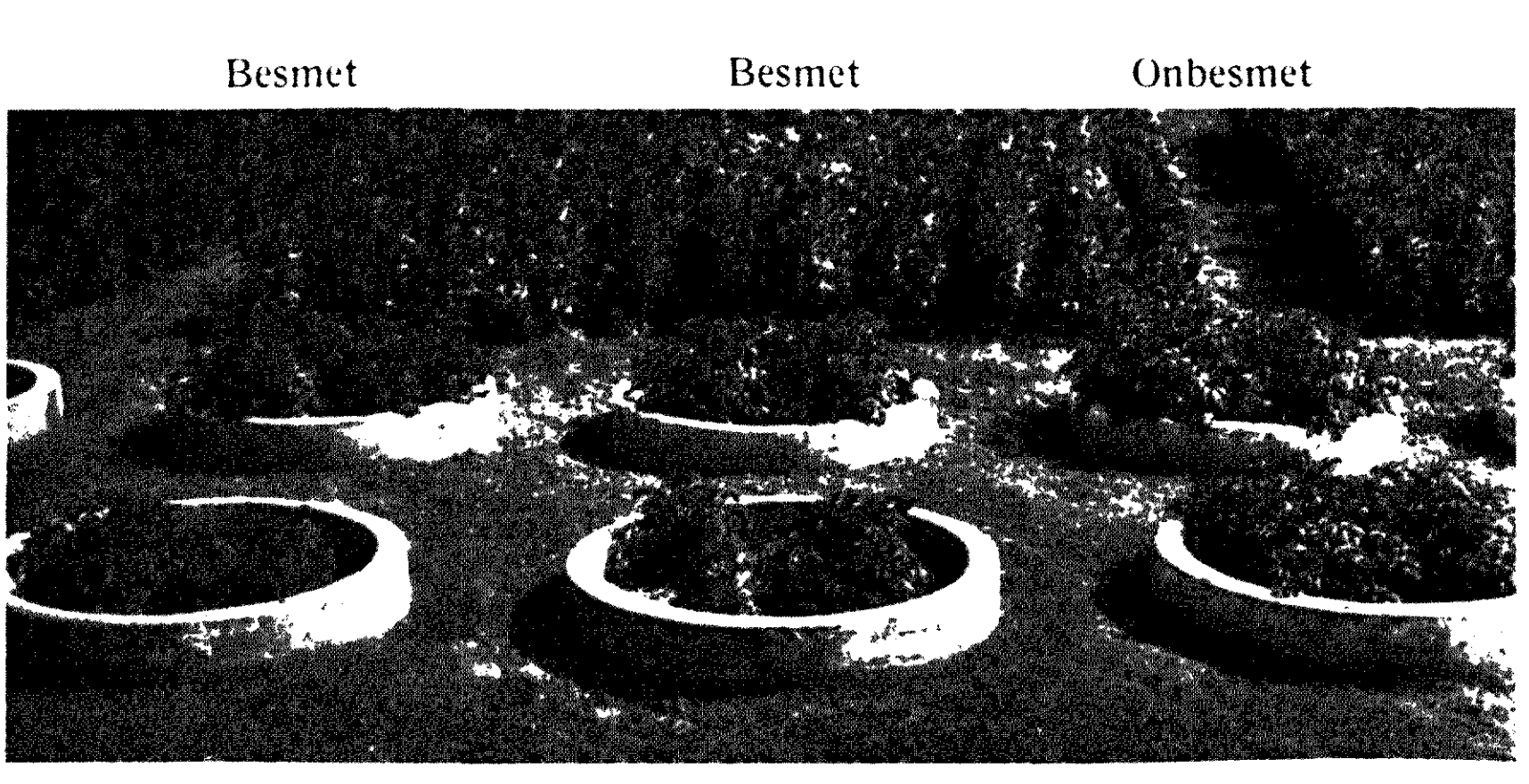
Afbeelding 14. Het effect van de inoculatie en van het doden van aardappelaaltjes op de groei van het gewas

1 = natuurlijke besmette grond
2 = opgespoelde grond
3 = opgespoelde grond na her-infectie
4 = opgespoelde grond na her-infectie en sterilisatie.

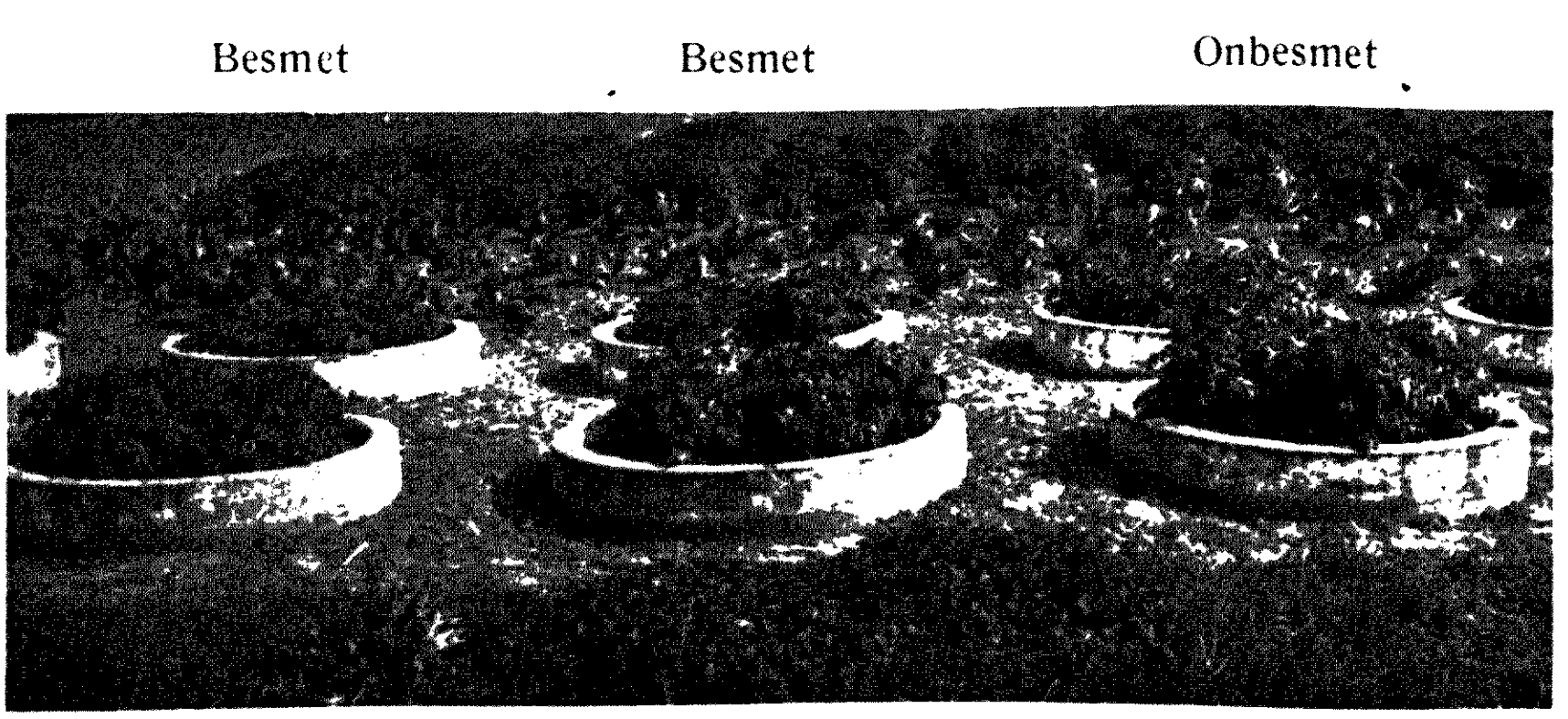
Afbeelding 15. Inoculatie van aardappelaaltjes in drie verschillende grondsoorten.



Afbeelding 16. De ontwikkeling van het aardappelgewas in 1947. In de onbesmette bakken groeide een vrij goed, in alle besmette een zwaar ziek gewas.



Afbeelding 17. De ontwikkeling van het aardappelgewas in 1948. In de onbesmette bakken groeide een zeer goed, in alle besmette een matig ziek gewas. De stalmestbemesting gaf zowel in de besmette als in de onbesmette bakken een betere ontwikkeling.



Afbeelding 18. De ontwikkeling van het aardappelgewas in 1949. In de onbesmette bakken groeide een zeer goed, in de besmette weer een matig ziek gewas. De stalmestbemesting gaf zowel in de besmette als in de onbesmette bakken een slechtere ontwikkeling, die echter later in het seizoen gecompenseerd werd.

duinzand aan de lucht te drogen en uit te wassen, waarna het drijvende materiaal werd gedroogd en gezeefd over zeven van 1 en 0,1 mm. Zo werd een „cysten-compost" verkregen met ± 400 cysten per cm³, met een gemiddelde inhoud van 30 larven per cyste. In totaal werden hierbij ± 6.000.000 cysten verzameld.

DE INOCULATIE-PROEVEN

Eerste proef. Het effect van inoculatie en van sterilisatie (tabel 7)

In het voorjaar van 1948 werd een hoeveelheid besmette duinzandgrond, waarop in 1946 en 1947 een ziek gewas aardappelen verbouwd was, verzameld. Uit een gedeelte werden de cysten door uitspoelen bijna quantitatief verwijderd. Vergeleken werden:

1. Twee potten van de oorspronkelijke, besmette duinzandgrond. Per pot waren aanwezig ongeveer 2.500 cysten = 710 levenskrachtige cysten = 58.000 larven.
2. Twee potten van de uitgespoelde duinzandgrond. Per pot waren nog aanwezig ongeveer 138 cysten = 23 levenskrachtige cysten = 800 larven.
3. Twee potten van de uitgespoelde duinzandgrond, waarin per pot weer een grote hoeveelheid opgespoelde en verzamelde cysten gebracht werd. Per pot waren daarna aanwezig ongeveer 23.000 cysten = 10.600 levenskrachtige cysten = 1.203.000 larven.
4. Als 3, echter na één uur stomen van de zwaarbesmette grond bij ongeveer 100 °C.

Op 11 Mei werden in elke pot vier vierdeparten van dikke Noordeling-knollen gepoot, die tezamen als één plant werden beschouwd. De potten ontvingen een normale kunstmestbemesting en werden geplaatst in een kas. In tabel 7 zijn de gegevens omtrent de groei van de planten samengevat, terwijl afbeelding 14 dit nog eens accentueert.

TABEL 7

Objecten	Normen voor de ontwikkeling	Hoogte van de planten op 22-6-'48	Knolopbrengst per pot op 15-9-'48
1	Natuurlijke besmette grond	35 en 30 cm	95 en 90 g
2	Uitgespoelde grond	40 en 40 cm	160 en 165 g
3	Uitgespoelde grond na her-infectie	20 en 25 cm	60 en 90 g
4	Uitgespoelde grond na her-infectie en stomen	30 en 30 cm	155 en 145 g

Zowel de standcijfers als de knolopbrengsten laten duidelijk de schadelijke invloed van het aardappelaaltje zien, en wel dadelijk, het eerste seizoen na de inoculatie.

Tweede proef. Inoculatie van zes verschillende aantallen aaltjes in drie verschillende grondsoorten (tabel 8)

In het voorjaar van 1946 werden drie series potten, die gevuld werden resp. met onbesmette goed kruimelende *rivierklei*, met onbesmet grofkorrelig *rivierzand* en met onbesmette humusarme *zandgrond*, besmet met cysten. Van elke serie werden telkens twee potten besmet met 0, met 6, met 12, met 24, met 72 en met 120 cysten per 20 cc grond. In 1946 werd in elke pot één Eigenheimer aardappelplant gekweekt, in 1947 en 1948 werd dit herhaald in dezelfde potten met dezelfde grond, nadat de knollen en wortels van het vorige gewas verwijderd waren.

In 1946, dadelijk na het inbrengen der cysten, werden de planten in alle besmette potten, zowel in klei, rivierzand als gewone zandgrond, aangetast. Zwaar ziek werd geen enkele plant. Wel werd de ontwikkeling in de richting van de zwaardere besmettingen geleidelijk aan minder. Na het seizoen 1946 bleek het aantal aaltjes in alle besmette potten sterk gestegen te zijn, hetgeen samengevat is in tabel 8.

In 1947 werden in dezelfde potten met dezelfde grond weer aardappelplanten gekweekt. In de onbesmette potten ontwikkelden de planten zich vrij normaal. In over-

eenstemming met de hoge besmettingsgraad werden de planten in alle besmette potten dadelijk zo zwaar aangetast, dat ze slechts enkele centimeters hoog werden en daarna afstierven (zie afbeelding 15).
Opvallend was, dat de klei-serie over de hele linie, hoewel ook zwaar ziek, een duidelijk betere ontwikkeling vertoonde (afbeelding 15), ondanks het feit, dat deze potten met kleigrond na het gewas 1946 gemiddeld zwaarder besmet waren dan de andere series. Dit moet wel verklaard worden uit de bijzondere invloed, die de grondsoort kan hebben op het ziektebeeld. Een iets snellere groei of een iets latere aantasting blijkt ook in het veld dikwijls grote verschillen in de ontwikkeling van het gewas te veroorzaken.
Op het zwaar zieke aardappelgewas in 1947 zijn wel de aanwezige larven tot aantasting overgegaan, doch zijn, volgens tabel 8, slechts weinig nieuwe cysten en vooral slechts weinig levenskrachtige cysten met eieren en larven gevormd.

In 1948 werd in elk van deze potten met dezelfde grond nog eens een aardappelplant gekweekt. Als in 1946 bleek de ontwikkeling bij de zwaardere besmetting geleidelijk af te nemen. Zwaar ziek als in 1947 werd echter geen enkele plant, in overeenstemming met het geringe aantal aaltjes bij het begin van het seizoen.

Uit de proef blijkt dus, dat in alle drie grondsoorten kunstmatig inbrengen van aaltjes tot aantasting leidt en dat de aaltjes zich daarin vlot vermeerderen. In de hier gebruikte kleigrond blijken de aaltjes zich op het gewas 1946 duidelijk sterker vermeerderd te hebben dan in het rivierzand en in de zandgrond, hetgeen opmerkelijk is aangezien algemeen aangenomen wordt, dat in de zwaarste gronden de vermeerdering het langzaamst gaat. Misschien heeft het in de potten storten van deze kruimelige klei het milieu voor de aaltjes gunstig beïnvloed of de plant tot meer wortelvorming aangezet. Het ziek worden van de planten bleek sterk op en neer te gaan met de besmettingsgraad van de grond. Deze laatste bleek in hoofdzaak bepaald te worden door de stand van het voorgaande aardappelgewas, terwijl de beginbesmetting en de grondsoort hier een minder belangrijke rol gespeeld hebben (zie tabel 8).

Derde proef. Inoculatie van aaltjes in de grond bij organische en minerale bemesting

In het voorjaar van 1946 werden twee rijen betonnen proefbakken besmet met naar schatting 0,6 cysten (à 30 larven) per cm^3 bouwvoor, hetgeen de normale besmettingsgraad van een aardappelmoede bouwvoor benadert. Eén bak van elke rij bleef als contrôle onbesmet. Daarna werd de ene rij elk jaar zwaar bemest met een volledige kunstmestbemesting, de andere rij met een zware stalmestbemesting + aanvullend kunstmest, terwijl elk jaar aardappelen van het ras Eigenheimer werden verbouwd.

In 1946 groeiden de aardappelen in elk van de bakken vrijwel normaal, hoewel ze in de besmette wel aangetast bleken, gezien het voorkomen van cysten op de wortels. In 1947 en volgende jaren bleek duidelijk de invloed van de aaltjes. Het gewas ontwikkelde zich in de besmette bakken steeds duidelijk slechter dan in de onbesmette, zowel bij stalmestbemesting als kunstmestbemesting. Opvallend was, dat in de besmette bakken de schade aan het gewas in 1948 en 1949 minder groot was dan in 1947 (afbeeldingen 16, 17 en 18).

Uit de proef blijkt dus, dat ook hier kunstmatige inoculatie tot aantasting leidde, zowel in de organisch als in de mineraal bemeste grond en dat een jaar na de inoculatie in alle besmette bakken reeds ernstige ziekteverschijnselen optraden.

Vierde proef. Inoculatie van aaltjes in twee zeer vruchtbare gronden met goede structuur

In 1946 werden cysten gebracht in twee zeer vruchtbare, aaltjesvrije gronden met goede structuur om na te gaan of ook daar vermeerdering plaats zou vinden. De veldjes werden één jaar geobserveerd en daarna ontsmet.

a) Op een vloei-terrein van een aardappelmeelfabriek, waarvan men zegt dat het de

TABEL 8

De verandering van het totaal aantal cysten (c), aantal levenskrachtige cysten (lc) en aantal larven (l) bij inoculatie in potten van zes verschillende aantallen aaltjes in drie verschillende grondsoorten, steeds in duplo. Alles per 20 cc grond. Inhoud van de potten is ± 2.400 cc grond

		Geinoculeerde hoeveelheid aaltjes in het voorjaar van 1946 bij alle drie grondsoorten	Hoeveelheid aaltjes na het weinig zieke aardappelgewas in 1946				Hoeveelheid aaltjes na het zwaar zieke aardappelgewas in 1947	Hoeveelheid aaltjes na het matig zieke aardappelgewas in 1948
		Kleigrond Rivierzand Zandgrond	Kleigrond	Rivierzand	Zandgrond	Gemiddeld (afgerond)	Gemiddeld (afgerond)	Gemiddeld (afgerond)
1	c	0	0	0	0	0	0,4	2,1
	lc	0	0	0	0	0	0,1	0,9
	l	0	0	0	0	0	1	58
2	c	6	72	46	39	52	62	112
	lc	3	39	22	18	26	5	28
	l	180	3523	1518	1238	2090	120	2240
3	c	12	83	59	57	66	90	130
	lc	6	41	37	28	35	7	63
	l	360	2895	2910	1678	2490	190	5960
4	c	24	235	133	91	153	175	125
	lc	12	117	70	37	75	10	27
	l	720	11923	5478	2135	6510	290	2720
5	c	72	351	157	159	222	213	175
	lc	36	149	63	45	86	5	40
	c	2160	7740	3018	1908	4220	100	5300
6	c	120	496	229	226	317	269	245
	lc	60	170	78	76	108	2	51
	l	3600	6430	3628	3295	4450	30	3450
Gem.		39	206,2	104.0	95,3	135,0	135	132
		19,5	86,0	45.0	34,0	55,0	5	35
		1170	5419	2759	1709	3290	120	3290

meest ideale bodem-structuur kan benaderen en waarbij een tekort aan organische stof in elk geval uitgesloten is, werd in twee kleine veldjes van vier stammen (met een onbesmette ring eromheen) besmettingsmateriaal gebracht, waarna aardappelen gepoot werden.

Het aantal toegediende cysten bedroeg ± 50.000 (met gemiddeld 30 larven) per plant, hetgeen neerkomt op een normale besmettingsgraad van een aardappelmoede bouwvoor. Alle besmette planten bleken in de loop van het seizoen aangetast te zijn en een groot aantal cysten op hun wortels te dragen. Hun ontwikkeling werd hierdoor echter niet zichtbaar geschaad.

b) In rivierklei met een opvallend goede kruimel-structuur werden in het voorjaar van 1946 drie aardappelknollen gepoot onder gelijktijdige toediening van ± 60.000 cysten (à 30 larven) per knol, en twee knollen zonder toevoeging van cysten.

Elke plant in de besmette grond bleek na enkele maanden aangetast te zijn en cysten op de wortels te dragen. Geen der planten vertoonde echter duidelijke ziekteverschijnselen.

Dus ook in organisch rijk voorziene Veenkoloniale vloeigrond en in goed kruimelende

rivierklei blijken ingebrachte aaltjes zich te bewegen, de plant aan te tasten en zich te vermeerderen.

Het inbrengen van een normale aaltjesbesmetting blijkt niet altijd voldoende om dadelijk aardappelmoeheidsverschijnselen op te wekken, hetgeen reeds eerder werd geconstateerd.

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

Uit de *eerste proef* is duidelijk gebleken, dat het inbrengen van aaltjes dadelijk ziekteverschijnselen kan veroorzaken, terwijl het doden der aaltjes dit weer opheft.

Dat bij kunstmatige infecties een aardappelgewas het eerste jaar nog op de been blijft (*tweede, derde en vierde proef*), is ook bij door anderen verrichte proeven in het buitenland regel geweest (25, 144) en heeft daardoor steeds twijfel gewekt aan het parasitaire karakter en aan de gevaarlijkheid van het aardappelaaltje. Deze twijfel verdwijnt, zodra men rekening houdt met de quantiteiten, die bij het aardappelaaltje regel zijn. Een normaal besmette bouwvoor heeft namelijk per aardappelplant 50.000 tot 200.000 cysten beschikbaar, die tot 5.000.000 larven kunnen bevatten. Met dergelijke aantallen per plant is bij inoculatie-proeven vrijwel nergens gewerkt. Zelfs de hoogste aantallen bij onze proeven in 1946 en 1947 kunnen nog te laag zijn geweest.

Opmerkelijk is het, dat de reeds in 1881 door Kühn (128) gepubliceerde resultaten van acht onder zijn leiding uitgevoerde inoculatie-proeven met het nauw verwante bietenaaltje door geen enkele onderzoeker van het aardappelaaltje in de beschouwing zijn betrokken, hoewel de opzet van de proeven niet doelmatiger had kunnen zijn en het resultaat niet duidelijker het parasitaire en gevaarlijke karakter van deze Heterodera had kunnen aantonen.

Het resultaat van deze blijkbaar te dikwijls vergeten proeven wordt samengevat in tabel 9.

TABEL 9 *Samenvatting van Kühn's inoculatie-proeven met het bietenaaltje*
Wortelgewicht–bladgewicht in g per biet

	Aaltjesvrije grond	Idem gesteriliseerd	Idem gesteriliseerd + aaltjes	Aaltjeszieke grond van een bietenmoe terrein	Idem + kali	Idem gesteriliseerd
	wortel–blad	wortel–blad	wortel–blad	wortel–blad	wortel–blad	wortel–blad
Proef 1	209–322	258–482	113–318	41–229	68–217	275–331
„ 2	355		52	15	16	350
„ 3	468–530		378–467			
„ 4	583–150	422–145	213–194	97– 70	155–148	488–294
„ 5	497–203	579–422	134–266	80– 60	35– 69	616–475
„ 6				31–110	45–146	389–551
„ 7	194–367	273–477	113–336	69–227	102–203	266–516
„ 8	663–756	588–572	147–200	173–369	250–250	437–525
Gemiddeld wortelgewicht van proef 1 t/m 8	424	424	164	72	95,8	403
	100 %	100 %	39 %	16 %	23 %	95 %

Kühn had met zijn proeven dus aangetoond:

1. Dat sterilisatie (door verhitting tot 70 à 100 °C) van aaltjesvrije grond de productiecapaciteit niet sterk beïnvloedt.

2. Dat bijvoeging van inoculatie-materiaal (zwaarbesmette „Rübenabputz", afkomstig van aangetaste bieten) overal een sterke opbrengstdaling veroorzaakt.
3. Dat extra K-bemesting de bietenmoeheid niet opheft.
4. Dat sterilisatie van zwaar zieke grond (verhitten tot 70 à 100 °C) de volle productiecapaciteit terug geeft.

Het is jammer dat Kühn nergens de hoeveelheden inoculatie-materiaal en het aantal aaltjes daarin vermeld heeft. Het aanbrengen van dit inoculatie-materiaal rondom de bietenzaden heeft echter in alle gevallen dadelijk bietenmoeheid veroorzaakt. *Dat de ziekte-symptomen bij de inoculatie-proeven met het aardappelaaltje minder vlot optreden is waarschijnlijk te verklaren uit de snellere ontwikkeling en de grotere weerstand van de uit een knol gegroeide aardappelplant.*

De eigen inoculatie-proeven laten ook bij aardappelmoeheid geen twijfel bestaan aan de rol die het aardappelaaltje speelt bij het ontstaan van de ziekte. Door het slagen van deze proeven is voldaan aan alle vereiste voorwaarden, om het aardappelaaltje zonder voorbehoud de veroorzaker van de aardappelmoeheid te kunnen noemen. De hierna te vermelden gegevens en waarnemingen kunnen dit steeds weer bevestigen en vele schijnbare tegenstrijdigheden, die aanleiding geweest zijn tot het „moeheidsprobleem", verklaren.

§ 3. GRONDMONSTER- EN GEWASSENONDERZOEK

INLEIDING

De veronderstelling is geuit, dat het aardappelaaltje als inheems organisme reeds sedert jaren algemeen verspreid in ons land en elders in West-Europa aanwezig zou zijn geweest. Men sprak van „tot parasiet geworden saprophytische aaltjes, die in de geheele streek als normale en nuttige bewoners in de bouwvoor optreden" (51,117).

Ook nu het parasitair zijn van het aaltje vaststaat kan de bepaling van zijn verspreidingsgebied en de vergelijking van dat gebied met dat van de ziekteverschijnselen in het gewas inzicht geven in het karakter van de ziekte.

Hiervoor werd het volgende verricht.

1. In de jaren 1946 t/m 1949 werden de wortels van vele groeiende aardappelplanten in en rondom bekende aardappelmoeheidshaarden gecontroleerd op het voorkomen van cysten. Op dezelfde wijze werden enkele duizenden andere aardappelgewassen verspreid over ons land gecontroleerd. In vele gevallen werden tevens de bijbehorende grondmonsters onderzocht.
2. In 1947 werden $\pm$ 2.000 grondmonsters onderzocht, die regelmatig verspreid door het gehele land genomen waren op van oudsher zeer eenzijdig met aardappelen beteelde volkstuinen. Per monster werden twee bepalingen van 100 cc grond verricht.
   In 1949 werden meer dan 100.000 verspreid over het land liggende percelen bemonsterd, namelijk alle percelen met aardappelpootgoed en bloembollen. Van elk monster werd 200 cc grond onderzocht.
3. In 1948 werd een der oudste aardappelmoeheidshaarden in Nederland, in het Veenkoloniale gebied te De Krim, systematisch bemonsterd. Van elk perceel $<$ 1 ha werd één grondmonster genomen; grotere percelen werden onderverdeeld. Van elk monster werd 200 cc grond onderzocht op het voorkomen van aardappelaaltjes. De uit deze gegevens samengestelde kaart geeft een duidelijk beeld van het optreden van aardappelmoeheid in de vorm van een haard (afbeelding 19).

RESULTATEN EN DISCUSSIE

De onder 1 genoemde contrôle in en rondom de aardappelmoeheidshaarden en de incidentele contrôle op willekeurige plaatsen in ons land in de jaren 1946 t/m 1949 leerden:

a) dat het aardappelaaltje reeds enkele belangrijke haarden in ons land heeft kunnen vormen, waar het schade aan het aardappelgewas doet, ongeacht de grondsoort.
b) dat in verschillende andere gebieden en in een besmet gebied ook nog op vele percelen beslist geen aaltjes aangetoond kunnen worden, noch op de wortels van het aardappelgewas noch bij onderzoek van grondmonsters.
c) dat in de gebieden en percelen, waar het aaltje optreedt en schade doet, steeds een eenzijdige aardappelteelt (meer dan $^1/_3$ van alle bouwland bezet met aardappelen of vaker dan één keer aardappelen in de drie jaren op dezelfde grond) bedreven wordt.

Een exacter beeld van de mate, waarin het aardappelaaltje reeds in aantoonbare hoeveelheid voorkomt in ons land, gaf het bovengenoemde onderzoek in 1947 van 2000 regelmatig over ons land verspreid genomen grondmonsters, alle genomen van eenzijdig met aardappelen beteelde tuinen. In meer dan 98 % van deze verdachte categorie van percelen konden geen aardappelaaltjes aangetoond worden. De wel besmette monsters bleken opvallend goed samen te vallen met de reeds bekende aardappelmoeheidshaarden.

Nog duidelijker bleek dit bij het reeds genoemde uitgebreide onderzoek in 1949. De reeds bekende haarden werden opnieuw gevonden, anderzijds werden in sommige gebieden 25.000 monsters onderzocht, terwijl geen enkele cyste van het aardappelaaltje geconstateerd werd.

Afbeelding 19 toont het voorkomen van aardappelmoeheid in de vorm van een haard in een uitgestrekt gebied met eenzijdige aardappelteelt, waar gemiddeld ruim 50 % van het bouwland met aardappelen beteeld werd. In 1941 werd de ziekte voor het eerst geconstateerd op bedrijf no 12, dat thans vrijwel geheel besmet is. De mate van besmetting varieert sterk met het bedrijf, hetgeen wijst op verspreiding met werktuigen, stalmest, pootgoed enz. Van twee aan elkaar grenzende bedrijven grenzen dikwijls de besmette percelen ook aan elkaar, hetgeen het overbrengen van de besmetting met de wind demonstreert.

De betreffende haard, waar in 1941 het eerste ziektegeval geconstateerd was, bleek zeven jaar later 3 bij 3 km te beslaan, binnen welk gebied 25 % van alle cultuur-grond (28 % van alle bouwland) aantoonbaar besmet bleek. De grenzen van de haard werden hierbij aan alle zijden gelegd langs het laatste bedrijf, dat nog één of meer aantoonbaar besmette percelen omvatte. Van de 242 besmette percelen van gemiddeld 0,9 ha varieerden de besmettingsgraden van 1 tot ± 1.000 cysten per 200 cc grond. Op nog slechts 29 van deze percelen waren duidelijke verschijnselen van aardappelmoeheid in het gewas door de landbouwer geconstateerd, zodat het aantoonbaar besmette, doch nog niet zieke gedeelte ruim acht maal zo groot was als het bekend zieke gedeelte.

Behalve uit de ligging van de besmette percelen blijkt ook uit hun besmettingsgraden, dat we hier met een zich verspreidende parasiet te doen hebben.

Van de 25 naast elkaar liggende bedrijven met besmette percelen is in tabel 10 per bedrijf weergegeven het percentage besmette percelen, het gemiddeld aantal cysten per 200 cc grond van deze percelen en het percentage van deze cysten, dat gevuld is met levenskrachtige larven.

TABEL 10

Bedrijf no	25	24	23	22	21	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
% besmette percelen . . .	10	10	14	3	9	0	3	9	5	23	32	28	34	**83**	**77**	62	63	67	29	41	50	35	17	9	11
Gemiddeld aantal cysten per 200 cc grond van de besmette percelen	2	73	5	7	1	0	5	13	4	6	13	14	28	**79**	**53**	42	32	33	18	30	25	10	9	22	24
% levenskrachtige cysten .	71	88	57	71	100	0	40	38	75	77	73	74	78	55	43	63	83	78	77	73	67	66	80	72	62

Van de in het centrum van de haard gelegen bedrijven, 11 en 12, is een groter deel van het bedrijf besmet en is het gemiddeld aantal cysten op de besmette percelen groter

Afbeelding 19. Verspreidingsgebied van het aardappelaaltje in een streek met eenzijdige aardappelteelt (gemiddeld meer dan 50 % van het bouwland beteeld met aardappelen), zeven jaren na het optreden van de eerste ziektegevallen op bedrijf no 12. Per perceel van maximaal 1 ha werd een grondmonster van 200 cc onderzocht.

(bedrijf 24 is een uitzondering, doordat van de drie besmette percelen er één zwaar besmet was), terwijl het percentage levenskrachtige cysten kleiner is, hetgeen wijst op oudere populaties in het centrum van de haard.

CONCLUSIES

Uit het bovengenoemde grondmonster- en gewassenonderzoek blijkt duidelijk, dat het aardappelaaltje geen inheems organisme is, doch een nieuwe, zich verspreidende parasiet, die in ons land op een aantal plaatsen voorkomt, doch in aantoonbare hoeveelheden nog beperkt is tot haarden.

§ 4. HET PLEKSGEWIJZE OPTREDEN VAN AARDAPPELMOEHEID

INLEIDING

De eerste verschijnselen van aardappelmoeheid bestaan dikwijls uit plekken in het gewas van enkele meters doorsnede, waarbinnen alle planten zwaar ziek en waarbuiten alle planten goed ontwikkeld zijn, ondanks het feit, dat de laatste als regel ook aangetast zijn. De kleinste plek, die door ons ooit werd waargenomen, had een doorsnede van ongeveer 1 m en besloeg een 7-tal planten. De dikwijls scherpe begrenzing en de vloeiende, meestal ronde of ovale vorm van de plekken zijn typische kenmerken (afbeelding 8). Bij voortzetting van de aardappelteelt vergroten de plekken zich en vloeien ze samen, totdat na enkele jaren het hele perceel ernstig ziek is.

Het ligt voor de hand om de verklaring voor het pleksgewijs optreden van deze en ook van andere bodemziekten te zoeken in een ongelijkmatige verdeling van de pathogene organismen in de grond, hoewel men dit nog vrijwel nergens heeft kunnen bewijzen. Baunacke (25) meende dit voor het bietenaaltje bewezen te hebben, doch O'Brien & Prentice ontkenden het desniettegenstaande voor het aardappelaaltje: „Contrary to Baunacke's observations it has been noted that the cyst content of the soil within the „nematode nest" is often lower than that outwith the nest" (158).
Ook Morgan (150) en Triffitt (202b) deelden deze laatste mening en dachten onder andere aan de invloed van andere parasitaire organismen.

Een geheel andere verklaring voor het pleksgewijs optreden van verschillende ziekten wordt dikwijls gezocht in pleksgewijze verschillen in de samenstelling of structuur van de grond.

Om inzicht te krijgen in het ontstaan van de aardappelmoeheidsplekken werden er een aantal nauwkeurig ten opzichte van hun omgeving onderzocht op structuur van de grond (klinisch), op besmettingsgraad van de grond (door onderzoek van grondmonsters in het laboratorium) en op aantasting der wortels (door schatting van het aantal cysten op de wortels). Van enkele plekken werden bovendien granulaire samenstelling en pH ten opzichte van de omgeving bepaald. Systematische verschillen in de structuur, granulaire samenstelling en pH van de grond op en naast de zieke plekken konden niet worden ontdekt. Wel bleek het oppervlaktelaagje op de zieke plekken als regel iets meer dichtgeslagen te zijn dan normaal, hetgeen vrijwel zeker niet *oorzaak* maar *gevolg* is van de slechte ontwikkeling van het gewas, waardoor regen en wind vrij spel hebben. De besmettingsgraad van de grond en de aantasting der wortels spraken echter een duidelijker taal. Zij volgen hierna.

GEGEVENS

1. *Perceel zandgrond*

In een hoog groeiend gewas Bintje kwamen in 1946 talrijke scherpomlijnde, ernstig zieke aardappelmoeheidsplekken voor van enkele meters doorsnede. Een grote plek van 8 m werd gedetailleerd onderzocht tijdens de groei van het gewas, toen de nieuwgevormde cysten reeds zichtbaar waren op de wortels, doch nog niet in het grondmonster

terecht waren gekomen. Eén monster, bestaande uit enkele steken, werd genomen in het centrum; vier monsters werden genomen langs de binnenrand en vier monsters werden tegenover de vorige genomen langs de buitenrand van de zieke plek. Het aantal cysten per 20 cc grond was in het centrum 45, langs de binnenrand 11, 11, 13 en 11 (gemiddeld 11½), langs de buitenrand 8, 11, 6 en 9 (gemiddeld 8½). Als men mag aannemen, dat de voor het gewas fatale drempelwaarde van de besmetting ligt midden tussen de besmettingsgraad van het nog juist zieke en van het nog juist gezonde gewas, dan zou deze zijn (11½ + 8½) : 2 = 10 cysten per 20 cc grond.

Naar het bij deze drempelwaarde behorende aantal levenskrachtige cysten en larven is slechts te gissen, aangezien het aantal larven, dat uit de cysten is gelokt en aan de aantasting heeft deelgenomen niet meer te bepalen is. Het aantal levenskrachtige cysten van de drempelwaarde ligt in elk geval beneden het totaal aantal cysten (aangezien hierbij ook steeds oude, leeggelopen cysten inbegrepen zijn) en boven het aantal nog aanwezige levenskrachtige cysten, ligt dus tussen 4 en 10.

De wortels van de planten in de zieke plek waren kort en stomp met afgerotte, bruine toppen; buiten de plek waren ze vrijwel normaal ontwikkeld en blank van kleur. Het aantal cysten op de wortels was zowel in als buiten de plek groot.

2. *Perceel zandgrond*

In een aardappelrassenproefveld kwam in 1946, dwars door verschillende veldjes heen, een 10 m grote, cirkelvormige aardappelmoeheidsplek voor met een ernstig ziek gewas met veel cysten op de wortels. Het aantal cysten in de grond werd bepaald aan vijf grondmonsters, namelijk twee monsters, die elk de halve plek besloegen, twee monsters juist buiten de plek in het gezond uitziende, hoewel cysten-dragende gewas en één monster in het gezond uitziende gewas op 30 m afstand van de plek. De gevonden aantallen cysten waren per 20 cc grond resp. 19 en 13, 5 en 3, en 1.

Op de plek waren de planten in Juni reeds bezig af te sterven; het verbruinende, afrottende wortelstelsel was dicht bezet met cysten. Buiten de plek waren de wortelstelsels normaal, terwijl het aantal cysten veel kleiner was.

3. *Perceel zavelgrond*

Een perceel Bintje vertoonde in 1948 een zeer goede stand, met uitzondering van twee scherpbegrensde, ronde aardappelmoeheidsplekjes, elk van ± 3 m doorsnede. Het gewas was op de plekken ernstig ziek met vele cysten op de wortels, vlak daarbuiten was het normaal ontwikkeld ondanks cysten op de wortels.

Bij elk der plekken werden weer negen grondmonsters in het groeiende gewas genomen, namelijk één in het centrum, vier langs de binnenrand en vier langs de buitenrand der zieke plek. Het aantal cysten per 20 cc grond was bij de eerste plek in het centrum 21, langs de binnenrand 14, 4, 9 en 5 (gemiddeld 8), langs de buitenrand resp. 5, 7, 3 en 2 (gemiddeld 4,2) en bij de tweede plek in het centrum 13, langs de binnenrand 11, 8, 7 en 7 (gemiddeld 8,2) en langs de buitenrand resp. 4, 1, 2 en 1 (gemiddeld 2).

4. *Bodembesmetting in en buiten een groot aantal voor het eerst optredende aardappelmoeheidsplekken*

Van een groot aantal voor het eerst optredende aardappelmoeheidsplekken, die in de jaren 1946 t/m 1948 werden onderzocht, zijn de gegevens betreffende de besmettingsgraad van de grond samengevat in tabel 11. Aangezien jaar, aardappelras en bodemstructuur geen enkel aanknopingspunt gaven, zijn deze gegevens weggelaten en is alleen het aantal *cysten* vermeld. Daar de monsters alle genomen werden tijdens de groei van het aardappelgewas, is de op dat ogenblik aanwezige resterende besmettingsgraad in *levenskrachtige cysten* en *larven* onbruikbaar. Aangezien al deze onderzochte plekken juist uitbrekende gevallen van aardappelmoeheid waren, mag in dit geval het aantal *cysten* als een zeer bruikbare maat worden beschouwd.

TABEL 11

Aantal cysten per 20 cc grond in en buiten een aantal voor het eerst optredende aardappelmoeheidsplekken, bepaald door het nemen van grondmonsters tijdens de groei van het aardappelgewas, in de jaren 1946 t/m 1948. Elk gegeven is het gemiddelde van twee bepalingen ($\sigma_{\bar{x}}$ *is* $\pm$ 11 %)

Perceel		A. In de plek	B. Juist buiten de plek	$\frac{A+B}{2}$
1 (lichte zandgrond)	*a*	12	6	9
	b	10	7	8½
	c	6	8	7
	d	9	7	8
	e	8	2	5
	f	11	6	8½
2 (lichte zandgrond)	*a*	8	4	6
	b	9	4	6½
	c	7	4	5½
	d	6	4	5
	e	15	6	10½
	f	15	0	7½
	g	5	1	3
3 (zavelgrond)	*a*	24	6	15
	b	30	28	**29**
	c	13	2	7½
	d	18	8	13
	e	19	11	15
4 (zavelgrond)		6	2	4
5 (zavelgrond)		35	8	21½
6 (zandgrond)	*a*	13	0	6½
	b	17	3	10
7 (zandgrond)		17	5	11
8 (lichte zandgrond)		27	4	15½
9 (lichte zandgrond)		36	6	21
10 (lichte zandgrond)		19	5	12
11 (duinzandgrond)		14	3	8½
12 (duinzandgrond)	*a*	4	1	2½
	b	**2**	2	**2**
13 (duinzandgrond)	*a*	10	8	9
	b	8	5	6½
14 (zavelgrond)		13	12	12½
15 (duinzandgrond)		7	2	4½
16 (zandgrond)	*a*	26	0	13
	b	11	0	5½
17 (duinzandgrond)		9	1	5
18 (duinzandgrond)		4	0	**2**
19 (zandgrond)		32	8	20
20 (zandgrond)		12	3	7½
21 (rivierklei)		12	3	7½
22 (dalgrond)		18	5	11½
23 (dalgrond)		9	1	5
24 (zavelgrond)		5	0	2½
25 (zavelgrond)		24	22	23
26 (zavelgrond)		27	17	22
27 (zavelgrond)		**45**	8	26½

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

De besmettingsgraad blijkt in het centrum van juist uitbrekende aardappelmoeheidsplekken het zwaarste te zijn en van daar uit geleidelijk maar toch vrij snel te dalen. Het slechts enkele centimeters hoge gewas op vele plekken, het normaal ontwikkelde gewas er omheen en de scherpe grens tussen beide wijzen op een geringe beweeglijkheid van

de aaltjes, in overeenstemming met de gegevens op blz. 48 en tevens op het voorkomen van een fatale drempelwaarde in de aantasting.

Het aantal nieuwgevormde cysten op de wortels buiten de plek is vaak groter dan bij het ernstig zieke gewas in de plek. Dit is niet een gevolg van een zwaardere aantasting buiten de plek, integendeel, doch van een grotere efficiency bij de vermeerdering van de aaltjes op het betergroeiende gewas, in overeenstemming met de gegevens op blz. 89. Ten gevolge hiervan kan *na* dit gewas de besmettingsgraad buiten de plek soms de hogere zijn geworden, terwijl de verhouding tussen aantal levende aaltjes en totaal aantal cysten in en buiten de oorspronkelijke plek verschillend geworden kan zijn. O'Brien & Prentice (158), die dikwijls meer cysten in het grondmonster buiten de plekken vonden, hebben vrijwel zeker gewerkt met deze oudere plekken. Hun verklaring, dat de aaltjes na op de plekken de planten ziek gemaakt te hebben, deze verlaten en de fors groeiende planten rondom de plek prefereren, strookt niet met de geringe beweeglijkheid van de jonge larven en met het onbeweegbaar vastgehecht zijn van de eenmaal binnengedrongen aaltjes. Het grote aantal cysten op de wortels van de fors groeiende planten behoeft bovendien geen speciale verklaring, aangezien ook bij een geringe besmettingsgraad buiten de plek voldoende larven aanwezig zijn om onder deze gunstige omstandigheden veel cysten te vormen.

Hoewel dus de opeenhoping van aaltjes juist op de zieke plekken als vaststaand beschouwd kan worden, is daarmee de oorzaak van het ontstaan van deze bodemkundig zo fascinerende scherpbegrensde aaltjeshaarden nog niet gegeven. Zij ligt echter in de voorgaande gegevens geheel besloten en is zuiver biologisch, zonder bodemkundige aspecten. De plekken zijn het gevolg van onbewust verrichte locale infecties door een toevallig verspreide cyste of door een kluitje besmette grond. Dit is ongewild reeds bewezen, doordat elke kunstmatige infectie tot nu toe gelukte en, eventueel na vermeerdering op enkele aardappelgewassen, ter plaatse ziekte in het gewas veroorzaakte.

Het ontstaan van de plekken is echter ook exact te reconstrueren met behulp van de op blz. 29 en 48 uitgewerkte gegevens over de biologie van het aaltje. Een plek is de resultante van de vermeerdering en van de verplaatsing van de aaltjes, uitgaande van de weinige op een bepaald punt ingebrachte cysten. Pas na vermeerdering op enkele aardappelgewassen zal het aantal aaltjes voldoende groot zijn om op de door de verplaatsing van de larven steeds groter wordende plek ziekteverschijnselen te veroorzaken. Een onbewust verrichte infectie, die als regel slechts enkele tot enkele honderden cysten zal bedragen, zal pas na een viertal aardappelgewassen aangegroeid kunnen zijn tot 100.000 à 1.000.000 cysten (als resultante van de jaarlijkse vermeerdering van 1 op 10), terwijl de doorsnede van de haard dan ongeveer 2 m kan bedragen (als resultante van de verplaatsing der vrije larven temidden van het groeiende gewas van hoogstens 25 cm per seizoen). Pas dan kan de besmettingsgraad van de grond in de haard de waarde benaderen, waarbij het gewas te gronde kan gaan ($\frac{1}{2}$ à 1 levenskrachtige cyste per cm^3 van de bouwvoor); in voorgaande jaren was dit nog niet het geval. Hierin schuilt tevens de verklaring van het feit, dat aardappelmoeheidsplekken vrijwel zonder uitzondering enkele meters doorsnede hebben. Slechts wanneer men de bouwvoor ter plaatse geheel zou vervangen door zwaar zieke grond, zou men bij één enkele aardappelplant in een gewas ziekteverschijnselen kunnen verwekken.

De mogelijkheid blijft echter open, dat ook andere, b.v. bodemkundige, factoren een rol kunnen spelen bij het optreden van verschillen in besmettingsgraad van een aardappelmoe perceel. Dikwijls wordt pleksgewijze of strooksgewijze optreden van de ziekteverschijnselen geconstateerd, ook waar men een gelijkmatige uitgangsbesmetting mag vermoeden. Deze onregelmatige ontwikkeling van het gewas correspondeert als regel wel degelijk met verschillen in besmettingsgraad van de grond. De reeds genoemde decimale vermeerdering van de aaltjes, die tijdens de incubatie-tijd van de ziekte een

rol speelt, zou op plekken met een afwijkende structuur of met een iets lichtere grond wat groter kunnen zijn, waardoor na enkele jaren op deze plekken een groter veelvoud aan cysten aanwezig kan zijn. Het als regel eerst uitbreken van aardappel- en bietenmoeheid op de lichte „koppen" in een perceel zou hierdoor veroorzaakt kunnen worden. Eveneens zal bij een gelijkmatig opkomende aaltjesbesmetting de groei het eerste kunnen verdwijnen op plekken, waar ook andere factoren de planten benadelen, b.v. op Rhizoctonia-plekken, plekken met een slechte structuur of met kaligebrek. In uitzonderingsgevallen, namelijk wanneer de draagkracht van de plant de aaltjesaantasting nog juist zou kunnen opvangen, kunnen deze bijkomstige factoren de doorslag geven en zich duidelijk manifesteren in de groei van het gewas.

§ 5. HET VERBAND TUSSEN BESMETTINGSGRAAD VAN DE GROND EN ZIEK WORDEN VAN HET AARDAPPELGEWAS

INLEIDING

Morgan (1925 (150)) en ook andere oudere auteurs meldden, dat de variatie in stand van het aardappelgewas niet correspondeerde met het aantal *cysten* in de grond.

Smith & Prentice (1929 (182)) vonden, dat: „where eelworm disease has been noted recently there is a positive association of the intensity of disease and cyst content of the soil". Na 3–4 jaren aardappelmoeheid zou deze positieve correlatie al niet meer aanwezig zijn.

Volgens Miles, Henderson & Miles (1943 (146)) lijdt op zandige gronden een aardappelgewas vrijwel niet, zolang de „viable cyst"-concentratie minder dan 10 per 10 cc grond is. Ze melden verder: „Crops free from signs of „potato sickness" or „potato root eelworm disease" can be grown on land heavily infested with root eelworms (viable cyst concentration exceeding 25/10 cc), if no other adverse conditions, such as unsuitable weather, lack of available food or incidence of fungus disease, affects the growth of the crops; but yields from heavily infested land are not likely to be more than moderate."

Goffart (1933 (94)) zegt over het verwante haveraaltje: „Schwer ist jedoch die Frage zu beantworten ob beim Anbau von Hafer auf Böden mit einem schwachen bis mittleren Verseuchungsgrad eine Schädigung der Haferfrucht eintreten wird oder nicht, da hierfür, wie später gezeigt wird, verschiedene Faktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Vorfrucht und Düngung entscheidend sind."

Hellinga's onderzoek ten aanzien van het bietenaaltje (107) leerde, dat bij 10 punten van zijn schaal (neerkomende op 10 levenskrachtige cysten per 75 g grond) reeds zeer ernstige schade aan het bietengewas verwacht kan worden.

De gehele, met succes bekroonde advies-dienst van het Instituut voor Rationele Suikerproductie is gebaseerd op het verband tussen de besmettingsgraad van bietenaaltjes in de grond en de groei van het gewas.

Ditzelfde is het geval met de advies-diensten in Yorkshire en Lincolnshire van de „National Agricultural Advisory Service" in Engeland, die adviezen geven voor de verbouw van aardappelen op besmet terrein. Ze leggen de gevaarlijke grenswaarde bij ongeveer 5 „viable cysts" per 10 g grond (15).

HET EIGEN CIJFER-MATERIAAL

1. Verschillende malen, in verschillende jaren en onder uiteenlopende omstandigheden, werden de besmettingsgraden bepaald van aardappelmoede percelen, juist voordat ze met aardappelen beteeld werden.

In tabel 12 zijn van deze percelen vermeld: de besmettingsgraad van de grond en de ontwikkeling van het gewas als maat voor de hevigheid der ziekteverschijnselen. Als nadere aanduiding voor de betreffende gewassen werden grondsoort en jaartal vermeld;

TABEL 12 *Het verband tussen het aaltjes-potentieel in de grond en de hevigheid der aardappelmoeheidsverschijnselen*

Perceel	Jaar	Standcijfer (10 = gezond), opbrengstcijfer of andere aanduiding van de hevigheid der aardappelmoeheidsverschijnselen in het gewas	Besmettingsgraad per 20 cc grond juist vóór het poten van het aardappelgewas als gemiddelde van n bepalingen. De standaardafwijking voor de *enkele* bepaling is 16; 31 en 44 %, resp. voor het totaal aantal cysten (c), levenskrachtige cysten (lc) en larven (l)			
			c	lc	l	n
Zavelgrond I	1945	Matig ziek (16,9 ton/ha)	20	5	100	16
		Zwaar ziek (3,5 ton/ha)	43	22	1050	16
	1945	Matig ziek (18,2 ton/ha)	19	5	90	16
		Zwaar ziek (2,8 ton/ha)	34	14	560	16
	1946	Matig ziek (22,1 ton/ha)	27	6	80	24
		Ziek (17,4 ton/ha)	37	14	340	24
	1946	Matig ziek (24,9 ton/ha)	18	5	70	24
		Ziek (18,4 ton/ha)	29	10	210	24
	1947	Goed ontwikkeld (31,6 ton/ha)	26	6	300	24
		Matig ziek (25,5 ton/ha)	43	16	820	24
	1947	Goed ontwikkeld (28,5 ton/ha)	24	6	310	24
		Matig ziek (23,5 ton/ha)	35	13	660	24
	1948	Zwaar ziek (9,9 ton/ha)	67	22	1890	48
		Zwaar ziek (9,9 ton/ha)	53	17	1260	48
Zavelgrond II	1947	Matig ziek	28	5	190	2
		Matig ziek	28	8	600	2
	1948	Matig ziek	20	8	490	8
			21	4	190	8
Zavelgrond III	1946	Matig ziek (21,8 ton/ha)	20	**2**	**30**	96
			23	2	40	96
	1947	Matig ziek (28,4 ton/ha)	23	4	80	96
			26	5	110	96
	1948	Ziek (13,5 ton/ha)	39	15	1400	144
		Ziek (12 ton/ha)	54	20	2070	144
Zavelgrond IV	1946	Zwaar ziek	8	**3**	**100**	60
	1948	Goed ontwikkeld	13	4	220	180
Zavelgrond V	1946	Matig ziek	21	8	200	16
Zavelgrond VI	1946	Matig ziek	35	14	530	20
	1947	Matig ziek	31	14	710	60
Zavelgrond VII	1946	Ziek	13	7	180	16
	1947	Zwaar ziek	23	16	840	16
Zavelgrond VIII	1946	Zwaar ziek	61	6	130	16
	1948	Goed ontwikkeld	66	7	380	64
Zavelgrond IX	1947	Matig ziek	17	5	470	96
Zavelgrond XII	1947	Ziek	14	6	590	72
Zavelgrond XIII	1948	Zwaar ziek	9	5	540	28
		Vrijwel gezond	2	1	40	28
Zavelgrond XIV	1948	Matig ziek	41	9	690	24
Dalgrond I	1946	Zwaar ziek	36	21	1830	24
		Zwaar ziek	24	12	1130	24
	1947	Goed ontwikkeld (36 ton/ha)	67	**21**	**1030**	30
		Goed ontwikkeld (37 ton/ha)	51	**19**	**1060**	30
	1948	Zwaar ziek	79	21	1450	18
		Goed ontwikkeld	52	5	160	18
		Goed ontwikkeld	42	5	240	18
	1948	Zwaar ziek	66	25	1990	18
		Goed ontwikkeld	35	6	310	18
		Goed ontwikkeld	40	7	460	18
Dalgrond II	1946	Ziek	22	14	1320	8
	1947	Goed ontwikkeld	33	17	1430	8

TABEL 12 (vervolg)

Perceel	Jaar	Standcijfer (10 = gezond), opbrengstcijfer of andere aanduiding van de hevigheid der aardappelmoeheidsverschijnselen in het gewas	Besmettingsgraad per 20 cc grond juist vóór het poten van het aardappelgewas als gemiddelde van n bepalingen. De standaardafwijking voor de *enkele* bepaling is 16; 31 en 44 %, resp. voor het totaal aantal cysten (c), levenskrachtige cysten (lc) en larven (l)			
			c	lc	l	n
Dalgrond III	1947	Matig ziek	36	18	1520	24
	1948	Goed ontwikkeld	32	7	340	162
		Ziek	42	14	700	18
Dalgrond V	1946	Matig ziek	32	11	1010	16
	1948	Goed ontwikkeld	66	5	160	48
	1946	Matig ziek	35	11	1000	16
Dalgrond VI	1947	Goed ontwikkeld	60	**19**	**1310**	80
Dalgrond VII	1947	Ziek	22	9	450	16
Dalgrond VIII	1947	Ziek	40	20	1320	28
Dalgrond IX	1947	Ziek	37	13	910	12
Dalgrond X	1947	Ziek	25	16	1520	28
Dalgrond XI	1947	Matig ziek	38	8	340	72
Dalgrond XII	1947	Matig ziek	52	**26**	**2480**	12
	1948	Ziek	64	19	1080	36
Dalgrond XIII	1946	Goed ontwikkeld	24	2	100	300
Duinzandgrond I	1945	Ziek	19	4	240	112
	1946	Ziek (11,3 ton/ha)	15	4	190	360
		Matig ziek (21,7 ton/ha)	10	2	100	180
	1947	Ziek (5,9 ton/ha)	20	4	290	120
	1947	Zwaar ziek	18	7	600	20
		Zwaar ziek	12	5	400	16
	1948	Matig ziek (25,8 ton/ha)	21	6	510	240
		Goed ontwikkeld (37 ton/ha)	13	1	70	96
Zandgrond I	1947	Goed ontwikkeld	6	2	80	28
Zandgrond IV	1947	Zwaar ziek: opbrengst nihil	66	23	2080	40
Zandgrond V	1947	Ziek	14	7	400	2
Ringen	1947	Zwaar ziek	18	9	520	16
	1948	Matig ziek	35	13	760	24

de gegevens over bewerking, bemesting en klinisch te beoordelen structuur-toestand van de grond en over aardappelras gaven geen aanknopingspunten en werden daarom weggelaten. Wanneer van hetzelfde perceel onder hetzelfde jaartal twee of meer gevallen zijn vermeld, dan betreft dit gedeelten, die in besmettingsgraad en in voorvrucht verschillen, doch die verder geheel vergelijkbaar zijn.

Uit tabel 12 blijkt, dat ernstige aardappelmoeheidsverschijnselen geconstateerd werden bij besmettingsgraden, variërende van 3 tot 26 levenskrachtige cysten met resp. 100 tot 2480 larven per 20 cc grond, terwijl in andere gevallen nog goed ontwikkelde gewassen verbouwd konden worden bij besmettingsgraden van 21, 19 en 19 levenskrachtige cysten met resp. 1030, 1060 en 1310 larven per 20 cc grond. In een enkel geval werd reeds vanaf 2 levenskrachtige cysten met 30 larven per 20 cc grond een zichtbare groeivertraging geconstateerd.

Voor alle gevallen van de tabel waarvoor dit berekend kan worden ligt de grenswaarde, waarbij het gewas zich niet meer staande kon houden, voor levenskrachtige cysten tussen 5 en 22, 5 en 14, 6 en 14, 5 en 10, 6 en 16, 6 en 13, 5 en 21, 7 en 25, 7 en 14, 2 en 4, 1 en 6 en voor de larven tussen 100 en 1050, 90 en 560, 80 en 340, 70 en 210, 300 en 820, 310 en 660, 240 en 1450, 460 en 1990, 340 en 700, 100 en 190, 70 en 510, steeds gerekend per 20 cc grond.

2. Vele malen werden besmettingsgraden bepaald in en buiten zieke plekken tijdens de groei van het aardappelgewas.

Het aantal op dat moment in de grond aanwezige levenskrachtige cysten resp. larven is slechts het restant van het aaltjes-potentieel, dat in het voorjaar aanwezig is geweest en de plant heeft bedreigd en behoeft dus niet in verband te staan met de stand van het gewas op dat moment. Waardevol is dan echter het *totaal aantal cysten* (lege + levenskrachtige), dat nog vrijwel even groot zal zijn als vóór het groeiseizoen dank zij de resistentie van de cyste-wand. Vooral gegevens van voor het eerst optredende aardappelmoeheidsplekken zijn bruikbaar, aangezien het aantal cysten behorende bij de grenswaarde juist aan de rand van de plekken hier vrij nauwkeurig is te bepalen door het gemiddelde te nemen van de besmettingsgraden juist binnen en juist buiten de scherpbegrensde rand. Bovendien hebben we dan te maken met jonge, opkomende aaltjes-populaties, waarin nog geen grote aantallen lege cysten voorkomen, zoals in grond waarop reeds enige jaren zieke gewassen verbouwd zijn. In aansluiting hierbij geldt als voorwaarde, dat de bemonstering is verricht, voordat het te velde staande gewas zelf volgroeide cysten heeft gevormd, die in het grondmonster terecht zouden komen en bovengenoemde voordelen zouden doen verdwijnen.

Tabel 11 gaf reeds de besmettingsgraden juist *binnen* en juist *buiten* 27 voor het eerst optredende aardappelmoeheidsplekken en de daarbij behorende aantallen cysten juist op de rand. Het aantal cysten in de zieke plekken varieerde van 2 tot 45, het aantal cysten in de rand van 2 tot 29 per 20 cc grond.

Aangezien het hier jonge, opkomende populaties betreft, waarvan de opbouw nog nimmer beperkt is geweest door de draagkracht van de plant, kan ongeveer aangegeven worden met hoeveel levenskrachtige cysten resp. larven deze aantallen cysten overeen komen. Van een groot aantal percelen, waarop het aardappelgewas vrijwel zeker nog nooit aardappelmoeheidsverschijnselen vertoond had, doch waarop volgens grondonderzoek een aaltjes-populatie in opbouw verkeerde, is ter vergelijking de samenstelling van de in het voorjaar aanwezige aaltjes-populatie voorgesteld in tabel 13. In dergelijke jonge populaties blijken er volgens tabel 13 gemiddeld per cyste dus ongeveer 0,74 levenskrachtige cysten resp. 90 larven aanwezig te zijn.

Het gewas op de in tabel 11 genoemde plekken zal dus ziek zijn geworden bij besmettingsgraden van 1,48 tot 21,46 levenskrachtige cysten, resp. 180 tot 2610 larven per 20 cc grond. Opgemerkt zij, dat de duinzand-percelen in tabel 11 relatief te lage waarden kunnen geven, aangezien de losse ondergrond en vooral ook de nu en dan uitgevoerde diepe grondbewerking maken, dat het 20 cm diep gestoken grondmonster het aanwezige aaltjes-potentieel dikwijls onvolledig weergeeft. Te hoge waarden bij het omrekenen van cysten op levenskrachtige cysten en larven zouden worden gevonden voor die plekken, die uitbreken ondanks een vrij ruime vruchtwisseling, aangezien daarbij een relatief hoger opgevoerde aaltjesbesmetting afgewacht moet worden, voordat enige jaren later nog plekken in het gewas zichtbaar kunnen worden.

3. Vele malen werden nog besmettingsgraden bepaald van zieke en gezonde percelen en gedeelten van percelen tijdens de groei van het aardappelgewas, als bij 2, echter onder minder goed gecontroleerde omstandigheden doordat het als regel niet scherpbegrensde plekken en niet jonge besmettingsgraden betrof. Ook werd niet altijd bemonsterd voordat de eerste cysten op het gewas volgroeid waren.

In tabel 14 zijn van deze gevallen vermeld: de ontwikkeling van het gewas als maat voor de hevigheid van de ziekteverschijnselen en de besmettingsgraad van de grond tijdens de groei van het gewas. Als aanduiding van de betreffende gewassen werden grondsoort en jaartal vermeld. Wanneer van hetzelfde perceel onder hetzelfde jaartal twee of meer gevallen vermeld zijn, dan zijn deze, behalve ten aanzien van de aaltjes-

TABEL 13

Samenstelling van een 50-tal aaltjes-populaties-in-opbouw op terreinen, waar vóór de bemonstering nog nooit aardappelmoeheidsverschijnselen geconstateerd waren. Bemonstering tijdens de winter

Perceel no	Tijd van bemonstering	Totaal aantal cysten per 20 cc grond	Samenstelling van de populatie		
			Aantal stukgedrukte cysten	Aantal levenskrachtige cysten hiervan	Totaal aantal larven, door schatting bepaald
1	1946–1947	20	20	14	1990
2	1948–1949	6	6	5	250
3	,,	6	6	6	1250
4	,,	6	6	6	510
5	,,	9	9	7	650
6	,,	20	11	10	810
7	,,	20	20	14	810
8	,,	6	6	4	80
9	,,	6	6	6	670
10	,,	12	12	5	570
11	,,	6	6	4	1100
12	,,	35	10	7	540
13	,,	30	10	6	270
14	,,	20	10	9	1100
15	,,	25	9	7	1330
16	,,	9	9	2	380
17	,,	20	10	4	410
18	,,	20	11	8	1230
19	,,	8	8	8	930
20	,,	50	12	8	1200
21	,,	35	10	7	880
22	,,	20	9	9	1090
23	,,	6	6	3	600
24	,,	10	10	9	790
25	,,	20	9	9	1170
26	,,	8	8	4	150
27	,,	10	10	6	250
28	,,	14	14	9	150
29	,,	14	14	7	450
30	,,	40	10	8	980
31	,,	40	9	5	780
32	,,	40	10	7	370
33	,,	6	6	5	740
34	,,	60	10	10	870
35	,,	25	11	10	1330
36	,,	6	6	3	110
37	,,	20	9	5	630
38	,,	15	10	8	1370
39	,,	20	10	7	830
40	,,	30	11	8	1450
41	,,	6	6	4	270
42	,,	7	7	7	820
43	,,	30	10	8	870
44	,,	6	6	5	640
45	,,	7	7	7	850
46	,,	50	10	10	2780
47	,,	60	10	8	1980
48	,,	30	10	6	770
49	,,	25	10	8	930
50	,,	12	12	10	2120
Som			477	352	43100
Verhouding			1	0,74	90 [1]

[1]) Het is waarschijnlijk, dat het aantal larven aan de lage kant is, aangezien het door schatting bepaald is bij serie-onderzoek, waarbij geen bijzondere aandacht aan de inhoudsbepaling van de cysten besteed kon worden. Als regel verkrijgt men dan te lage waarden.

besmetting, gelijkwaardig en dus goed vergelijkbaar.

Tabel 14 geeft als hoogste besmettingsgraden die tot nu toe in Nederland *in* het gewas geconstateerd zijn: 107 cysten of 45 levenskrachtige cysten of 1950 larven per 20 cc grond. In Engeland, waar de ziekte langer is, zijn de maxima meer dan drie maal zo hoog (160).

Hoewel het aantal *cysten* als regel slechts een zeer globale maat voor de besmettingsgraad is, kan het hier dienen om de *bovengrens* van het aantal *levenskrachtige cysten* bij het begin van het seizoen in de verschillende gevallen aan te geven. Het aantal levenskrachtige cysten is in elk geval lager dan het aantal cysten of, rekening houdende met tabel 13, in elk geval lager dan 0,74 × het aantal cysten. Uit tabel 14 blijkt dus, dat ernstige ziekteverschijnselen zijn opgetreden bij een besmettingsgraad die per 20 cc grond in elk geval lager was dan bijvoorbeeld (vet in de tabel): 19, 13, 5, 15, 15, 11, 13, 13, 8, 12, 15, 15, 16, 13, 8, 13, 15, 15, 5, 18, 11, 4, 18, 8, 4 en 9 maal 0,74 in levenskrachtige cysten en maal 90 in levenskrachtige larven.

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

Uit het cijfer-materiaal van de tabellen 11, 12 en 14 blijkt het strikte verband tussen de besmettingsgraad van de grond en de hevigheid van de ziekteverschijnselen binnen hetzelfde gewas.

Bij vergelijking van de verschillende gewassen blijkt echter ook duidelijk de grote invloed, die jaar, grondsoort, bemesting en behandeling op het wel of niet ziek worden van een gewas bij aanwezigheid van een bepaalde hoeveelheid aaltjes kunnen hebben.

Aardappelmoeheidsverschijnselen blijken enerzijds in de practijk reeds op te kunnen treden bij 2 à 3 levenskrachtige cysten met ongeveer 100 larven per 20 cc grond, vooral wanneer de groei van het gewas door ongunstige factoren, zoals droogte, nachtvorst of onvoldoende bemesting geremd wordt. Anderzijds kunnen ze onder zeer gunstige groeiomstandigheden *soms* bij een 10-voudige aaltjesbesmetting wel achterwege blijven. Of een gewas bij een hoge besmettingsgraad van de grond de aantasting zal overgroeien is echter niet te voorspellen en niet met zekerheid door cultuur-maatregelen te beïnvloeden. Bij een besmettingsgraad boven 10 levenskrachtige cysten met een gezamenlijke inhoud van ongeveer 800 larven per 20 cc grond bleek in meer dan de helft van de gevallen ondanks goede verzorging een misgewas te ontstaan.

Opgemerkt dient te worden, dat in het kader van het evenwicht plant-parasiet een besmettingsgraad van 2 levenskrachtige cysten met 100 larven per 20 cc grond potentieel niet laag is en dat een verschil tussen 2 en 20 levenskrachtige cysten resp. 100 en 2000 larven biologisch niet groot is. 100 larven per 20 cc grond betekenen een besmettingspotentieel van ongeveer 250.000 larven per aardappelplant, hetgeen altijd nog een veelvoud is van het aantal cysten, dat de plant op zijn hoogst kan dragen. En het hele gebied tussen de laagste besmettingsgraad, waarbij nog ziekteverschijnselen geconstateerd werden en de hoogste besmettingsgraad waarbij nog een goed gewas verbouwd kon worden, kan door de vermeerdering van de aaltjes op één enkel aardappelgewas overbrugd worden.

§ 6. DE DYNAMIEK VAN DE BESMETTINGSGRAAD ONDER INVLOED VAN HET AARDAPPELGEWAS

INLEIDING

Het grillige in het optreden van de aardappelmoeheidsverschijnselen heeft dikwijls verwarrend gewerkt, aangezien men hierdoor naast de aaltjes ook aan andere onvolledig bekende factoren een rol toebedeelde bij het veroorzaken van de ziekte. Dat de aaltjesbesmetting van de grond, die zonder waardplanten vele jaren aanwezig kan blijven, zeer dynamisch kan zijn onder invloed van het aardappelgewas, werd maar zelden begrepen.

TABEL 14 *De besmettingsgraad van de grond in zieke en gezonde percelen en gedeelten van percelen tijdens de groei van een aardappelgewas*

Perceel no	Seizoen	Standcijfer (10 = gezond) of andere aanduiding van de hevigheid der aardappelmoeheids-verschijnselen	Besmettingsgraad per 20 cc grond in het te velde staande aardappelgewas als gemiddelde van n bepalingen. De standaardafwijking voor de *enkele* bepaling is 16; 31 en 44 %, resp. voor het totaal aantal cysten (c), levenskrachtige cysten (lc) en larven (l)			
			c	lc	l	n
1 (zavelgrond)	1946	ziek	17	5	140	16
2 (dalgrond)	1946	3	28	10	370	2
		10	8	2	40	2
		8	4	1	10	2
		9	1	0	0	2
3 (dalgrond)	1946	zieke plek	30	11	420	2
		gezonde rand	7	1	30	2
4 (dalgrond)	1946	ziek	26	9	500	4
		ziek	27	5	160	4
5 (dalgrond)	1946	zwaar ziek	26	13	670	2
		vrij gezond	14	2	30	2
6 (dalgrond)	1946	gezonde plek	34	0	0	2
		zieke omgeving	30	4	180	2
	1946	gezonde plek	57	13	400	4
		zieke omgeving	23	13	560	8
7 (dalgrond)	1946	6	26	5	180	2
		8	22	6	260	2
8 (dalgrond)	1946	zieke plek	65	45	1790	2
		zieke plek	43	33	1950	2
		zieke plek	31	21	760	2
		zieke plek	32	16	610	2
9 (dalgrond)	1946	gezonde plek	72	12	380	4
		zieke omgeving	107	12	380	4
10 (dalgrond)	1946	ziek	37	14	780	24
		ziek	23	10	550	24
11 (dalgrond)	1946	ziek	107	12	380	4
		minder ziek	74	12	380	4
12 (zandgrond)	1946	zieke plek	13	2	30	2
13 (zandgrond)	1946	3	**19**	2	20	2
		2	**13**	5	70	2
		3	**5**	3	260	2
		8	3	1	30	2
		10	1	1	20	2
14 (zandgrond)	1946	3	**15**	4	100	2
		9	15	1	10	2
15 (zandgrond)	1946	zwaar ziek	**15**	5	210	2
		gezond	16	1	10	2
16 (zandgrond)	1946	zwaar ziek	64	17	520	22
		matig ziek	56	14	390	4
17 (zandgrond)	1946	zieke plek	**11**	3	70	2
		minder zieke rand	19	4	80	2
18 (zandgrond)	1946	6	23	11	230	2
		8	13	6	150	2
19 (zandgrond)	1946	3	93	5	140	2
		9	68	7	170	2
20 (zandgrond)	1946	10	4	2	30	2
21 (zandgrond)	1946	ziek	**13**	2	30	2
22 (duinzandgrond)	1946	5	**13**	2	60	2
		7	15	2	20	2
23 (zavelgrond)	1947	zwaar ziek	49	7	230	2
24 (rivierklei)	1947	ziek	**8**	3	160	2

TABEL 14 (vervolg)

Perceel no	Seizoen	Standcijfer (10 = gezond) of andere aanduiding van de hevigheid der aardappelmoeheids-verschijnselen	Besmettingsgraad per 20 cc grond in het te velde staande aardappelgewas als gemiddelde van n bepalingen. De standaardafwijking voor de *enkele* bepaling is 16; 31 en 44 %, resp. voor het totaal aantal cysten (c), levenskrachtige cysten (lc) en larven (l)			
			c	lc	l	n
25 (dalgrond)	1947	zieke plek	**12**	8	300	2
26 (dalgrond)	1947	zieke plek	21	14	370	2
		zieke plek	35	17	920	2
		zieke plek	20	11	330	2
27 (dalgrond)	1947	gezond	4	3	410	18
28 (dalgrond)	1947	zwaar ziek	39	?	650	6
		matig ziek	19	?	150	4
29 (dalgrond)	1947	10	21	6	290	2
		10	17	0	0	2
		5	47	13	760	2
		4	31	11	520	2
30 (dalgrond)	1947	bij plekken ziek	40	10	680	2
31 (dalgrond)	1947	vrij gezond	40	13	1410	2
32 (dalgrond)	1947	zieke plek	32	15	1330	2
		gezonde plek	40	17	1170	2
33 (dalgrond)	1947	vrij gezond	66	12	860	2
34 (dalgrond)	1947	matig ziek	35	12	860	2
		matig ziek	19	5	340	2
35 (dalgrond)	1947	ziek	**15**	9	1080	2
36 (zandgrond)	1947	zwaar ziek	**15**	1	10	2
		vrij gezond	1	0	0	2
37 (zandgrond)	1946	zieke plek	**16**	2	20	2
38 (zandgrond)	1947	zwaar ziek	**13**	9	1100	4
39 (zandgrond)	1947	matig ziek	17	7	380	2
40 (zandgrond)	1947	matig ziek	11	3	100	2
41 (zandgrond)	1947	ziek	**8**	1	40	2
42 (zandgrond)	1947	gezond	65	9	460	2
43 (zandgrond)	1947	zwaar ziek	25	9	630	2
44 (zandgrond)	1947	ziek	**13**	7	830	2
45 (zandgrond)	1947	ziek	23	8	530	2
46 (zandgrond)	1947	ziek	**15**	4	90	2
		vrijwel gezond	6	3	230	2
47 (zandgrond)	1947	ziek	43	9	790	2
		gezond	8	2	140	2
48 (zandgrond)	1947	ziek	**15**	1	10	2
		gezond	1	0	0	2
49 (zandgrond)	1947	ziek	**5**	3	460	3
50 (zandgrond)	1947	ziek	56	8	460	3
51 (zandgrond)	1947	zwaar ziek	18	4	160	3
52 (zandgrond)	1947	zwaar ziek	20	9	530	2
53 (zandgrond)	1947	4	**18**	4	250	2
		8	21	8	400	2
54 (zandgrond)	1947	3	29	9	1060	2
55 (zavelgrond)	1948	zwaar ziek	31	13	970	2
56 (zavelgrond)	1948	zwaar ziek	**11**	4	110	2
57 (zavelgrond)	1948	zwaar ziek	28	13	670	2
58 (rivierklei)	1948	ziek	40	9	880	2
		gezond	18	2	60	2
59 (rivierklei)	1948	ziek	**4**	1	20	2
		gezond	0	0	0	2
60 (dalgrond)	1948	ziek	14	10	660	2
		gezonder	16	8	430	2

TABEL 14 (vervolg)

Perceel no	Seizoen	Standcijfer (10 = gezond) of andere aanduiding van de hevigheid der aardappelmoeheids-verschijnselen	Besmettingsgraad per 20 cc grond in het te velde staande aardappelgewas als gemiddelde van n bepalingen (De standaardafwijking voor de *enkele* bepaling is 16; 31 en 44 %, resp. voor het totaal aantal cysten (c), levenskrachtige cysten (lc) en larven (l)			
			c	lc	l	n
61 (zandgrond)	1948	matig ziek	36	9	320	2
		zwaar ziek	44	14	430	2
		gezondere rand	43	10	280	2
		gezonder gedeelte	31	6	210	2
62 (zandgrond)	1948	zwaar ziek	10	6	340	2
63 (zandgrond)	1948	ziek	40	16	620	2
		gezonde rand	5	3	110	2
64 (zandgrond)	1948	ziek	31	12	670	2
65 (zandgrond)	1948	ziek	61	14	500	2
		gezondere rand	53	18	1400	2
66 (zandgrond)	1948	ziek	36	9	320	2
67 (zandgrond)	1948	ziek	29	6	410	2
		gezond	29	5	400	2
68 (zandgrond)	1948	ziek	18	4	220	2
		gezond	23	5	230	2
69 (zandgrond)	1948	ziek	19	4	270	2
		gezond	27	2	190	2
70 (zandgrond)	1948	ziek	8	4	250	2
		gezond	8	1	50	2
71 (zandgrond)	1948	ziek	33	18	960	2
		gezonder	35	11	350	2
72 (zandgrond)	1948	ziek	35	12	710	2
73 (zandgrond)	1948	matig ziek	4	1	100	2
		minder ziek	7	3	140	2
74 (zandgrond)	1948	zwaar ziek	87	12	520	2
		vrij gezond	52	5	270	2
75 (zandgrond)	1948	zwaar ziek	29	6	180	2
76 (duinzandgrond)	1948	ziek	9	7	430	2
77 (duinzandgrond)	1948	matig ziek	3	2	200	4
		ziek	10	2	250	4

HET MOBILISEREN VAN HET AALTJES-POTENTIEEL DOOR HET GROEIENDE AARDAPPELGEWAS

Op verschillende besmette percelen werd door grondmonsteronderzoek *tijdens* de groei van een aardappelgewas bepaald, hoeveel levenskrachtige larven er nog in de cysten achtergebleven waren.

Tabel 14 is in dit opzicht niet goed bruikbaar, aangezien de daarin vermelde besmettingsgraden weliswaar tijdens de groei van het gewas zijn bepaald, doch niet in alle gevallen vóórdat nieuwvorming van cysten plaats had gevonden.

In tabel 15 zijn een aantal gevallen verzameld, die *wel* zijn bemonsterd, voordat er nieuwe cysten gevormd kunnen zijn. Uit tabel 15 blijkt, dat alle groeiende aardappelgewassen een deel van de larven in de cysten onberoerd hebben gelaten. Een geheel leeggelokte cysten-populatie kwam ook bij onderzoek van vele andere grondmonsters van zwaar besmette terreinen vrijwel niet voor.

De hierna volgende proeven geven meer gegevens hierover.

1. In 1948 deed één vanggewas aardappelen het gemiddelde aantal larven per cyste, alle cysten meegerekend, dalen van 23 tot 1 en van 12 tot 3 in twee betonnen proefcylinders met besmette grond, A en B. Het dalen van het gemiddeld aantal larven per

TABEL 15 *De besmettingsgraad per 20 cc grond tijdens de groei van een aardappelgewas*
c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven

Perceel no	Datum van bemonstering	Besmettingsgraad in het aardappelgewas			Bijbehorend aantal *monsters* × *bepalingen*
		c	lc	l	
1 (dalgrond)	Juni 1946	13	7	160	1 × 2
	Juni 1946	31	9	410	1 × 2
2 (duinzand)	Mei 1946	10	0,4	9	18 × 2
3 (dalgrond)	Mei 1947	12	8	300	1 × 2
4 (dalgrond)	Mei 1947	21	14	370	1 × 2
		35	17	920	1 × 2
		20	11	330	1 × 2
5 (dalgrond)	Mei 1947	4	3	410	9 × 2
6 (dalgrond)	Mei 1947	38	8	340	24 × 3
7 (zandgrond)	Juni 1947	11	3	100	1 × 2
8 (dalgrond)	Mei 1948	10	8	1350	1 × 2
		25	14	1820	1 × 2
		7	2	240	1 × 2
9 (cylinders)	Mei 1948	25	12	770	1 × 4
		10	4	190	1 × 4
		25	7	310	1 × 5
		30	7	510	1 × 5
		26	6	340	1 × 5
		23	5	300	1 × 5
		32	4	190	1 × 5
		18	3	90	1 × 5

cyste wordt in afbeelding 20 grafisch weergegeven, waarbij de verschillende waarnemingsgetallen het resultaat zijn van de inhoudsbepaling door stukdrukken van een groot aantal cysten door verschillende waarnemers.
Aangenomen mag worden, dat het gemiddeld aantal larven per cyste een zeer juiste maat is, zolang het totaal aantal cysten niet merkbaar verandert. Dit is het geval tijdens het groei-seizoen van het gewas, zolang nog geen nieuwe cysten gevormd zijn.

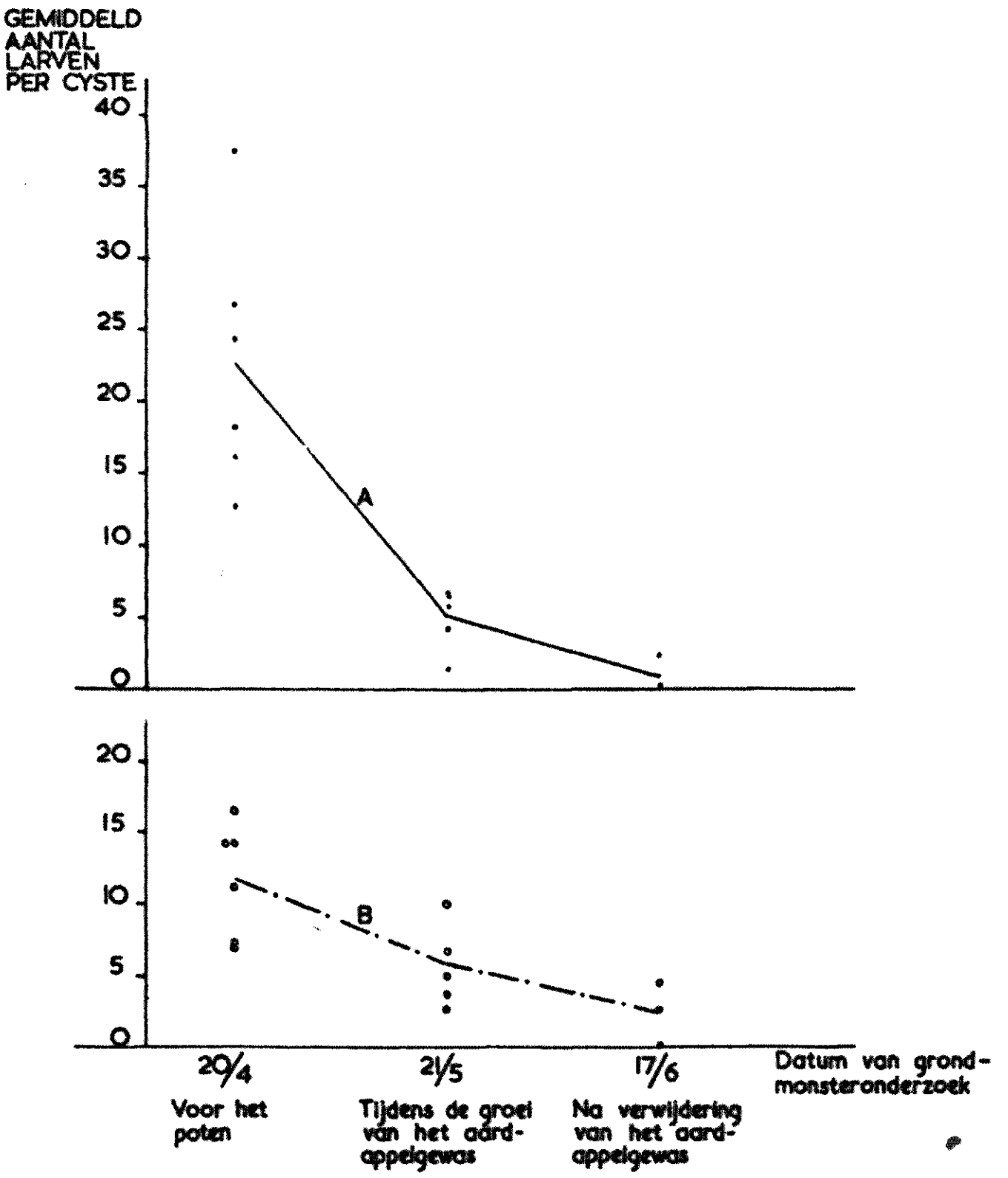
2. Op zes proefvelden werd door een uitgebreid grondmonsteronderzoek het gemiddeld aantal larven per cyste bepaald *voor het poten*, *vier weken na het poten* en *zeven weken na het poten* van de aardappelen. Elk proefveld bestond uit verschillende blokken, die niet altijd geheel gelijkwaardig waren.

Afbeelding 21 geeft de resultaten weer, afzonderlijk voor de verschillende blokken, terwijl ook voor elk proefveld het gemiddelde van alle blokken is weergegeven door een dikke getrokken lijn. Voor elk waarnemingscijfer zijn vele cysten door stukdrukken op inhoud beoordeeld; hun aantal varieerde van 30 (in de lichtst besmette) tot 1500 (in de zwaarst besmette grond). De monster-series *vier weken na het poten* en *zeven weken na het poten* werden tegelijkertijd onderzocht, zó, dat persoonlijke fouten uitgesloten kunnen worden geacht. De stijging van de lijnen bij D moet dan ook niet als een toevallige fout beschouwd worden, doch als een aanwijzing, dat er zeven weken na het poten reeds nieuwvorming van aaltjes had plaats gehad. De serie *voor het poten* was reeds eerder onderzocht door andere personen. Daardoor bestaat vooral bij de zeer slecht gevulde cysten van A_1 en B_1 (vele oude cysten met weinig, ten dele vergane larven) kans op een afwijkende bepaling van de waarnemingspunten *voor het poten*. Dit moet bij B_1 de oorzaak zijn van het anomale verloop van de lijn.

Ter contrôle werden bij enkele van de proefvelden B, B_1, C en D, activeringsproeven uitgevoerd. Uit de monster-series *vier weken na het poten* en *zeven weken na het poten*

werden in de nazomer en het volgende voorjaar zoveel larven gelokt als mogelijk was. De gemiddelde aantallen gelokte larven voor elk proefveld zijn weergegeven door een dikke bloklijn.

Uit de getrokken lijnen blijkt, dat bij de proefvelden A, A_1, B, B_1, C en D gemiddeld 39, 68, 31, ?, 91 en 68 % van de bij stukdrukken aanwezige *rustende* larven aan de aantasting deelgenomen heeft. Wanneer de in de cysten achtergebleven en ook daarna zelfs bij maandenlange activering niet te lokken larven als dood worden beschouwd en niet meegerekend worden, dan hebben van de proefvelden B, B_1, C en D resp. 74, ?, 95 en 65 % van de *met zekerheid levenskrachtige* larven aan de aantasting deelgenomen. De werkelijke percentages liggen voor elk proefveld tussen de op verschillende wijzen berekende percentages in.

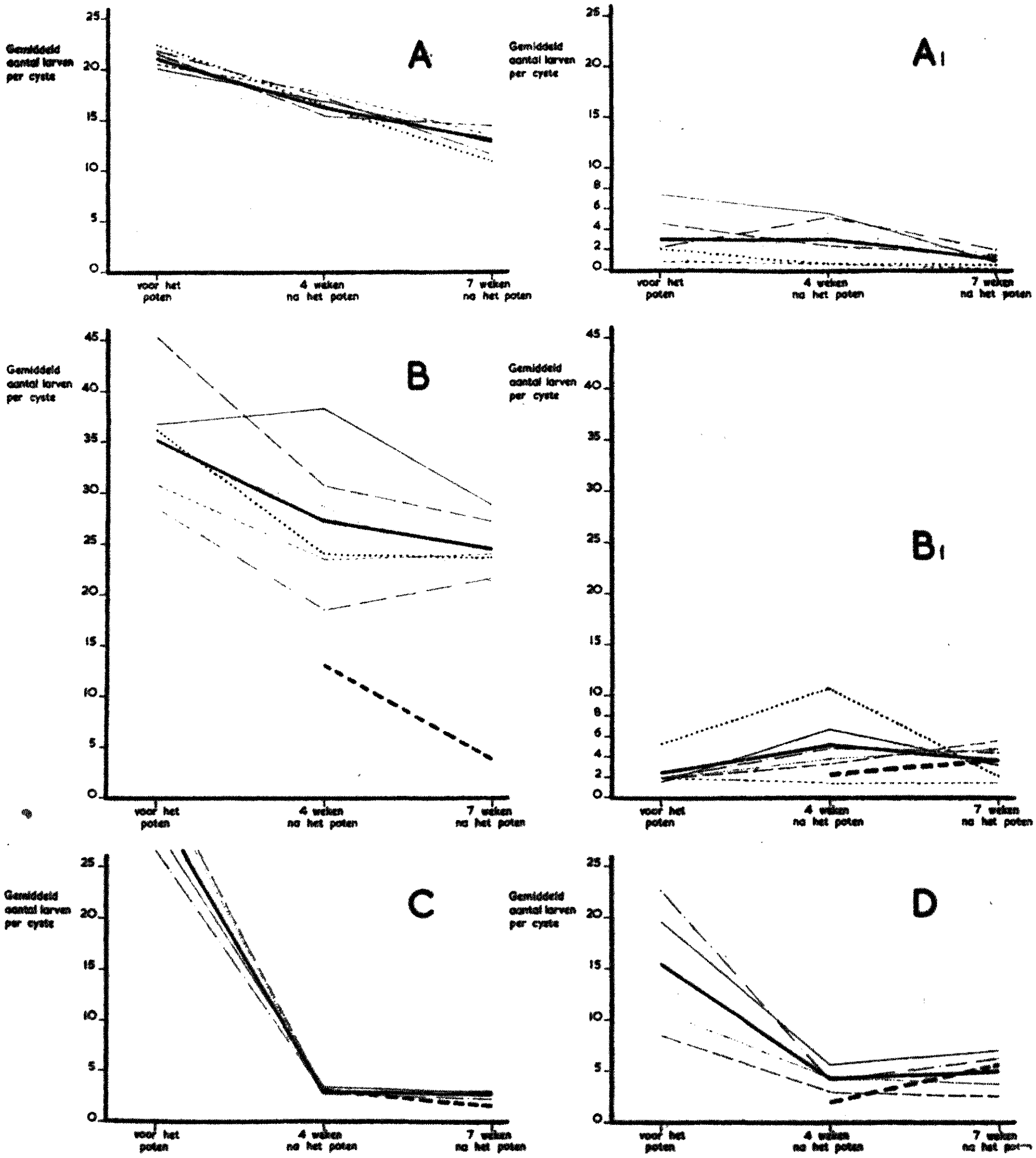


Afbeelding 20. De daling van het gemiddelde aantal larven per cyste, alle cysten meegerekend, gedurende de groei van een aardappelgewas in twee betonnen cylinders met besmette grond. Uit de proef blijkt, dat 96 resp. 75 % van de aanwezige larven aan de aantasting heeft deelgenomen.

Hoewel de opzet niet helemaal doelmatig is geweest, kan uit deze proef worden geconcludeerd, dat het grootste deel der aanwezige levenskrachtige larven dadelijk aan de aantasting deelneemt, zodra aardappelen worden verbouwd.

Anderzijds blijkt, dat in een groeiend aardappelgewas per cyste in elk geval één tot enkele geheel levenskrachtige larven in rusttoestand blijven, hetgeen op aardappelmoe terrein overeenkomt met een besmettingspotentieel, dat dadelijk of na één jaar vermeerdering weer ziekteverschijnselen kan veroorzaken.

3. Dat het meer of minder gemobiliseerd worden van de aanwezige larven behalve van milieu-factoren ook afhankelijk is van de ouderdom of de conditie van de populatie zelf, bleek op een proefveld, dat in 1943 geheel, in 1946 ten dele en in 1947 weer geheel met aardappelen beteeld was. In 1947 groeide op zwaar besmette grond na het aardappelgewas 1946 een fors ontwikkeld, weinig aangetast gewas aardappelen, doordat vrijwel alle larven immobiel in de cysten waren gebleven. Op de ruim drie maal zo licht besmette strook groeide na drie jaar onvatbare gewassen een ernstig ziek gewas, doordat een groot deel der aanwezige larven aan de aantasting deelnam. Het wel of niet in de cysten blijven van de larven werd door grondmonsteronderzoek *voor* en *tijdens* de groei van het gewas nagegaan.



Afbeelding 21. De daling van het gemiddelde aantal larven per cyste, alle cysten meegerekend, gedurende de groei van een aardappelgewas in 1949.

A Dalgrond, zes vrijwel gelijkwaardige blokken met een eenzijdige teelt van aardappelen

A_1 Dalgrond, zes vrijwel gelijkwaardige blokken op hetzelfde veld als A, echter met een minder eenzijdige teelt van aardappelen

B Duinzandgrond, zes vrijwel gelijkwaardige blokken met een eenzijdige teelt van aardappelen

B_1 Duinzandgrond, zes vrijwel gelijkwaardige blokken op hetzelfde veld als B, echter met een minder eenzijdige teelt van aardappelen

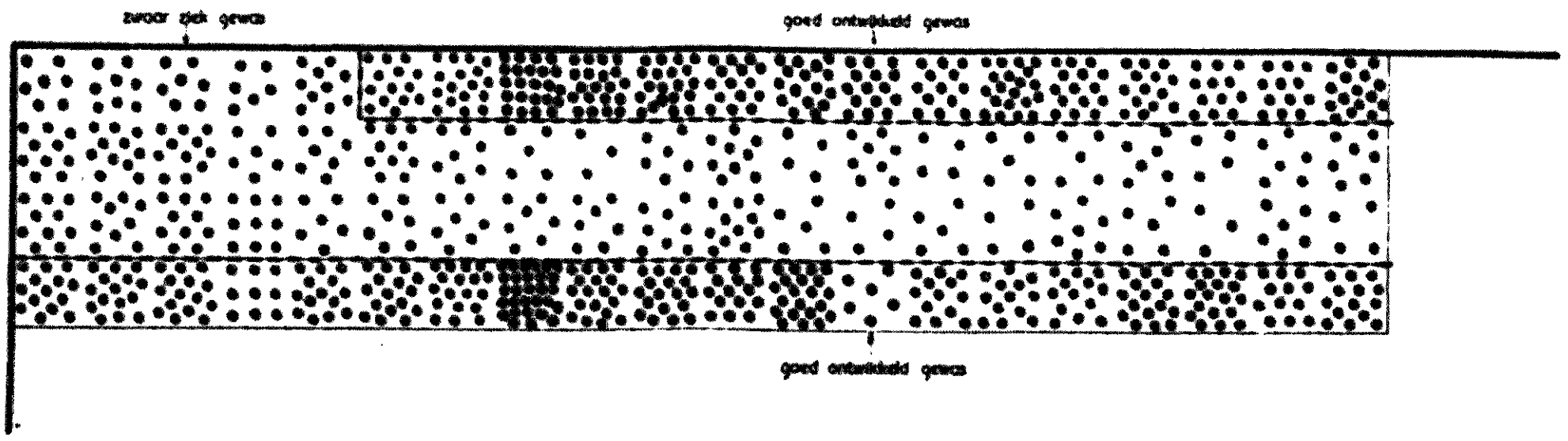
C Zavelgrond, vier vrijwel gelijkwaardige blokken met een eenzijdige teelt van aardappelen

D Zavelgrond, vier blokken op hetzelfde veld, echter met een meer of minder eenzijdige teelt van aardappelen

Het aantal nieuwgevormde cysten wordt bij zware aantasting in hoofdzaak bepaald door de ontwikkeling, die het gewas ondanks de aantasting heeft weten te bereiken en kan in overeenstemming hiermee zeer sterk variëren.

Dit blijkt uit de volgende waarnemingen.

1. Het komt in de practijk dikwijls voor, dat bij continue aardappelverbouw het eerste misgewas optreedt na een zeer goed gewas en dat dadelijk na een ernstig ziek gewas weer een veel beter gewas verbouwd wordt. Dit raadselachtige verschijnsel vindt zijn logische verklaring in de geringe reproductie-mogelijkheid van de gemobiliseerde larven bij ernstig zieke gewassen en in de sterke vermeerdering van de aanvallende aaltjes op een beter groeiend gewas.
2. In 1946 trad in een geil gewas aardappelen op zavelgrond een ernstig zieke strook op, die vroegtijdig afstierf. Na het gewas werd de zieke strook met inbegrip van een rand in het gezond lijkende gewas in vakjes van $1\frac{1}{2}$ bij $1\frac{1}{2}$ m verdeeld, waarna op elk vakje een grondmonster genomen werd, dat onderzocht werd op cysten. Het aantal stippen per vakje in afbeelding 22 geeft het aantal levenskrachtige cysten weer per 20 cc grond. Duidelijk blijkt de thans lichtere besmetting na het zieke gewas van 1946. Het enkele afwijkende vakje kan gemakkelijk verklaard worden uit de standaard-afwijking van de bepaling, die hier 27 % bedroeg.

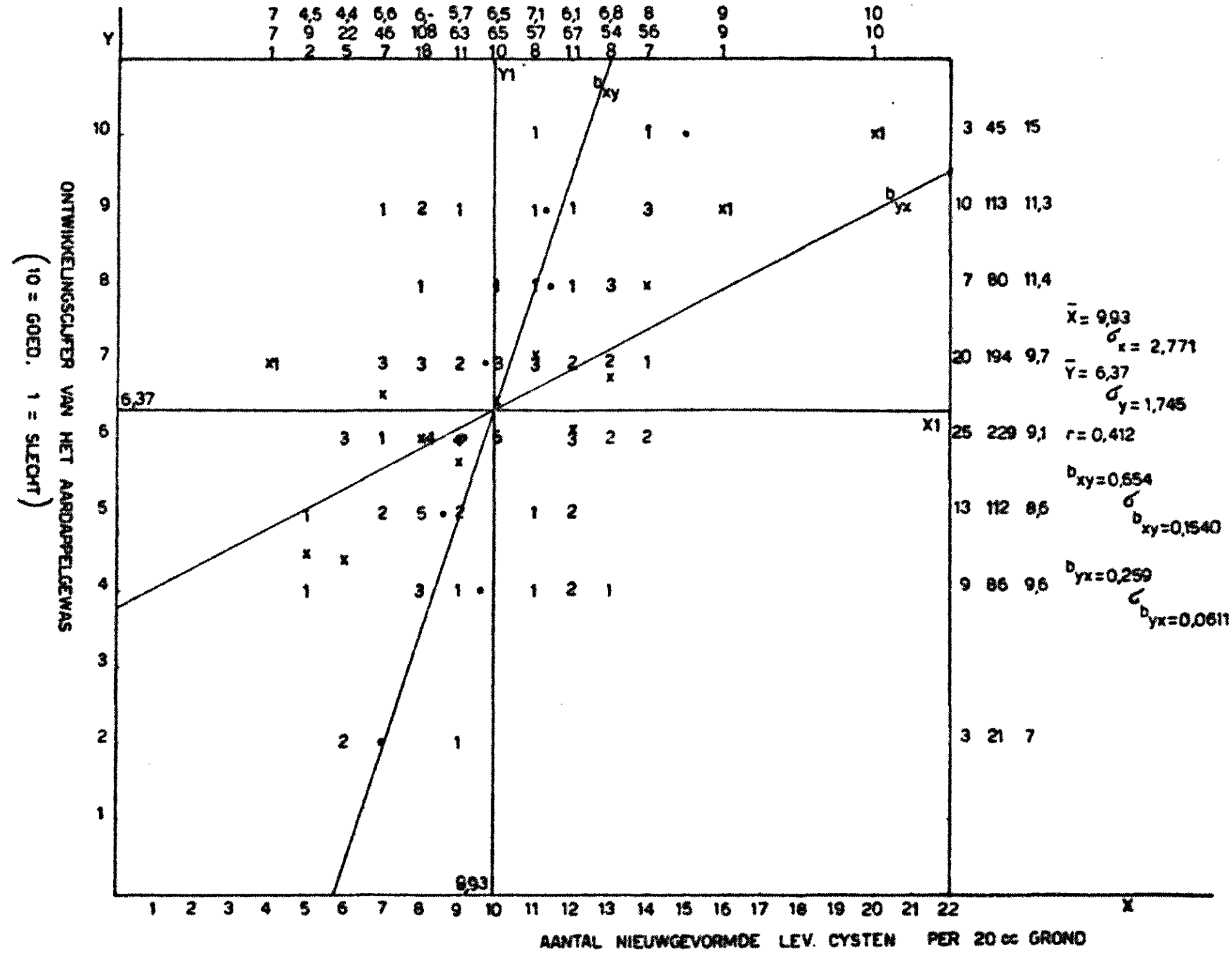


Afbeelding 22. De besmettingsgraad van de grond op hetzelfde perceel na een zwaar ziek aardappelgewas en na het betere gewas aan de rand. 1 stip = 1 levenskrachtige cyste per 10 cc grond.

3. Op een vrij gelijkmatig besmet duinzandproefveld werd in 1946 een ziek gewas Eigenheimer verbouwd met desondanks een ongelijkmatige stand.
   Het perceel was in 90 vakjes van 10 m² verdeeld en werd bemonsterd *voor* en *na* de groei van dit gewas, terwijl de ontwikkeling van het aardappelgewas op elk vakje door een cijfer werd weergegeven.
   Er blijkt een wiskundig zeer betrouwbare positieve correlatie te bestaan tussen de ontwikkeling van het gewas en de toename van het aantal levenskrachtige cysten op dat gewas, hetgeen weergegeven is in afbeelding 23. De hier gevonden correlatie-coëfficiënt $r = 0{,}412$ wijst echter niet op een grote correlatie, hetgeen vermoedelijk een gevolg is van het feit, dat de uitgangsbesmettingsgraad zeer laag was (4 levenskrachtige cysten met 190 larven per 20 cc grond), zodat ook de verschillen hierin nog van invloed zijn geweest op de nieuwvorming van aaltjes.

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

Op blz. 29 is gebleken, dat een aaltjes-populatie zich op elk aardappelgewas regelmatig, ongeveer tot het 10-voudige, vermeerdert, zolang de draagkracht van de aardappelplant niet wordt overschreden.



Afbeelding 23. Het verband tussen de ontwikkeling van het aardappelgewas en het aantal nieuwgevormde levenskrachtige cysten. Correlatie- en regressie-tabel voor 90 paren waarnemingen van het proefveld in de duinstreek in het jaar 1946.

Op ziekwordende gewassen wordt echter het aantal nieuwgevormde aaltjes in hoofdzaak bepaald door de ontwikkeling, die het gewas ondanks de aantasting heeft weten te bereiken. Dit aantal kan variëren van enkele duizenden tot honderdduizend cysten per plant (§ 5 van hoofdstuk IV).
Reeds vanaf 100 larven per 20 cc grond, d.w.z. ± 250.000 per standplaats van één aardappelplant, zal de ontwikkeling van de plant en niet meer het aantal in de grond aanwezige aaltjes de beperkende factor zijn. Want volgens blz. 27 e.v. kunnen ± 10 % van de larven tot cyste uitgroeien en kunnen uit 100 larven per 20 cc dus 25.000 cysten per plant worden gevormd, hetgeen onder omstandigheden de draagkracht van de plant te boven kan gaan. Dit is ook in overeenstemming met de mededeling van blz. 80, dat vanaf 100 larven per 20 cc grond ziekteverschijnselen geconstateerd worden. Bij zeer sterke gewassen, die 100.000 cysten per plant zouden kunnen dragen, zou een hoeveelheid aaltjes van 400 larven per 20 cc zich tot ongeveer het 10-voudige kunnen vermeerderen. Hogere besmettingsgraden zullen als regel de aankweek van aaltjes *verminderen*, aangezien de overtollige larven wel tot aantasting overgaan, doch daardoor slechts de draagkracht van de plant helpen verminderen.
De grootste aankweek van aaltjes kan men dus verwachten bij besmettingsgraden van 100 tot 400 larven per 20 cc grond en bij gewassen met een onder deze omstandigheden zo goed mogelijke ontwikkeling. Bevordering van de groei van het aardappelgewas op besmet terrein zal dus als regel gepaard gaan met een sterkere aaltjesvermeerdering.

Tijdens de groei van een aardappelgewas blijkt het grootste deel van de aanwezige larven als regel tot aantasting over te gaan. Hieruit volgt, dat de besmettingsgraad *na het gewas* in hoofdzaak bepaald wordt door de nieuwvorming van aaltjes op datzelfde gewas. Aangezien deze per plant kan variëren van enkele duizenden tot honderdduizend cysten, resp. van honderdduizend tot enkele millioenen larven, kan de besmettingsgraad in overeenstemming hiermee zowel een sterke daling als een sterke stijging ondergaan. *De overigens zo resistente aaltjes-populatie blijkt dus onder invloed van het aardappelgewas zeer dynamisch te zijn. Dit verrassende feit kan vele tot nu toe onbegrijpelijke verschijnselen van de ziekte verklaren.*

§ 7. NABESCHOUWING

De voorgaande gegevens over de vermeerderingssnelheid van het aaltje en over de dynamiek van de besmettingsgraad resulteren in een mathematische voorstelling van de aardappelmoeheid, die een scherp inzicht geeft in de aard van de ziekte, de lengte van de incubatie-tijd bij verschillend zware infecties, de snelheid van verbreiding in een gebied en naar andere gebieden, de mogelijkheden van vruchtwisseling ter bestrijding (zie § 4 van hoofdstuk IX) en van grondmonsteronderzoek ter opsporing van de aaltjes (zie § 6 van hoofdstuk IX). De onbegrepen uitingen van de ziekte, die het „aardappelmoeheidsprobleem" deden ontstaan, kunnen aan de hand hiervan thans vrijwel alle worden verklaard.

Afbeelding 4 op blz. 39 geeft schematisch de opbouw van een aaltjes-populatie in een perceel van 1 ha bij verschillend zware infecties. Aangenomen wordt dat jaarlijks aardappelen verbouwd worden en dat de verspreiding van de aaltjes over het perceel gemakkelijk plaats vindt.

De vermeerderingsfactor 10 heerst gedurende de incubatie-tijd en doet de besmettingsgraad van de grond regelmatig stijgen; de draagkracht van de plant is bepalend, zodra ziekteverschijnselen optreden en laat de besmettingsgraad schommelen rondom het niveau, waarbij misgewassen ontstaan.

Onbewust verrichte infecties met een enkele cyste of met een kluit besmette grond zullen zelden uit meer dan duizend levenskrachtige cysten bestaan en eisen dus minstens 6 opeenvolgende gewassen aardappelen, voordat zichtbare ziekteverschijnselen op het hele perceel kunnen ontstaan. Indien geen sterke verspreiding plaats vindt, kan enkele jaren eerder een zieke plek ontstaan.

Bij infecties met pootgoed of stalmest worden per ha hoogstens 10.000 à 100.000 cysten verspreid aangebracht, overeenkomende met enkele cysten per pootaardappel of 100 liter zwaar besmette grond. Dan kan men na 5 à 4 opeenvolgende aardappelgewassen ziekteverschijnselen verwachten.

Alleen wanneer men de bouwvoor geheel door besmette grond vervangt, zou reeds het eerste gewas ziek kunnen zijn.

Elke normale infectie heeft dus zelfs bij continue aardappelverbouw een incubatie-tijd van 4–9 jaren. Bij om de twee jaar aardappelen is deze veel langer, bij om de drie of vier jaar vrijwel oneindig (zie § 4 van hoofdstuk IX).

Het aantal besmette, doch nog niet zichtbaar zieke percelen is in het hiernavolgende theoretische geval te bepalen. Wanneer een terrein in een tot nu toe onbesmet gebied met continue aardappelverbouw geïnfecteerd wordt met een bepaalde hoeveelheid cysten, zal het gedurende de n jaren van zijn incubatie-tijd nieuwe infecties veroorzaakt hebben op een aantal, x, terreinen.

Verondersteld wordt, dat steeds uniforme infecties, eenzelfde hoeveelheid grond betreffende, plaats vinden; dat de infecties altijd gelijkmatig verspreid over het perceel aangebracht worden en dat geen infecties terechtkomen op reeds besmette percelen.

Weer n jaren later zal op alle x terreinen tegelijk de aaltjes-concentratie bereikt zijn, waarbij ziekteverschijnselen optreden (10^9 cysten per ha), aangezien een later besmet terrein geïnfecteerd is met dienovereenkomstig zwaarder besmette grond.
Gedurende hun incubatie-tijd zullen ze dus elk weer x nieuwe terreinen geïnfecteerd kunnen hebben, zodat er $2\,n$ jaren na de eerste infectie ($= n$ jaren na het eerste zieke gewas) x^2 geïnfecteerde terreinen aanwezig zullen zijn. p jaren na de eerste infectie is dit aantal $x^{p/n}$Deze berekening geldt, wanneer alle zichtbaar zieke terreinen onmiddellijk uitgeschakeld worden voor de verspreiding, dus b.v. tot grasland worden gemaakt. Het grondtal x van deze macht wordt bepaald door de verspreidingsmogelijkheden van het aaltje (grondsoort, grootte van de percelen, uitwisseling van pootgoed en werktuigen, hoeveelheid verplaatste grond per infectie).

Hierna volgt het gebruik van de formule in een paar nauwkeurig omschreven gevallen, die zich in de practijk voor kunnen doen. Telkens wordt uitgegaan van de eerste infectie in een streek met eenzijdige aardappelverbouw.

1. Bij infecties door werktuigen kan de verplaatste hoeveelheid grond $\pm$ 100 cc zijn, die $\pm$ 100 cysten bevat, indien ze afkomstig is van een zwaar besmet terrein. De incubatie-tijd n is dan 7 jaren, waarvan alleen de laatste twee jaren gevaar opleveren voor de verspreiding, aangezien dan de cysten-concentratie meer dan 1 per 100 cc grond bedraagt. Indien aangenomen wordt, dat van het eerstbesmette terrein per jaar 2 keer een hoeveelheid van 100 cc grond naar een onbesmet terrein wordt gebracht, dan zullen gedurende de incubatie-tijd 4 terreinen met aaltjes besmet worden, d.w.z. $x = 4$. 7 jaren na de eerste infectie zijn dus 4 nieuwe percelen besmet, 21 jaren na de eerste infectie ($= 14$ jaren na het eerste zichtbaar zieke perceel), zijn het er $4^3 = 64$. Een landbouwer zal dus $\pm$ 14 jaren na het eerste ziektegeval zeer waarschijnlijk zijn hele bedrijf besmet hebben, alleen al door zijn werktuigen, ook al zouden de zichtbaar zieke percelen altijd dadelijk onschadelijk gemaakt zijn.
2. Bij een eerste infectie met 1 cc grond = 1 enkele cyste, bijvoorbeeld door een vogel, is $n = 9$ jaren. Alleen in het laatste jaar van de incubatie-tijd is de cysten-concentratie weer 1 per cc grond en kan weer verspreiding op deze wijze plaats vinden. Indien aangenomen wordt, dat per jaar 10×1 cc grond van het besmette terrein naar onbesmette terreinen worden vervoerd, dan is $x = 10$. 27 jaren na de eerste infectie ($= 18$ jaren na het eerste zieke perceel) zijn dus alleen hierdoor reeds $10^3 = 1000$ latent besmette percelen aanwezig, vooropgesteld dat zichtbaar zieke percelen steeds dadelijk uitgeschakeld zijn voor de verspreiding.
3. Bij een eerste infectie met pootgoed van 100.000 cc grond resp. 100.000 cysten is $n = 4$ jaren. 1 ha pootaardappelen kan ongeveer 10 ha van pootgoed voorzien voor een volgend gewas. In alle 4 jaren vanaf de eerste infectie zullen cysten verspreid kunnen worden per 100.000 cc grond. Wanneer aangenomen wordt, dat alle besmette pootgoed op onbesmet terrein gebruikt wordt en dat alle besmette terreinen aan de pootgoedteelt meedoen (b.v. wanneer men alle besmette pootgoed voor intern gebruik in een poterteeltgebied met eenzijdige aardappelteelt zou bestemmen), dan is $x = 40$. 12 jaren na de eerste infectie ($= 8$ jaren na het eerste zieke gewas) zouden dan reeds $40^3 = 64.000$ ha latent besmet moeten zijn. Het gevaar van gebruik van besmet pootgoed blijkt hieruit duidelijk.
   Indien aangenomen wordt, dat alle besmette pootgoed terechtkomt op onbesmet terrein van niet-pootgoedtelers (hetgeen redelijker is, aangezien juist deze hun pootgoed van een ander betrekken), dan is de door dit ene perceel besmette oppervlakte 12 jaren na de infectie slechts 120 ha.
   Het is dus vooral van belang, dat de pootgoedbedrijven zich zelf blijven voorzien van uitgangsmateriaal of zeer voorzichtig zijn bij aankoop hiervan.

De verschillende wijzen van infectie zullen door elkaar plaats vinden en elkaar versterken; anderzijds zullen uniforme infecties al spoedig terechtkomen op reeds besmette terreinen. De berekeningen gelden dus alleen voor de genoemde theoretische gevallen, waarbij steeds een continue teelt van aardappelen verondersteld is.
Zij demonstreren duidelijk het sluipende karakter van de aardappelmoeheid en het volkomen moeten falen van quarantaine-maatregelen, die zich keren tegen de zichtbaar zieke percelen alleen.

Meer inzicht in het mathematisch-quantitatieve, maar onder invloed van het waardplantgewas toch zeer dynamische karakter van de aaltjesbesmetting in de grond, kan de vele raadselachtige verschijnselen bij het optreden van de aardappelmoeheid thans vrijwel alle verklaren, zonder dat onbekende bodem- of bemestingsfactoren aangenomen behoeven te worden.

Elke inoculatie van aaltjes had aantasting tot gevolg, op alle mogelijke grondsoorten, bij verschillende bemestingen en onder verschillende omstandigheden.
Het optreden van ziekteverschijnselen eerst jaren na een lichte infectie is een natuurlijk gevolg van de beperkte vermeerderingsmogelijkheid van het aaltje (één generatie per jaar bij een vermenigvuldigingsfactor van ongeveer 10) en van de draagkracht van de plant, die pas ziekteverschijnselen gaat vertonen bij een aantasting door meer dan 250.000 tot 2.500.000 larven, afhankelijk van de omstandigheden.
De scherpbegrensde valplekken in het gewas bij het eerste optreden van de ziekte zijn te beschouwen als de resultante van de vermeerdering en van de eigen verplaatsing van de aaltjes gedurende enkele jaren, uitgaande van een enkele ingebrachte cyste of van een kluit besmette grond.
De grilligheid van het optreden der ziekteverschijnselen in opeenvolgende jaren bij voortgezette aardappelverbouw en de daarbij soms optredende inversies ten opzichte van het voorgaande jaar, zijn een gevolg van de dynamiek van de besmettingsgraad onder invloed van het aardappelgewas. *Op aardappelmoe terrein zal de besmettingsgraad steeds schommelen rondom het draagvermogen van het aardappelgewas: na een ernstig ziek gewas kan een matige en na een goed gewas een hevige aantasting worden verwacht.*

Dat het ziek worden van het gewas wordt veroorzaakt en in hoofdzaak bepaald wordt door het aantal aanvallende aaltjes in de grond, is duidelijk gébleken. Dat desondanks rondom deze ziekte, niet alleen in ons land maar ook in het buitenland, in de eerste jaren van haar optreden een „moeheidsprobleem" kon ontstaan, waarbij ook andere organismen, de structuur van de bodem en gebreksziekten als primaire oorzaken genoemd werden, moet wel een gevolg zijn van het feit, dat verschillende omstandigheden een grote invloed hebben op het ziek worden van het gewas. De aantasting van de plant door het aaltje is een strijd tussen twee organismen, die beide leven en werken onder invloed van het milieu in de bouwvoor. Het samenspel tussen plant en parasiet bestaat uit vele processen, die achtereenvolgens plaatsvinden, namelijk de groei en de ontwikkeling van de plant, de productie en de verspreiding van de activerende stoffen, het uitkomen van de eieren en het ontwijken van de larven uit de cyste en, vermoedelijk, het ontstaan van remstoffen (uitscheidingsproducten) in de cyste, de beweging van de vrijgekomen larven door de grond, het binnendringen in de plant, het zich verdedigen van de plant, o.a. door nieuwvorming van wortels, en als zichtbaar resultaat het meer of minder ziek worden van de plant.
Al deze processen van de plant en de parasiet staan onder invloed van de factoren, die in de bodem een rol spelen, namelijk temperatuur, vochtigheid, zuurstofspanning, physische en chemische samenstelling van de grond en microflora en -fauna.
Bij een zware bodembesmetting volgt vrijwel steeds een zware aantasting en het te gronde gaan van het gewas. Wanneer echter het wortel-regenererend vermogen in het

kritieke jeugd-stadium juist voldoende is om de aantasting te compenseren, dan groeit de plant er overheen en is zij gered. Bij de drempelwaarde, die de plant nog juist kan verdragen, doch waarboven zij te gronde gaat, kan een kleine verandering in de besmettingsgraad een scherpe val in het gewas veroorzaken, hetgeen het grillige en plekkerige van vele zieke velden kan verklaren. In deze strijd, erop of eronder, kan *elke* factor, die de plant of de parasiet beïnvloedt, wel eens bepalend zijn voor het wel of niet ontstaan van ernstige ziekteverschijnselen. Behalve van het aantal aaltjes, dat altijd een rol speelt, is zo van het aardappelras, de gezondheidstoestand van het poot-goed, de pootdatum, de grondsoort, de bemesting en de structuur van de bodem wel eens geconstateerd, dat zij beslissend waren voor het bezwijken van het gewas. Tot een strijdvraag over de oorzaak van de ziekte behoeft dit echter bij nauwkeurige waarneming niet te leiden.

We hebben bij de aardappelmoeheid dus te maken met een gespecialiseerde parasiet, die door de eenzijdige verbouw van zijn waardplantgewas zich sterk kan vermeerderen, met een in de grond overblijvende populatie, die zeer dynamisch is onder invloed van het gewas en waarvan de vermeerdering tenslotte beperkt wordt door de draagkracht van de plant, zodat alle cultuur-maatregelen, die het verbouwen van betere gewassen ondanks de aaltjesaantasting beogen, parallel gaan met een sterke aaltjesvermeerdering en dus op de voet gevolgd worden door nieuwe misgewassen op een hoger besmettingsniveau. De parasiet is voor ons land nieuw en komt in aantoonbare mate nog slechts voor in haarden, waaruit zij, behalve door het jarenlang staken van de aardappelteelt, niet weer te verwijderen zal zijn, als gevolg van de grote resistentie van de aaltjes in de cysten, de goede bescherming in de bouwvoor en de sterke vermeerdering van een enkele verspreide of overgebleven cyste, zodra weer intensief aardappelen worden verbouwd.

Het geheel overziend blijft er nergens plaats voor de veronderstelling, dat de bodem-structuur of een andere milieu-factor of een complex van nog onbekende factoren verantwoordelijk gesteld of bepalend geacht kunnen worden voor het uitbreken van de aardappelmoeheid.

Het is betreurenswaardig, dat het „aardappelmoeheidsprobleem" in Nederland tot een acute „aardappelmoeheidskwestie" kon worden met als inzet zelfs de uitvoering van de wettelijk geregelde bestrijdingsmaatregelen.

De in het „Besluit bestrijding aardappelmoeheid 1943" voorgeschreven maatregelen tegen de parasiet blijken echter volledig verantwoord: zij dienen met kracht te worden voortgezet, zij het uitgebreid en aangepast aan de tegenwoordige kennis (zie § 3 van hoofdstuk X).

HOOFDSTUK IX

DE BESTRIJDING

§ 1. INLEIDING

Evenals bij de bestrijding van elke nieuwe, zich verspreidende ziekte kan men drie phasen onderscheiden: het *opsporen en constateren* van de ziekte, het *afweren en isoleren* van de ziekte en de *bestrijding* van de ziekte of van haar gevolgen, zodra zij zich gevestigd heeft.

HET OPSPOREN EN CONSTATEREN

Het opsporen en constateren van aardappelmoeheid is niet moeilijk, indien men de symptonen kent en bewust daarnaar zoekt, zoals dit in Nederland dank zij vroegtijdige waarschuwingen (164, 165) het geval was. In vele landen echter, waar de ziekte geconstateerd is, werd zij pas enkele tientallen jaren na het optreden van de eerste plekken in het gewas herkend, als gevolg van het eerst weinig opvallende en weinig karakteristieke ziektebeeld. Het enige betrouwbare diagnostische kenmerk zijn de cysten op de wortels van de ongeveer twee maanden oude aardappelplanten of de cysten van het aardappelaaltje uit een grondmonster. De symptomen in het loof zijn weinig karakteristiek en zouden ook door andere wortelaantastingen of andere bodemziekten veroorzaakt kunnen worden. Wanneer echter opvallende, slechtgroeiende plekken optreden, die zich in volgende jaren herhalen, die zich uitbreiden en later ook in naburige aardappelgewassen optreden, wijst dit sterk op aardappelmoeheid, terwijl misgewassen in de jaren juist vóór het herkennen van de ziekte met vrij grote zekerheid aan dezelfde ziekte toegeschreven kunnen worden, ook zonder dat toen op het voorkomen van cysten is gelet.

In enkele landen is het aanmelden van ziektegevallen wettelijk verplicht, o.a. in Zweden, Denemarken, Thüringen en Ulster, hoewel nalatigheid moeilijk bestraft zal kunnen worden, aangezien het herkennen van de ziekte geen lekenwerk is.

HET AFWEREN EN ISOLEREN

Het afweren en isoleren van de ziekte is een bijna onmogelijke taak en is nog nergens gelukt. Desondanks verdienen maatregelen tot het opsporen, localiseren en afweren van de aaltjes de aandacht voor elk land, elke streek en elk bedrijf met een intensieve aardappel- of tomatenteelt, ook al zou het optreden van de ziekte hierdoor slechts uitgesteld kunnen worden, aangezien het nog altijd de beste en goedkoopste bestrijdingswijze is.

In verschillende landen zijn maatregelen, die het localiseren en afweren van de ziekte beogen, wettelijk voorgeschreven. Zij betreffen als regel:

1. *Het verbod om aardappelen en tomaten te telen op besmette terreinen.*

Dit is van kracht in Ulster, de U.S.A. en Nederland en is enkele jaren van kracht geweest in Zweden en Denemarken. De vermeerdering van de aaltjes wordt hierdoor voorkomen op deze terreinen, terwijl de aanwezige aaltjes op den duur met zekerheid

uitsterven dank zij het ontbreken van waardplanten. Er zijn echter gevallen bekend, waarbij een tiental jaren nog niet voldoende is geweest om alle aaltjes uit te roeien; enkelen spreken zelfs van dertien jaren (zie blz 19).

Dit teeltverbod alleen is echter onvoldoende om de verspreiding van de ziekte te keren, aangezien het slechts zieke en aantoonbaar besmette terreinen saneert. Uit afbeelding 4 is reeds gebleken, dat de eerste cysten in elk geval 5–10 jaren aanwezig zijn geweest, en ook verspreid zijn geworden, voordat de ziekte uitbreekt. Door grondmonsteronderzoek kan weliswaar een 100 à 1000 keer zo geringe besmetting als bij de ziekte, doch niet het eerste aaltje aangetoond worden, zodat er altijd licht besmette percelen aanwezig zullen zijn, die aaltjes verspreiden en waarop een aaltjespopulatie in opbouw verkeert, indien de voorwaarden hiervoor in de vorm van een eenzijdige aardappelteelt aanwezig zijn. Bij deze repressieve bestrijding blijft men dus steeds achter de ziekte aanlopen, hetgeen door de snelle verspreiding van de ziekte in en naar alle gebieden met een eenzijdige aardappelteelt in Zweden en Denemarken gedemonstreerd wordt. Een betere waarborg, vermoedelijk de enige mogelijkheid om met zekerheid de verbreiding van de aardappelmoeheid te keren, blijkt het invoeren van een zodanig ruime vruchtwisseling, dat een ingebracht aaltje geen kans krijgt zich te vermeerderen doordat de afsterving tijdens de verbouw van onvatbare gewassen de vermeerdering op een aardappelgewas overtreft. Het volkomen gezond blijven van de grotere landbouwbedrijven met een ruime vruchtwisseling in Duitsland, Denemarken, in Wales en Ulster, terwijl de volkstuinen alom reeds jaren lang ziek zijn, demonstreert dit duidelijk.

De huidige voorschriften van Zweden en enkele Duitse Staten, die voor *besmette* terreinen een vruchtwisseling met hoogstens één keer in de drie jaren aardappelen voorschrijven, komen de opbrengst van de aardappelgewassen ten goede, doch blijven de besmettingsgraad op hoog peil houden en zijn daardoor voor het tegengaan van de verspreiding van weinig waarde.

2. *Bepalingen ten aanzien van het vernietigen en het vervoer van besmet materiaal uit bekende aardappelmoeheidshaarden*

Vrijwel elk land, dat de bestrijding van de ziekte wettelijk heeft geregeld, heeft het vervoer van besmette grond en plantendelen, soms zelfs van stalmest en compost, verboden of aan voorschriften gebonden (Zweden, Schleswig-Holstein, Thüringen, Ulster, U.S.A., Nederland), terwijl soms ook de vernietiging van het aangetaste gewas voorgeschreven wordt.

De praktijk heeft echter bewezen, dat zelfs de strengste quarantaine-maatregelen de verspreiding van de aaltjes niet keren in streken met een eenzijdige aardappelteelt, zeker niet wanneer reeds verschillende haarden bekend zijn (Zweden). Dit is op blz. 90 reeds verklaard uit de lange incubatie-tijd van de ziekte en de ondertussen plaatsvindende verspreiding. Repressieve maatregelen *alleen* kunnen hoogstens voorkomen, dat grote hoeveelheden aaltjes tegelijk worden verspreid, en kunnen de verbreiding van de ziekte dus hoogstens vertragen.

Het vernietigen van het gewas raakt bovendien slechts een klein deel van het aanwezige aaltjes-potentiëel (zie blz. 38), tenzij men de planten rooit voordat de eerste cysten rijp zijn geworden. Ook de hierdoor op dat perceel verkregen daling van de besmettingsgraad is voor de algehele uitroeiing van het aaltje van weinig betekenis en zou ook door natuurlijke afsterving in één of twee jaren bereikt zijn.

3. *Invoerbepalingen ten aanzien van producten van besmette terreinen en hun omgeving*

Een algemeen gestelde eis, dat de zending vrij moet zijn van het aardappelaaltje, zoals b.v. Jersey, Egypte, Bulgarije, Polen, Rhodesia, Mosambique, Frankrijk en de

U.S.A. stellen, is moeilijk te controleren, zowel door het exporterende als het importerende land.

Het eisen van garanties, dat de betrokken producten niet binnen een bepaalde afstand vanaf een bekende aardappelmoeheidshaard zijn gegroeid (Zweden, Noorwegen, Denemarken, Finland, Italië, Spanje) is onevenwichtig en niet in overeenstemming met het karakter van de ziekte. Want in geen enkel land met intensief verkeer en vervoer is een aardappelmoeheidshaard zo gelocaliseerd, dat een afstandseis zonder meer een goede garantie kan geven. Zodra de ziekte ontdekt wordt, hebben de eerste aaltjes zich reeds lang kunnen verspreiden en is op verschillende percelen, dikwijls op honderden kilometers afstand, reeds een populatie in opbouw of breken reeds weer nieuwe ziektegevallen uit, zonder dat dit door de beste opsporingsdienst gevonden kan worden, terwijl anderzijds op vele percelen in de nabijheid van de besmette haard geen aaltjes te vinden zijn en vrijwel zeker ook nooit te vinden zullen zijn, aangezien een eventuele infectie in deze percelen geen levenskans heeft. Het voorkomen van besmette percelen wordt vrijwel geheel beheerst door de intensiteit van de aardappelteelt op deze percelen en niet door de afstand vanaf een bekende besmettingshaard.[1])

Het feit, dat het Ulsterse pootgoed aaltjesvrij blijft, ondanks het voorkomen van aardappelmoeheid in de volkstuinen verspreid over het land, is te danken aan de ruime vruchtwisseling, die op de landbouwbedrijven een eventuele infectie elke levenskans ontneemt, ook in de nabijheid van een besmette volkstuin. Door grondmonsteronderzoek wordt daar bovendien nog een extra garantie verschaft.

De ruime vruchtwisseling, aangevuld met grondmonsteronderzoek, is een betere garantie dan welke afstandseis ook, aangezien voor het hele gebied van West-Europa waar aardappelmoeheid voorkomt, immers een aaltjespopulatie in opbouw kan zijn, indien deze ruime vruchtwisseling niet wordt gehandhaafd. Afstandseisen zijn in dit geval bovendien wel zeer ten nadele van het land met een goede opsporingsdienst.

Het geven van garanties op grond van grondmonsteronderzoek is geen absolute waarborg tegen de verspreiding van cysten, doch kan in elk geval alle terreinen met een aantoonbare aaltjes-concentratie, die enkele honderden malen kleiner kan zijn dan bij zichtbaar zieke percelen, nog uitschakelen voor de teelt van export-producten, terwijl het bovendien systematisch uitgevoerd kan worden.

Ulster is het eerste land, dat ter bescherming van zijn pootaardappelteelt z'n „Stock Seed"-percelen op deze wijze garandeerde; Nederland doet het thans eveneens voor al zijn pootaardappelen, bloembollen, boomkwekerijgewassen en andere exportproducten, die grond kunnen verspreiden.

Zelfs in Engeland, waar aardappelmoeheid algemeen voorkomt, wordt het geven van garanties bij export gepropageerd. „There is no embargo on the export of seed-borne infection, and its probably wide introduction to other countries may one day lead the disease to be named opprobriously „the British disease" (133)".

Een land met één of meer aardappelmoeheidshaarden zal dus theoretisch nimmer kunnen garanderen, dat geen enkel aaltje met bepaalde producten uitgevoerd wordt. Zelfs indien alle agrarische export gestaakt wordt, blijft nog de mogelijkheid, dat enkele kubieke centimeters besmette grond, dus enkele cysten, met andere producten, door de wind of op andere wijze worden vervoerd. Wel echter kan door het uitschakelen van besmette percelen en vooral door het geven van garanties op grond van systematisch uitgevoerd grondmonsteronderzoek het besmettingsgevaar tot zeer geringe proporties teruggebracht worden, terwijl voor terreinen, waar van oudsher eenzijdige aardappel-

[1]) Het karakter van de aardappelmoeheid en de maatregelen tot bestrijding en wering van de ziekte zijn in veel opzichten vergelijkbaar met het wezen van de tuberculose en haar bestrijding in de mensensamenleving.

teelt of nog beter elke aardappelteelt ontbreekt, het vrij zijn van aardappelaaltjes zonder meer aangenomen kan worden.

4. *Het ontsmetten of reinigen van in besmette grond verbouwde producten*

In landen met veel aardappelmoeheid, vooral waar de aardappelteelt op besmet terrein toegelaten wordt, heeft men ernstig gezocht naar methoden voor het ontsmetten of reinigen van de verbouwde producten, vooral van aardappelpootgoed. Want het aardappelpootgoed is als internationaal handelsartikel een der voornaamste verspreiders van de aardappelmoeheid, hetgeen verschillende onderzoekers onomwonden verklaren (5, 95, 133, 147, 186, 206).

Proeven van Triffitt & Hurst (1935 (206)) toonden aan, dat dodelijke temperaturen voor cysten van het aardappelaaltje zo hoog liggen (b.v. 30 min. bij 120° F, 5 min. bij 130 °F), dat geen enkele warmwaterbehandeling, waarbij de cysten-inhoud gedood wordt, geheel ongevaarlijk is voor de knollen. Bij kamer-temperatuur bleek uit vele vloeibare ontsmettingsmiddelen formaline 5 % gedurende 6 uur vrij goed te werken zonder knolbeschadiging, volgens proeven van Franklin in 1939 (83). Bij proeven van Fenwick (1942 (70)) bleek SO_2, verkregen door het verbranden van zwavelkaarsen, een goed fumigans te zijn voor het doden van cysten op aardappelknollen zonder knolbeschadiging te veroorzaken, mits toegepast in vochtige atmosfeer en voordat spruiten gevormd zijn. De practijk heeft deze proeven nog niet op hun waarde getoetst.

Eenvoudiger en goedkoper dan een chemische behandeling zou het reinigen der poters door wassen of poetsen zijn. In Engeland wordt deze methode soms toegepast door de landbouwers zelf, indien grondresten aan gekocht aardappelpootgoed besmet blijken te zijn. Deskundigen zijn het er over eens, dat het wassen onvoldoende is om *alle* cysten te verwijderen; zelfs grondige reiniging met warm water en chemische middelen (22).

Tot nu toe is dus nog geen enkel doelmatig procédé voor het afdoende ontsmetten en reinigen van aardappelpootgoed gevonden. Vermoedelijk zal dit ook in de toekomst niet gelukken in verband met de moeilijkheid om de laatste cyste te verwijderen, de grote resistentie van de cyste, het gevaar voor knolbeschadiging en in verband met het feit, dat de knollen zelf aangetast worden en cysten tot ontwikkeling brengen, zelfs enkele maanden na het rooien tijdens de bewaring.

Dat ook de knollen aangetast worden, is reeds door verschillende onderzoekers vermeld (133, 144). Wanneer zelfs ervaren practici dit soms nog ontkennen, is dit een gevolg van het feit, dat de cysten op de knollen enkele weken later zichtbaar zijn dan op de wortels, terwijl bovendien de aantasting door onbekende oorzaken grilliger optreedt en soms vrijwel ontbreekt. Op een rassenproefveld bleken 35 Nederlandse aardappelrassen alle op de knollen cysten te dragen. Afbeelding 5 demonstreert een zeer sterke aantasting.

Aangezien met elke baal pootaardappelen enkele kilogrammen besmette grond, dus eventueel enkele duizenden cysten verspreid kunnen worden, is het voorkomen van cysten op de knollen op zichzelf niet belangrijk; wel echter het geleidelijk naar buiten komen van de cysten gedurende de eerste maanden na het rooien van de knollen, althans bij vroeg rooien. Bij enkele honderden vroeggerooide knollen en knolletjes, die droog in glazen schalen werden bewaard, werd het voortschrijden van de ontwikkeling en het naar buiten barsten van jonge cysten gedurende enkele maanden na het rooien geconstateerd. Gecombineerd met de gegevens van blz. 24 zou zelfs een geringe nieuwvorming van cysten op de knollen in de kuil niet geheel uitgesloten zijn. In elk geval is het volledig ontsmetten of reinigen van vroeggerooide pootaardappelen gedurende de eerste maanden na het rooien vrijwel uitgesloten.

Zolang dus methoden ontbreken, die het ontsmetten of reinigen van landbouw-producten voor 100 % *garanderen, zal het nodig zijn alle besmette terreinen uit te sluiten van de teelt*

van aardappelpootgoed en van ander voortkwekingsmateriaal, dat met aanhangende grond wordt gedistribueerd, zoals koolplanten, stekbieten, bloembollen en boomkwekerijgewassen. Dit is noodzakelijk voor elk land, dat de strijd tegen de verspreiding van het aaltje wil aanbinden.

DE EIGENLIJKE BESTRIJDING

De bestrijding van de Heterodera's of van de gevolgen van hun aantasting is bij het bietenaaltje reeds 80 jaren en bij het aardappelaaltje reeds meer dan 25 jaren in studie. Al naar de omstandigheden kan men het uitroeien van het aaltje respectievelijk het verkrijgen van goede oogsten ondanks zijn aanwezigheid nastreven. Voor beide bestrijdingswijzen zijn er verschillende aangrijpingspunten in de biologie van het aaltje; vele ervan zijn in de loop der jaren onderwerp van proeven geweest.

A. Bestrijdingswijzen, gericht op het uitroeien van de aaltjes

Met chemische middelen. Reeds Kühn trachtte het bietenaaltje te doden door behandeling van de grond en van besmette afval met ongebluste kalk.
Sindsdien zijn nog vele middelen beproefd. Tegen het aardappelaaltje bleken bij vermenging met of sproeien over de bouwvoor min of meer gunstig te werken: kalkstikstof (58, 117*b*, 119, 119*a*, 120, 121, 146), ureum (119*a*), calcium-chlooracetaat (59, 159, 180), zwavelkoolstof (95), carbolineum (95), dierlijke olie (95), naphthaline (57*a*, 144), ijzerverbindingen (58, 117*a*), kalium-aethylxanthaat (117*a*). De meer moderne chemische middelen zijn alle fumigantia en bevatten mengsels van chloorpropaan en chloorpropyleen, aethyleendibromide of chloorpicrine, terwijl ook dichloorbuteen (132*a*), allylbromide, trimethyleenbromide en aethyleenbromide (173*a*) als agentia worden genoemd.
Verschillende chemische middelen stimuleren echter de plant, rechtstreeks of doordat ze de micro-organismen doden en daardoor stikstof vrijmaken, en lijken daardoor ten onrechte effectief ten aanzien van de aaltjes. Na het betere aardappelgewas op de behandelde veldjes is dan de besmettingsgraad dikwijls hoger dan op de onbehandelde, hetgeen zich een volgend jaar wreekt. Andere middelen maken door hun alkaliniteit het aardappelwortel-secreet onwerkzaam (zie ook 124*a*), doch belemmeren dan tevens de groei van het aardappelgewas. Het verzachten van de ziekteverschijnselen en de nematocide werking van het middel zijn bij deze oudere proeven dikwijls onvoldoende uit elkaar gehouden.
Ondanks het jarenlange onderzoek in verschillende landen is tot nu toe geen chemische behandeling van de bodem gevonden, die voldoende aaltjes in de grond kan doden, die zonder bezwaar voor de mens en de plant toe te passen is en die niet te duur is (zie § 3).

Door middel van warmte. Bij Kühn's „Brennverfahren" werd een laag koolstof verbrand om de bouwvoor te verhitten om daardoor de bietenaaltjes te doden, terwijl ook Fuchs in 1904 nog tot deze methode adviseerde. In 1880 werden de kosten echter op 1890 Mark per ha becijferd (128), terwijl het effect slechts zeer tijdelijk was.
Bij eigen oriënterende proeven tegen het aardappelaaltje werden door het verbranden van stro-kaf de aaltjes niet gedood, al werd een veel betere opbrengst verkregen, vermoedelijk dank zij het bemestingseffect van de as.
In latere jaren heeft het stomen van de grond veel opgang gemaakt, o.a. voor het steriliseren van kassen. Dit geschiedt in de tomatenkassen van Yorkshire en Lincolnshire ook ter bestrijding van het aardappelaaltje. Hoewel het aardappelaaltje door het stomen quantitatief gedood kan worden, blijken daar in de praktijk steeds zoveel aaltjes aan de behandeling te ontsnappen, dat het om de 3 à 4 jaren moet worden herhaald om misgewassen te voorkomen, zodat velen zelfs de voorkeur geven aan het

verplaatsen van de kassen (160). Hoewel onbruikbaar voor de landbouw door zijn grote kosten en omslachtige werkwijze, is het stomen thans nog de enige betrouwbare methode om kleine hoeveelheden grond volledig te ontsmetten.

Door drogen van de grond. Dit door Vañha gepropageerde „Austrocknungsverfahren" ter bestrijding van het bietenaaltje, dat thans nog wel tegen *Heterodera marioni* aanbevolen wordt, bleek bij nader inzien weinig effectief.
Bij eigen activeringsproeven bleken van gedurende 6 jaar in droge toestand bewaarde cysten 15 % nog levenskrachtige larven te lozen. Ook afbeelding 51 demonstreert de geringe mortaliteit bij het maandenlang in droge toestand verblijven van de cysten van het aardappelaaltje.

Door bevloeiing van besmette grond. Ook hiermee (Vañha's „Submersionsverfahren") bereikte men weinig succes. Eén jaar onder water doodde het bietenaaltje niet bij proeven van Müller & Molz (155) en zeven maanden inundatie met zout water gedurende de oorlog blijkt het bietenaaltjes-probleem op Walcheren niet merkbaar te hebben verlicht.
Bij eigen activeringsproeven bleken van in reageer-buizen onder water bewaarde cysten van het aardappelaaltje na vijftien maanden er 13 % nog levenskrachtige larven uit te kunnen zenden.
Ook het bevloeien met vloeiwater van de aardappelmeel-fabrieken blijkt het optreden van aardappelmoeheid niet te keren, ondanks de grote biologische activiteit van het water, zijn hoog gehalte aan organische stof en zijn hoge bemestingswaarde.

Door het begraven der besmette bouwvoor. Reeds Kühn deelde mee, dat het diep onderbrengen van de aaltjes geen doelmatige bestrijdingswijze was (128). Bij de op blz. 32 genoemde proef met 127 duinzand-perceeltjes, die alle op zorgvuldige wijze 60 cm diep omgewerkt waren, bleek de diepe grondbewerking de aantasting niet te verhinderen. Ook al zou door het zeer diep begraven van de bouwvoor het gewas onbereikbaar worden voor de aaltjes, dan nog zouden enkele resterende aaltjes zich weer zeer snel vermeerderen en binnen enkele jaren het effect ongedaan maken, zoals dat ook bij het stomen van kassen het geval bleek te zijn. Alleen voor de verbouw van *onvatbare* gewassen, die met aanhangende grond aaltjes kunnen verspreiden (koolplanten, bloembollen enz.) zou het bovenhalen van onbesmette grond als een blijvende sanering beschouwd kunnen worden.

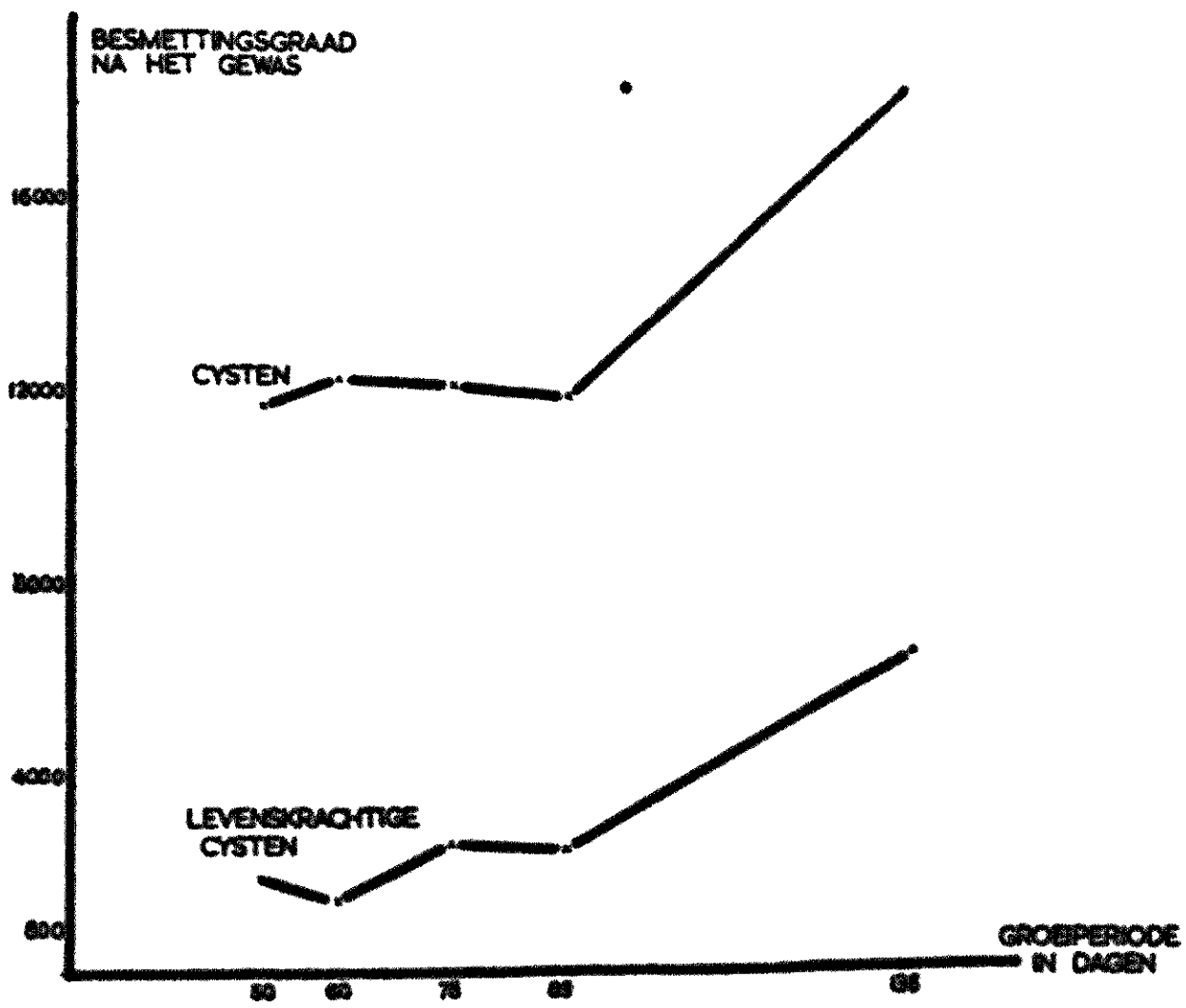
Door middel van vanggewassen (Kühn's „Fangpflanzenverfahren" (129, 130, 131)). Kühn deed bij het bietenaaltje en Carroll & McMahon (40) deden bij het aardappelaaltje proeven, waarbij een vatbaar gewas werd verbouwd en werd verwijderd, voordat nieuwe cysten gevormd konden zijn. Zij konden hiermee de aaltjesbevolking wel reduceren, doch niet geheel verwijderen. De grote vermeerderingssnelheid der aaltjes is de oorzaak, dat het gunstig effect als regel na één gewas reeds weer is verdwenen, zodat alle moeite en kosten door de opbrengst van een enkel gewas goed gemaakt moeten worden.
Bij enkele eigen proeven in 1946 daalde de besmettingsgraad van de grond door verbouwen van een niet vatbaar gewas tot 3,4 levenskrachtige cysten met 180 larven en door het verbouwen en tijdig verwijderen van een vanggewas aardappelen tot 2,6 levenskrachtige cysten met 96 larven; bij een tweede aangrenzend proefveldje was dit resp. 2,7 levenskrachtige cysten met 126 larven en 1,6 levenskrachtige cysten met 36 larven. Het dieptepunt van de besmettingsgraad tijdens de groei van een aantal andere aardappelgewassen volgens de afbeeldingen 20 en 21 op blz. 85 en 86 toont aan, hoe groot op zijn hoogst, dus bij juiste toepassing, het effect van een vanggewas in deze gevallen had kunnen zijn. In geen der gevallen werd een daling verkregen, die de verwachting motiveert, dat na de behandeling meer dan één gewas aardappelen zonder risico verbouwd zou kunnen worden op oorspronkelijk zwaar besmet terrein.

De hoop op het vinden van een rendabele toepassing van deze methode door gebruikmaking van een vatbare zaadplant, bijvoorbeeld tomaat, en door het verbouwen van

het vanggewas in de nazomer na het hoofdgewas, lijkt weinig gemotiveerd, aangezien de door Kühn voor het bietenaaltje uitgewerkte en op grote schaal beproefde methode met zomerraapzaad aan al deze voorwaarden kon voldoen en desondanks nooit ingang heeft gevonden. De bewerkelijkheid van de methode, de noodzaak om het juiste moment te bepalen en te gebruiken voor de volledige vernietiging van het vanggewas (aangezien enkele dagen te laat de aaltjes juist gelegenheid zou geven om zich te vermeerderen) en het partiële en dus door de sterke vermeerdering van het aaltje zeer tijdelijke effect bij verbouw van het vatbare hoofdgewas zijn de grote bezwaren. Voor het zo goed mogelijk uitroeien van de aaltjes op een enkele plek is de methode wellicht bruikbaar. Het volkomen uitroeien van de aaltjes op een bepaald terrein zal hiermee alleen niet gemakkelijk bereikt, hoogstens enkele jaren versneld kunnen worden. Voor een blijvend effect zal dan tevens de reeds lichtbesmette omgeving gesaneerd moeten worden.

In principe nauw aansluitend bij dit „Fangpflanzenverfahren" is het verbouwen van aardappelen zeer vroeg in het seizoen en het oogsten van het gewas voordat het grootste deel der cysten rijp is geworden. Het zeer vroeg poten, bij vrij lage temperatuur, maakt het mogelijk om ook bij hoge besmettingsgraden nog een vrij goed gewas te verbouwen („disease escaping", zie blz. 107), terwijl het vroege rooien de vermeerdering van de aaltjes onderbreekt. Afbeelding 24, die het resultaat weergeeft van een eigen rooidatumproef met in potten gekweekte aardappelplanten, demonstreert dit duidelijk.

Door voorkiemen, poten in Februari en rooien in begin Juni heeft men in een aantal aardappel-districten in Groot-Brittannië en Ierland ondanks de aanwezigheid van het aardappelaaltje de teelt van vroege aardappelen nog jaren lang rendabel kunnen houden, o.a. in Ayrshire, S. Cornwall, Kent en Rush bij Dublin (160). In Ayrshire kwamen bij het eerste optreden van de ziekte (158) eerder meer dan minder volslagen misgewassen voor dan thans. Wel wordt op elk perceel thans schade geleden, naar schatting 20 tot 40 % van de normale opbrengst. Doch de teelt van vroege aardappelen wordt beschouwd als „een kwestie van een dag eerder, niet van een ton meer" (160). Ook deze wijze van telen blijkt echter op den duur spaak te lopen, aangezien geleidelijk aan enorm hoge besmettingsgraden opgebouwd worden, tot zelfs enkele honderden levenskrachtige cysten per 20 cc grond. In enkele van deze gebieden begint men thans noodgedwongen te zoeken naar vruchtwisselgewassen, terwijl verschillende aardappeltelers hun bedrijven verplaatsen, bijvoorbeeld in Rush bij Dublin (160). Het zeer vroeg rooien is echter de enige cultuur maatregel, die bij de bestrijding van de aardappelmoeheid in de practijk van grote betekenis is gebleken, vooral in gebieden waar het zeer vroege poten niet riskant wordt door nachtvorstgevaar. Het geleidelijk opkomen van de aaltjes-populatie bij deze wijze van werken maakt bovendien het effect van andere bestrijdingsmaatregelen meer



Afbeelding 24. Het gemiddeld aantal cysten en levenskrachtige cysten bij potproeven met Rode Star, 50, 60, 75, 89 en 136 dagen na het poten. Elk getal is een gemiddelde van vier potten.

rendabel. *Het is van groot belang om voor de Nederlandse omstandigheden na te gaan, in hoeverre het vroeg telen en vroeg rooien als preventieve bestrijdingsmaatregel in de plaats kan treden van het verruimen van de vruchtwisseling bij de teelt van vroege aardappelen.*

Evenwijdig met het verschil tussen vroeg en laat rooien loopt vermoedelijk het verschil tussen vroegrijpe en laatrijpe rassen.

Dat ook andere factoren dan vroegrooien, vroegrijpheid en ontwikkeling van het gewas de doorslag kunnen geven bij de aaltjesvermeerdering blijkt uit een proef op duinzandgrond, waar 3 groepen van 9 gelijkwaardige veldjes in 1949 beteeld werden met respectievelijk het vroegrijpe ras Eersteling, het middenvroege ras Eigenheimer en het laatrijpe ras Gloria. Alle rassen werden rijp gerooid. De resultaten zijn vermeld in tabel 15*a*.

TABEL 15a *De aaltjesvermeerdering bij verbouw van drie verschillende aardappelrassen*
Besmettingsgraden per 20 cc grond
c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven
* = *betrouwbaar bij het 95 %-punt,*
** = *betrouwbaar bij het 99 %-punt*

	Besmettingsgraad vóór het gewas			Besmettingsgraad ná het gewas			Poot-datum	Rooi-datum	Totale knolopbrengst in kg/are
	c	lc	l	c	lc	l			
Eersteling (voorgekiemd)	7,3	1,6	86	17,6	5,6	204	7/4	28/6	222
Eigenheimer (voorgekiemd)	7,3	1,8	69	18,6	9,4	517	7/4	5/9	379
Gloria (niet voorgekiemd)	6,6	1,4	82	11,5	4,1	182	14/4	7/10	445
F-waarde	0,39	0,55	0,28	15,6**	17,7**	35,5**			
$\sigma_{\bar{x}}$	0,61	0,28	16,7	0,97	0,64	31,5			

Uit de proef blijkt, dat op Eigenheimer ongeveer 2 keer zo veel aaltjes gevormd zijn als op Eersteling, terwijl tegen de verwachtingen in op Gloria minder aaltjes werden gevormd dan op de andere rassen.

Gloria, die niet voorgekiemd en een week later gepoot werd, was in Mei en Juni duidelijk minder goed ontwikkeld, hetgeen waarschijnlijk de oorzaak van deze geringe aaltjesvermeerdering is.

Door gebruik van lokstoffen tijdens de verbouw van onvatbare gewassen. Het besproeien van de bouwvoor met water, waarin groeiende aardappelplanten hun lokstof hebben gezonden, is eigenlijk een pendant van het „Aktivierungsverfahren" van Baunacke (25). Deze wilde het bietenaaltje bestrijden door elk voorjaar bieten te zaaien en deze 8 dagen later, nadat ze veel wortel-secreet hadden uitgezonden, onder te ploegen, waarna een onvatbaar gewas kon worden verbouwd. De uit de cysten gelokte larven zouden in de loop van het seizoen dan te gronde gaan. Het bewerkelijke, en dus dure, van deze methode is weer een bezwaar, terwijl afgezien daarvan het effect in elk geval onvolledig zal zijn, vermoedelijk geringer dan bij het gebruik van een vanggewas, zodat van volledige uitroeiing geen sprake is.

Zowel het winnen van het natuurlijke aardappelwortel-secreet als het uitpoten en tijdig vernietigen van een gewas aardappelen is bovendien meer bezwaarlijk dan het uitzaaien en vernietigen van een jong bietengewas.

Bij een eigen veldproef werd door toediening van grote hoeveelheden lokstof een daling van het gemiddeld aantal larven per cyste verkregen van 8,6 op 0,5.

De chemische samenstelling van het activerende agens in het aardappelwortel-secreet is nog niet volledig bekend.
Triffitt (201) meldde, dat deze stof bestand is tegen koken, niet vluchtig is en zeer lang als oplossing te bewaren is, in een ijskast bij 0–4 °C zelfs enkele jaren, naar later is gebleken (74).
Hurst & Triffitt (117*a*) verkregen door indampen van het natuurlijke aardappelwortel-secreet in vacuum, centrifugeren en praecipitatie met aethanol een poedervormig preparaat, dat in een oplossing van 1 : 500.000 nog werkzaam bleek.
Todd et al. (37*a*, 37*b*, 140*b*, 140*c*, 170*a*, 170*b*) werkten met het wortel-secreet van tomaat, waarin misschien hetzelfde agens voorkomt als in aardappelwortel-secreet. Door percoleren van duizenden potten met tomatenplanten, adsorbtie van het agens aan actieve kool, vrijmaking met aceton en indampen in vacuum werd een poedervormig preparaat verkregen, dat in een oplossing van 1 : 10^7 tot 1 : 10^8 werkzaam was. Het lokkende agens wordt eclepinezuur („eclepic acid") genoemd. Het is een zuur met een laag moleculair gewicht, dat moeilijk zuiver te krijgen is. De nauwkeurige samenstelling en de kunstmatige bereiding van dit agens zijn echter nog onbekend gebleven. Door synthese werd het anhydrotetroonzuur gemaakt, dat echter meer dan 10.000 maal zwakker activeerde dan het esclepinezuur en ook om andere redenen onbruikbaar is. Moeilijkheden bij het gehele onderzoek zijn geweest de kleine hoeveelheid stof die kon worden gewonnen (in 1 jaar uit 5000 tomatenplanten 27 g ruwe stof met hoogstens 2 % van het zuivere agens), de dikwijls niet te verklaren instabiliteit van het preparaat en de „bioassay", dat is de biologische test van de activerende werking van het preparaat.

Reeds vroeger is van een aantal chemicaliën bekend geworden, dat ze in geringe mate een activerende invloed op de larven in de cysten uitoefenen, o.a. van hypochlorieten (179), chloor-acetaten (180), picrinezuur (73, 118), kaliumpermanganaat (100 *a*) en organische zilververbindingen (35, 116). Hun effect is echter te gering en de benodigde hoeveelheid is te groot om de toepassing ervan rendabel te maken, afgezien van andere landbouwkundige bezwaren, die kunnen bestaan tegen het toedienen van grote hoeveelheden van deze stoffen aan de bouwvoor.

Bijna even belangrijk als de fabriekmatige bereiding van het lokkende agens of het kweken van een onvatbaar aardappelras zou zijn het vinden van een onvatbaar ander gewas, dat *wel* de larven activeert en waarvan dus de verbouw op aardappelmoe terrein de grond zou saneren. Triffitt vond, dat enkele grassen, o.a. *Poa pratensis* en *Poa trivialis*, vrij sterk activeerden zonder zelf vatbaar te zijn (204, 205), terwijl Franklin hetzelfde voor maïs vermeldde (78). Deze resultaten zijn echter nog niet bevestigd van de zijde van de practijk; ook vinden ze in onze eigen proeven geen steun (zie § 4).

Door toediening van „remstoffen", „schrikstoffen", sera e.d. tijdens de groei van het aardappelgewas. Morgan (150) merkte in 1925 op, dat aardappelen, die tegelijk met mosterd werden verbouwd, minder zwaar aangetast werden, hetgeen Triffitt (198, 201) en ook Goffart (95) bevestigden. Ellenby (61, 64) deed, in aansluiting op waarnemingen van Smedley (181), proeven met allylisothiocyanaat, de uit Cruciferen gewonnen remstof. Hij verklaarde de remmende invloed hiervan door aan te nemen, dat het activerende agens van de aardappel hierdoor opgevangen, gebonden en onwerkzaam gemaakt werd. De larven zouden dan in rusttoestand blijven en op den duur op natuurlijke wijze moeten uitsterven. Veldproeven stelden echter als regel teleur en zijn bij Ellenby omslachtig en onoverzichtelijk, doordat het middel gebonden aan turfstrooisel in de grond werd gebracht. Bij een eigen veldproef werd wel een iets beter aardappelgewas verkregen, doch werd geen enkele invloed op het levenskrachtig zijn en op de vermeerderingssnelheid van de in de grond aanwezige aaltjes geconstateerd. Opvallend is de geringe concentratie (± 12 liter per ha), waarbij de invloed van dit middel reeds duidelijk merkbaar blijkt op het gewas.

Het minder kwaadaardige karakter van de aardappelmoeheid in gebieden met de teelt van vroege aardappelen gevolgd door koolrapen of kool, wordt dikwijls aan de gunstige invloed van de Cruciferen toegeschreven, doch is vermoedelijk in hoofdzaak te danken aan het vroeg rooien der aardappelen.

Door injectie van chemische middelen in de te poten aardappelknollen zouden misschien de larven afgeweerd of gedood kunnen worden, indien deze stoffen zich zouden verplaatsen naar de wortels van de latere plant. Proeven hierover zijn nergens vermeld. Een kans zouden misschien de middelen bieden, die zich gemakkelijk in plantenweefsel verplaatsen, zoals selenaten, organische fluor-verbindingen en diaethyl-paranitrophenylthiophosphaat.

Ook de idee van actieve immunisatie door middel van sera zou juist in dit geval, waar de practische uitvoerbaarheid voorligt, overwogen moeten worden, ware het niet, dat tot nu toe elke aanwijzing voor een antistofvorming in het plantaardig organisme ontbreekt.

Tenslotte zouden preparaten van hormonen, die bepalend zijn voor de paring, voor de vorming van eieren en voor de geslachtsvorming van de nakomelingen een bestrijdingsmogelijkheid kunnen bieden, aangezien deze als regel in sporen werken.

Biologische bestrijding. De bewust gerichte biologische bestrijding van een in de bodem levende gespecialiseerde parasiet door het inbrengen en aankweken van een bepaalde evenzo gespecialiseerde epiparasiet is nog nergens gelukt en biedt vermoedelijk ook weinig toekomstmogelijkheden. Want evenals bij elke biologische bestrijding wordt de gradatie van een parasiet gevolgd, en dus als regel te laat opgeruimd, door zijn natuurlijke vijanden, waarna er weer een evenwichtstoestand tot stand komt. Het kunstmatig stimuleren van de vijand-activiteit is in het ijle bovenaardse milieu reeds moeilijk. Het zal in de grond met zijn vele biotische en antibiotische krachten nog veel moeilijker zijn en eist in elk geval nog jarenlange studie, voor er enig houvast zal worden verkregen.

Bij het aardappelaaltje zijn een aantal epiparasitaire organismen bekend, doch aanwending hiervan is nog nimmer beproefd.

Het voorkomen van parasitaire schimmels in de Heterodera-cysten is reeds door Kühn vermeld en later door vele onderzoekers bevestigd (Kühn, 1877, 1881; Hollrung, 1891; Baunacke, 1922; Korab, 1929; Goffart, 1934; Rademacher & O. Schmidt, 1933; Jan Roszypal, 1934). Daarnaast zijn verschillende andere epiparasieten bekend geworden (57). Het afsterven van de aaltjes-populatie in de grond, waaraan het effect van de vruchtwisseling te danken is, moet vermoedelijk wel voor een groot deel toegeschreven worden aan de activiteit van deze natuurlijke vijanden. Het determineren van op aaltjes parasiterende schimmels (o.a. Drechsler in meer dan 25 artikelen (zie 57)) en het vastleggen van het mechaniek van dit epiparasitisme (Comandon & de Fonbrune over het doden van aaltjes door schimmels (zie 57), Stöckli over het immobiel worden van aaltjes door antibiotica (zie La Potasse, 1949, no 161)) is echter meer documentatie en registratie van een overal optredend natuurlijk verschijnsel dan het aantonen van een bestrijdingswijze. Het probleem zal vermoedelijk niet in de eerste plaats zijn, hoe de meest geschikte schimmels en antibiotica in de grond geënt kunnen worden, doch meer hoe aan de steeds aanwezige epiparasieten een zodanige impuls gegeven kan worden, dat ze de aaltjes-populatie in enkele maanden reduceren inplaats van in enkele jaren. Niet het enten van de schimmels (55), doch het toedienen van een geschikte voedingscompost zal dan het uitgangspunt moeten zijn. Er zal nog veel fundamenteel onderzoek moeten geschieden, voordat deze „theoretische" compost gevonden is (zie ook § 5 op blz. 152).

Door verbouw van niet-vatbare gewassen. Ondanks het feit, dat alle bewust gerichte bestrijdingsmaatregelen onwerkzaam of onrendabel blijken te zijn, kan het uitsterven van de aaltjes toch bereikt worden, door hun de waardplanten voldoende lang te ont-

houden. Dank zij het ontbreken van vatbare onkruiden op ons bouwland is het staken van de teelt van aardappelen en tomaten afdoende. De natuurlijke afsterving der aaltjes respectievelijk de natuurlijke zelfreiniging van de grond is een zeker, doch langzaam proces, dat op zwaar zieke terreinen na 10 jaren dikwijls nog niet voltooid bleek te zijn (zie blz. 19). Bij gebrek aan doelmatiger middelen wordt zij toegepast en als regel zelfs voorgeschreven in die landen, die de eerste haarden nog hopen te isoleren of uit te roeien.

B. Maatregelen, gericht op het verkrijgen van goede aardappelgewassen ondanks de aanwezigheid van de aaltjes

De maatregelen, die hierbij in de practijk een rol kunnen spelen, zijn:
het handhaven van een ruime vruchtwisseling;
het kiezen van het meest resistente, minst gevoelige aardappelras, dat zich het meest aan de aantasting weet te onttrekken;
het nemen van cultuur-maatregelen om de plant te versterken;
het onderzoeken van grondmonsters als basis voor het geven van adviezen.

Daarnaast is er theoretisch de mogelijkheid om door de onder *A* genoemde maatregelen een deel van de aaltjes onschadelijk te maken.

In de hiernavolgende paragrafen is door eigen onderzoek de waarde nagegaan van het kwekerswerk, van de bestrijding met chemische middelen, van de vruchtwisseling, van de bemesting en van het grondmonsteronderzoek.

§ 2. DE KWEKER EN HET AARDAPPELMOEHEIDSVRAAGSTUK

INLEIDING

De hoop een oplossing te vinden van het aardappelmoeheidsprobleem is voor een deel gevestigd op het kweken van nieuwe aardappelrassen, welke methode al meer tegen plantenziekten uitkomst bracht. Hier zijn de kansen echter voorlopig nog klein, aangezien geen onvatbare aardappelrassen of voor kruising geschikte wilde Solanumsoorten bekend zijn. Ook over de verschillen in resistentie en gevoeligheid tussen de rassen is men nog slecht op de hoogte. Kwekers- en selectie-werk op grote schaal is nog niet verricht, al begint men in verschillende landen hier aandacht aan te schenken, zodat verrassingen mogelijk blijven.

Het omschrijven van de begrippen *vatbaarheid*, *resistentie* en *gevoeligheid*, het aangeven dus van het physiologisch aequivalent van de betrokken erfelijke factoren, is bij aardappelmoeheid zeer moeilijk door de bijzondere biologie van het aaltje en door de grote invloed van de uitwendige omstandigheden en van andere eigenschappen van de aardappel op het al of niet ziek-worden van de aangetaste plant.
Naast de begrippen *vatbaarheid*, *resistentie* en *gevoeligheid*, die kenmerken zijn van het evenwicht plant-parasiet, spelen ook de in de phytopathologie bekende begrippen *dispositie* (de conditie van de plant onder invloed van de uitwendige omstandigheden) en „*disease escaping*" (het geheel of gedeeltelijk aan de aantasting ontsnappen door de uitwendige omstandigheden) hier een grote rol. Al deze verschijnselen kunnen voor de selectie of veredeling van belang zijn.

Vatbaarheid („susceptibility")

Vatbaarheid omvat het geheel van soort- of raseigenschappen, die een plant geschikt maken als waardplant voor de betrokken parasiet (166). Vatbaarheid wordt hier als een alternatief opgevat; een plant kan de parasiet tot ontwikkeling brengen of zij kan het

niet en is daardoor vatbaar of onvatbaar. De mate waarin de parasiet zich kan ontwikkelen valt dan onder het begrip resistentie, dat steeds vatbaarheid impliceert. Het is echter wel eens moeilijk de grenzen hier scherp te trekken.

Duidelijk vatbaar voor het aardappelaaltje zijn: aardappel, tomaat, en de wilde knolvormende Solanaceeën, die voor kruisingsdoeleinden uit Amerika zijn ingevoerd. Ook de andere Solanaceeën, waarop volgens hoofdstuk V wel eens een enkele cyste tot ontwikkeling kan komen, moeten volgens de boven gegeven scherpe definitie vatbaar genoemd worden.

Goffart (95, 98) deed proeven met vele aardappelrassen en kruisingen met Zuidamerikaanse Solanums, die alle sterk aangetast werden. Ellenby deelde in een voorlopig verslag in 1945 mede, dat ± 40 wilde knolvormende Solanum-soorten vatbaar bleken bij poten in besmette grond; slechts bij *Solanum pampasense*, waarvan twee planten onderzocht werden, konden geen cysten op de wortels ontdekt worden (62). In 1947 werd meegedeeld, dat bij een andere soort, *S. Balsii*, geen of vrijwel geen aantasting verkregen kon worden (106). Bij nader inzien bleken echter zowel *S. pampasense* als *S. Balsii* vatbaar te zijn (160), hoewel de laatste wel zeer resistent blijkt te zijn.

Alle duidelijk vatbare waardplanten van het aardappelaaltje hebben een sterk activerend vermogen op de rustende larven. In hoeverre echter de afscheiding van het activerende secreet door de waardplant zelf bepalend kan zijn voor het wel of niet vatbaar zijn, is moeilijk te zeggen. Het is de vraag, of het volledig ontbreken ervan bij een bepaald aardappelras de aantasting geheel zou voorkomen, gezien de, zij het zwakke, activering van de larven door andere stoffen en zelfs door zuiver water. Het is bovendien, gezien Ellenby's hypothese van de op elke activering volgende remming van het uitkomen der larven, niet zeker, dat een plotselinge, sterke activering meer larven naar buiten lokt dan een geleidelijk werkende, zwakkere invloed. Ellenby's vertrouwen in het vinden van een onvatbaar aardappelras op grond van verschillen in activerend vermogen bij de wilde Zuidamerikaanse Solanums lijkt dus nogal optimistisch. Hij meent echter het bestaan van een genetisch verschil tussen de Solanums in wortel-secreetproductie bewezen te hebben en acht daarom het bestaan van volledig onvatbare soorten mogelijk.

Resistentie („resistance")

Resistentie is het vermogen van de waardplant om de ontwikkeling van de parasiet meer of minder te remmen (166). Zij is dus een maat voor de invloed van de plant op het aaltje. Resistentie zou zich hier, in aansluiting bij Lapage's criteria van resistentie tegen aaltjes in het algemeen (132), kunnen uiten:

a) door een bepaalde structuur of samenstelling van de plantenwortel of andere delen van de plant, waardoor het binnendringen der larven bemoeilijkt wordt.
b) door de aaltjes in hun ontwikkeling te remmen, waardoor ze minder spoedig volwassen worden en voor een groter deel nimmer volwassen worden.
c) door vermindering van het aantal nakomelingen per aaltje.
d) door vermindering van het percentage levenskrachtige nakomelingen.

Van de onder *a* genoemde anatomische resistentie is bij aardappelmoeheid nog nooit iets gebleken. *b*, *c*, en *d* willen alle een actieve, physiologische resistentie aanduiden, namelijk de actieve invloed van de plant op het aaltje.

Zeker is, dat binnen de familie der *Solanaceeën* zeer grote verschillen in resistentie bestaan, met enerzijds de knolvormende *Solanums* en de tomaat en anderzijds de overige vatbare nachtschade-achtigen, waarop slechts met moeite enkele cysten gekweekt kunnen worden.

Gemmell (90) besloot in 1943 op grond van zijn proeven met 4 aardappelrassen tot het bestaan van actieve resistentie, ook binnen de soort *Solanum tuberosum*, aangezien

bij het ras Epicure onder dezelfde omstandigheden minder cysten, kleinere cysten, meer geheel steriele cysten en cysten met een geringere gevuldheid met bij activering een kleiner aantal mobiele larven gevormd werden dan bij Golden Wonder. Of deze verschillen wel alleen toegeschreven moeten worden aan de specifieke resistentie van het ras, moet echter worden betwijfeld, aangezien het vermogen om meer of minder wortels te vormen of om meer of minder lang door te groeien hierbij een rol kan hebben gespeeld, te meer daar Gemmell's meest resistente ras een vroegrijp en zijn minst resistente een laatrijp ras was.

Miles c.s. (146) trachtten gegevens te krijgen omtrent het resistentie-mechanisme door voor verschillende vroegrijpe aardappelrassen een cysten: opbrengstverhouding te bepalen. Zij vonden daarbij een daling van Great Scot via Arran Banner en Doon Star naar Majestic. Ook zij achtten het bestaan van resistentie-verschillen tussen de verschillende rassen waarschijnlijk. In hoeverre hun cijfers echter door een verschillend wortelvormend en opbrengstvermogen doorkruist worden, is niet zonder meer te zeggen.

De mogelijkheid, dat er speciale erfelijke factoren in de aardappel aanwezig zijn, die de resistentie van de rassen bepalen, bestaat dus, al is dit niet met zekerheid bewezen. In elk geval blijken verschillende rassen de vermeerdering van het aaltje zeer verschillend te beïnvloeden.

Het blijkt dus gewenst om te streven naar rassen, die bij een goede opbrengst het aantal aaltjes niet sterker aankweken dan één of twee jaren onvatbare gewassen het doen dalen, zowel door selectie of veredeling op actieve resistentie als op andere eigenschappen die in dit opzicht een rol kunnen spelen.

Gevoeligheid („sensivity")

Gevoeligheid is het vermogen van een plant om op de aantasting van een parasiet meer of minder sterk te reageren (166).

De gevoeligheid zal zich dus uiteindelijk uiten in opbrengstverschillen of standverschillen bij vatbare rassen of soorten. Of echter een verschil in ontwikkeling toegeschreven moet worden aan gevoeligheid alleen (een specifieke erfelijke eigenschap die behoort tot het evenwicht plant-parasiet) of ook aan resistentie (een andere specifiek erfelijke eigenschap van het evenwicht plant-parasiet) of aan andere al of niet erfelijk bepaalde factoren, is vaak moeilijk te zeggen.

De maatstaven voor het meten van resistentie en gevoeligheid, resp. de ontwikkeling van de aaltjes en van de plant, zijn niet helemaal juist. Want de vermeerdering van de aaltjes is, alle andere factoren daargelaten, behalve van resistentie ook nog min of meer afhankelijk van de gevoeligheid van de plant, omdat de plant kan reageren met afstoting of nieuwvorming van wortels, waardoor de vermeerderingsmogelijkheid van de aaltjes beïnvloed wordt. En ontwikkelingsverschillen van de plant geven, wéér andere factoren daargelaten, een beeld van de gevoeligheid van de plant, maar tevens van het vermogen van de plant om de aantasting min of meer af te remmen met behulp van haar resistentie-factoren. Als regel zullen echter resistentie-uitingen het beste gedemonstreerd worden in de vermeerdering van de aaltjes, gevoeligheids-uitingen het beste in de ontwikkeling van het gewas.

In hoeverre verschillen in ontwikkeling van de aardappelrassen veroorzaakt worden door andere factoren dan de tot het evenwicht plant-parasiet behorende gevoeligheid en resistentie, is bij proeven met alléén aangetaste planten niet uit te maken. Die andere factoren, b.v. vroegrijpheid, wortelvormend vermogen en gevoeligheid voor afwijkende omstandigheden, kunnen de rassen óók verschillend beïnvloeden en moeten dus bestudeerd worden bij afwezigheid van de aaltjesaantasting, dus op rassenproefvelden op overeenkomstige, echter onbesmette grond. Dan kan rekening worden gehouden met uit dien hoofde optredende rasverschillen.

Over rasverschillen in opbrengst bij aardappelmoeheid wordt in de literatuur wel een en ander vermeld. Morgan (150) testte in 1925 een groot aantal aardappelrassen en vond vrij grote verschillen in opbrengst, al toonde geen van de rassen „any degree of immunity to eelworm". Zimmermann (213) meende, dat van de toenmalige Duitse rassen Kartz v. Kameke, Parnassia en Pirola de aantasting beter zouden doorstaan dan de rest. Reinmuth (167) kon dit bij zijn tweejarige proeven echter niet bevestigen. Goffart (95) beproefde in de jaren 1931–1933 in totaal 38 bestaande aardappelrassen, waaronder Ackersegen, Erdgold en Hellena. Zij bleken alle aangetast te worden. Zijn conclusie over de rasverschillen was zeer algemeen gesteld: „Man erkennt hieraus, dasz die frühen und mittelfrühen Sorten im Allgemeinen etwas stärker geschädigt werden als die mittelspäten und späten." O' Brien & Prentice (158) noemden het vroegrijpe Engelse ras Epicure zeer „vatbaar", geheel in tegenspraak met Robertson (169), die enkele jaren later aantoonde, dat Epicure hogere opbrengsten gaf dan andere Engelse rassen bij dezelfde besmettingsgraden. Strachan & Taylor (190) deelden in 1929 mee, dat bij vergelijkende proeven in Schotland Kerr's Pink (een laatrijp ras!) de hoogste en Majestic (een vroegrijp ras!) de laagste opbrengst gaf. Carroll (38) zegt in 1933 in zijn studie over de aardappelmoeheid in Ierland, dat bij de vroegste aardappelrassen, die vanaf eind Mei al gerooid worden, de minste schade ondervonden wordt.

De verklaringen over de schade, die verschillende aardappelrassen door de aaltjesaantasting lijden, lopen dus nogal uiteen en lijken soms zelfs tegenstrijdig. Dit wordt vermoedelijk veroorzaakt, doordat de verschillende onderzoekers niet op dezelfde wijze gewerkt hebben en niet hetzelfde bedoelen. Zeker is, dat alle beproefde rassen aangetast worden en zware schade kunnen lijden. Vrijwel zeker is ook, dat bij eenzelfde aantal aaltjes in de grond de opbrengst van de laatrijpe rassen gemiddeld minder gedrukt wordt dan die van de vroegrijpe rassen, doordat de laatrijpe rassen zich vaak nog weer herstellen tegen de tijd, dat de vroegrijpe reeds afgestorven zijn. Door deze lang voortgezette groei wordt echter ook een zeer grote aaltjes-populatie opgebouwd. Door dit hogere besmettingsniveau wordt *op den duur* vaak meer schade geleden, indien elk jaar laatrijpe dan indien elk jaar zeer vroegrijpe aardappelen verbouwd worden. Op grond hiervan kon Carroll tot zijn conclusie komen, dat men bij de (geregelde) verbouw van zeer vroegrijpe en vooral ook vroeggerooide rassen de minste last heeft. Wanneer men verder bedenkt, dat pootdatum, milieu-factoren e.d. een zeer grote en soms met het ras verschillende invloed op het wel of niet ziek worden van het gewas kunnen hebben, dan worden de soms schijnbaar tegenstrijdige resultaten begrijpelijk. In hoeverre de genoemde verschillen verklaard moeten worden uit rasverschillen in erfelijke gevoeligheid is moeilijk te zeggen.

Voor de verbouwer maakt het weinig verschil, of een verbetering van de opbrengst berust op geringer gevoeligheid van een ras dan wel op een beter wortelvormend vermogen of een grotere groeisnelheid. Voor de verbetering van het rassen-sortiment zouden meer inzicht en meer gegevens hieromtrent gewenst zijn.

Dispositie

Dispositie is het variabele weerstandsvermogen van de plant onder invloed van de uitwendige omstandigheden (166).

Uit Hoofdstuk VIII is reeds gebleken, dat milieu-factoren een grote invloed hebben op het wel of niet ziek worden van het aangetaste gewas. Deze invloeden werken vermoedelijk vaak via de plant, namelijk via de wortelvorming of wortel-regeneratie.

Die aardappelrassen dus, die zich een zware bemesting of een structuur-verbetering het beste ten nutte weten te maken, zullen in een aardappelmoeheidsgebied de voorkeur verdienen, aangezien daar al spoedig aan de cultuur-maatregelen extra zorgen worden besteed omdat men misoogsten vreest.

„*Disease escaping*" (166)

Behalve resistentie, gevoeligheid en dispositie spelen bij de aaltjesaantasting van vatbare rassen ook andere eigenschappen van de plant, die niet essentieel zijn voor de betrekking plant-parasiet, een rol.
Genoemd kunnen worden de meer of minder lange groei-periode, het wortel-regenererend vermogen en de meer of minder snelle kieming en wortelvorming. Deze eigenschappen, waarover als regel slechts incidentele waarnemingen verricht zijn, werken ten dele in de zin van „disease escaping", dat wil zeggen dat een ras door hun toedoen geheel of gedeeltelijk aan de aantasting ontsnapt.

Op dezelfde wijze werkt ook een andere eigenschap van de plant, namelijk het vermogen om bij lage bodem-temperatuur met de wortelvorming te beginnen, waardoor deze lage temperatuur gedurende de eerste groeiweken van de plant het vrijkomen van de larven zodanig kan vertragen, dat de plant reeds stevig op zijn wortels staat als de aaltjes verschijnen, hetgeen de doorslag kan geven voor het wel of niet te gronde gaan van het gewas.
Miles (144) noemt als minimum-temperatuur voor het actief worden van larven 60 °F. Volgens Chitwood & Buhrer (46) kunnen de verschillende Amerikaanse aardappelrassen met hun groei beginnen bij 45–58 °F, terwijl de activiteit van de aaltjes pas zou beginnen bij 54–59 °F. Zij concluderen: „Varietal differences in susceptibility to nematode damage are probably correlated with varietal differences in ability to produce roots at temperatures below those at which nematode attack takes place. Differences in injury from year to year within a given variety probably depends upon the duration of mild spring temperatures when the plants can grow free of nematode attack."

Aangezien snelle wortelvorming en groot wortel-regenererend vermogen en het vermogen om bij lage temperatuur met wortelvorming te beginnen eigenschappen zijn, die ook om andere redenen voor de veredeling van de aardappel van belang zijn, zouden langs deze weg rassen gevonden kunnen worden die de schade door aardappelmoeheid kunnen verzachten.

DE VATBAARHEID VAN DE IN NEDERLAND AANWEZIGE AARDAPPELRASSEN

In 1948 werden alle aardappelrassen, die door het Aardappelproefbedrijf te Oostwold en het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen te Wageningen verschaft konden worden, 358 in totaal, onderzocht op vatbaarheid voor het aardappelaaltje.

In een onverwarmde kas werden op 22 April van elk aardappelras 5 kleine knollen afzonderlijk gepoot in potjes met besmette grond. Alle rassen ontwikkelden zich fors. Twee maanden na het poten werd de aantasting van elke plant beoordeeld aan het aantal cysten op de wortelmat tegen de wand van de potjes en aan de rijpheid van deze cysten.

Bij alle 358 rassen werden per plant enkele tientallen tot honderden cysten geconstateerd, die in verschillende stadia van ontwikkeling verkeerden (wit, geel zowel als bruin van kleur). De verschillen in aantal en „rijpheid" der cysten waren niet zo groot, dat hieraan waarde gehecht kon worden voor het beoordelen van eventuele verschillen in resistentie, mede naar aanleiding van de gegevens op blz. 119.

De conclusie is dus, dat alle in Nederland aanwezige cultuur-rassen van de aardappel vatbaar zijn voor het aardappelaaltje en binnen twee maanden na het poten een groot aantal volgroeide cysten kunnen dragen.

DE GEVOELIGHEID VAN EEN AANTAL BEKENDE NEDERLANDSE AARDAPPELRASSEN

Verschillen in gevoeligheid, van de Nederlandse aardappelrassen, die neerkomen op het meer of minder schade lijden, blijken reeds bij oppervlakkige waarneming geconstateerd te kunnen worden.

Op een 10 m grote aardappelmoeheidsplek op zandgrond, waar toevallig volkomen gelijk behandelde rassen van een rassenproefveld samenkwamen, groeide in 1946 Noordeling scherp begrensd door de aantasting heen, terwijl Bevelander en IJsselster zwaar ziek werden.

Op een perceeltje zavelgrond waren in 1947 naast elkaar Eigenheimer en Record in lengtestroken zonder scheidingsvoor verbouwd. Van een drietal zieke plekken op de grens van de beide stroken waren op 15 Juli de gedeelten in Record omgespit, terwijl men de overigens ook zichtbaar zieke gedeelten in Eigenheimer op de rij af had laten staan, wegens de betere stand.

Aangezien het aardappelgewas bij zware aantasting vaak slechts enkele centimeters hoog wordt, zijn standcijfers zeer geschikt als norm voor de gevoeligheid. De eerste ontwikkeling van het gewas zal de beste maatstaf zijn voor het weerstandsvermogen van de plant, de latere standcijfers zullen een inzicht geven in het herstellingsvermogen, terwijl de opbrengst beide factoren integreert.

Daar echter de aardappelrassen ook van nature verschillen vertonen in jeugdontwikkeling, in stand en in opbrengst, moeten ter vergelijking zo mogelijk dezelfde gegevens van dezelfde rassen van gelijkwaardige, onbesmette grond vermeld worden, hetgeen er hier op neer komt dat men moet vergelijken met de resultaten van gelijkwaardige proefvelden op enige afstand.

Voor nadere bestudering van de gevoeligheid werden met bekende Nederlandse rassen in 1946, 1947 en 1948 resp. 1; 6 en 1 proefvelden aangelegd, terwijl ter vergelijking de gegevens van de dichtstbijzijnde rassenproefvelden van het Instituut voor Rassenonderzoek (I.V.R.O.) op onbesmet terrein in hetzelfde jaar werden genomen. Het pootgoed werd in alle gevallen door het I.V.R.O. verschaft en was van dezelfde qualiteit en maat als gebruikt op zijn proefvelden.

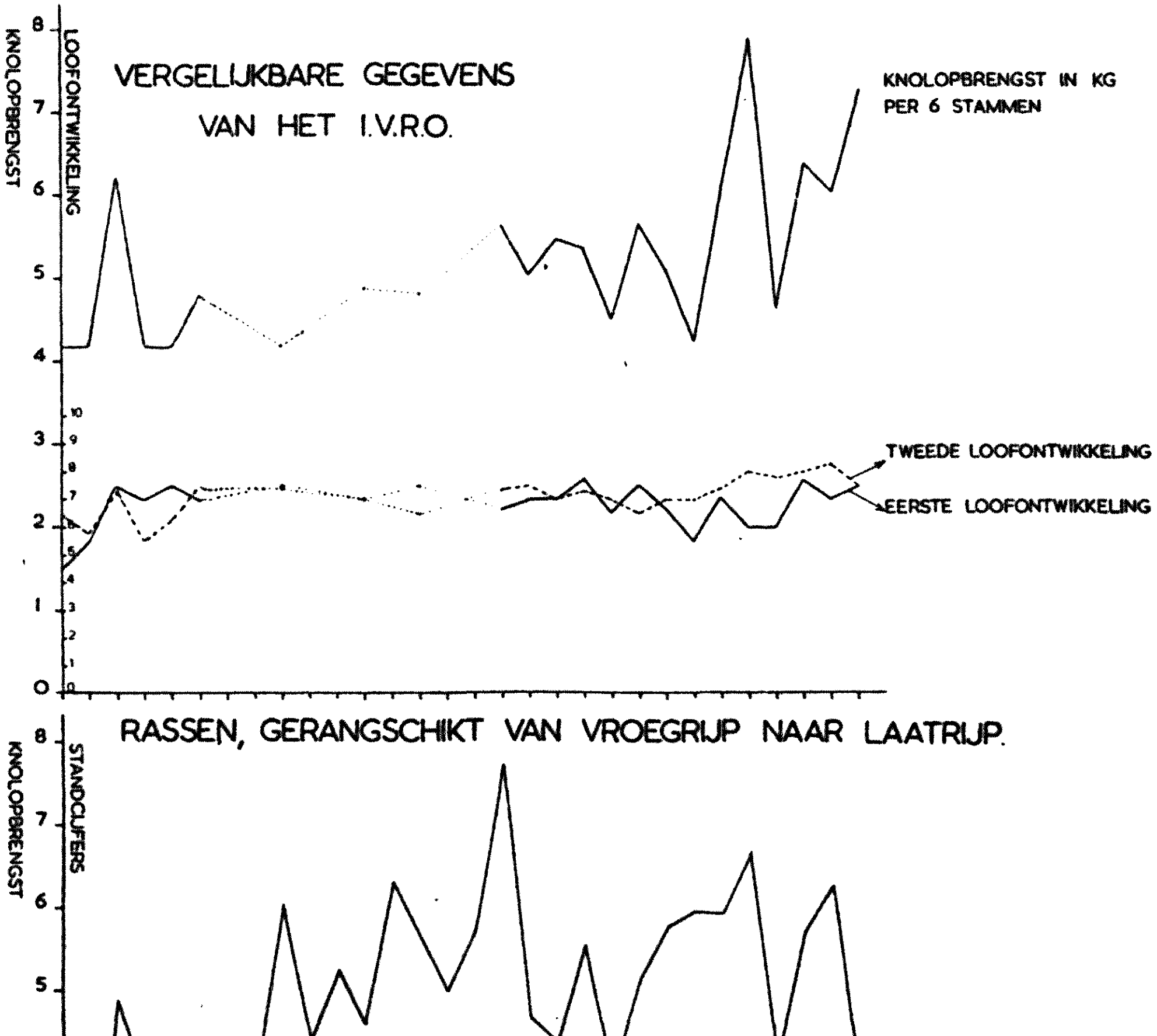
1. *Proefveld met 30 rassen op dalgrond in 1946*

30 aardappelrassen werden op veldjes van 6 stammen, in 5-voud, verbouwd. Door doelmatige verdeling van de herhalingen werden eventuele verschillen in besmettingsgraad van de grond opgevangen. Ongelukkigerwijze bleek het veld te licht besmet om een zwaar ziek gewas, dus duidelijke reactie-beelden te kunnen geven.

In afbeelding 25 zijn van alle rassen de gemiddelde standcijfers op 20 Juni, de gemiddelde standcijfers op 20 Juli en de gemiddelde knolopbrengst in kg per veldje van 6 stammen weergegeven, terwijl tevens ter vergelijking de gemiddelde gegevens van 3 rassenproefvelden van het I.V.R.O. op niet met aardappelaaltje besmette dalgrond zijn vermeld, voor zover de rassen daar voorkwamen.

Op 20 Juni blijken tussen de rassen op het besmette terrein geen grote verschillen in stand aanwezig te zijn; alleen Eersteling en Rode Eersteling zijn duidelijk minder. Op 20 Juli zijn de standcijfers voor alle vroege rassen sterk gedaald, voor Eersteling en Rode Eersteling zeer sterk, terwijl ze voor alle late rassen sterk zijn gestegen. De knolopbrengst bij rooiing op 5 September blijkt vooral bij Eersteling en Rode Eersteling zeer laag uit te vallen, daar deze slechts 46 en 38 % van de gemiddelde opbrengst van alle rassen halen. Bij andere rassen kan de schade als gevolg van de aantasting niet groot zijn geweest, gezien de goede gemiddelde opbrengsten. Bij vergelijking van de stand- en opbrengstcijfers valt dadelijk op, dat de vroege rassen op de onbesmette velden van het I.V.R.O. in datzelfde jaar niet die diepe opbrengst-depressie hebben vertoond. Ze bereiken daar beide 81 % van de gemiddelde opbrengst van alle rassen.

De conclusie blijkt gerechtvaardigd, dat op dit licht besmette terrein de vroege rassen Eersteling en Rode Eersteling opvallend meer schade hebben geleden dan de middenvroege en late.



Afbeelding 25. Gemiddelde uitkomsten van een proefveld met 30 rassen in 1946, op dalgrond besmet met aardappelaaltjes.

2. *Proefvelden met 7 rassen op dalgrond in 1947*

Op 2 proefvelden, rassenproef B en rassenproef K, werden 6 fabrieksaardappelrassen en Noordeling vergeleken. Op elk proefveld kwam elk ras in tweevoud voor op veldjes van 2½ bij 2½ m. De besmettingsgraad van de 14 veldjes per proefveld was vóór het poten per 20 cc grond resp. 25,2 (± 2,1) cysten = 15,6 (± 1,3) levenskrachtige cysten = 1518 (± 217) larven en 39,7 (± 2,6) cysten = 19,7 (± 1,7) levenskrachtige cysten = 1323 (± 161) larven. De velden bleken dus beide zwaar besmet, terwijl de geringe waarde van de standaardafwijking, waarin ook alle techniek-fouten van het grondmonster-onderzoek begrepen zijn, wijst op de gelijkmatige verdeling van de aaltjes.

Op 16 Mei werden de knollen gepoot, op 12 Juli en 16 Augustus werden de veldjes op loofontwikkeling gewaardeerd van 0 (= geheel wegblijvend) tot 10 (= zeer goed ontwikkeld), op 12 September werd de opbrengst en het „onderwater-gewicht" (o.w.-gewicht) van rassenproef K bepaald. De gegevens zijn in afbeelding 26 voorgesteld, tegelijk met vergelijkbare gegevens van het I.V.R.O. van dezelfde rassen op onbesmet terrein.

Sprekende rasverschillen blijken niet aanwezig te zijn. Alle 7 beproefde rassen leden zwaar van de aantasting, zodat elk van hen een misoogst zou hebben gegeven. Volgens de stand- en opbrengstcijfers lijkt Record tot de slechtste te behoren, terwijl dit op onbesmet terrein niet het geval is. Ultimus vertoont een voorspoedige jeugdontwikkeling. Het veel verbouwde ras Voran lijkt niet slechter te zijn dan de andere rassen. Opvallend is het tegengestelde verloop van het o.w.-gewicht en de opbrengst bij rassenproef K. Ten opzichte van de I.V.R.O.-gegevens blijkt alleen het o.w.-gewicht van Noordeling relatief lager uit te vallen, hoewel het nog wel hoger ligt dan bij de fabrieksaardappelrassen.

3. *Uniforme proefvelden met 35 rassen op 4 verschillende grondsoorten in 1947*

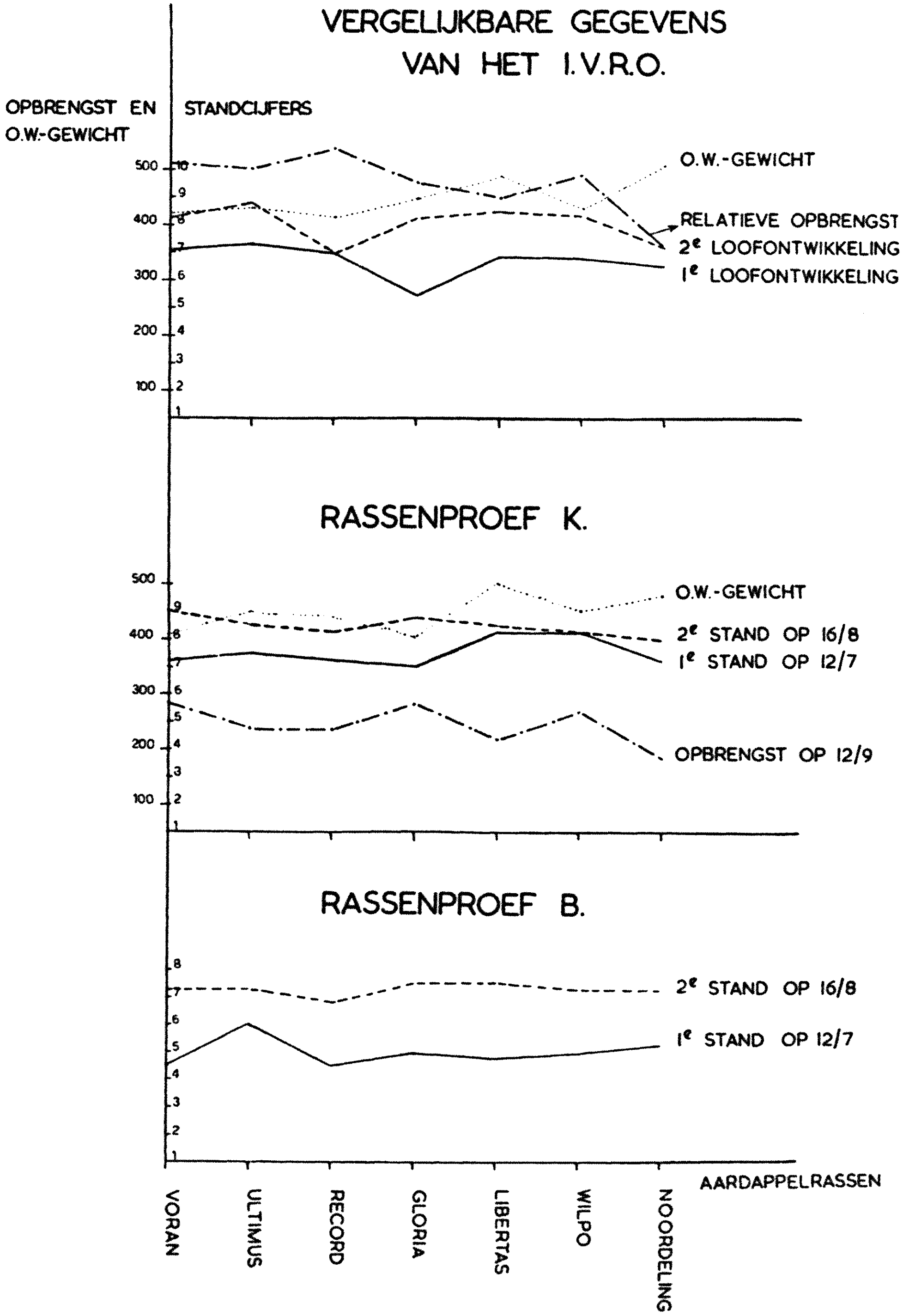
In 1947 werd een serie van 35 aardappelrassen vergeleken op 4 zwaar besmette terreinen, gelegen op zandgrond, duinzandgrond, dalgrond en zavelgrond.

Van elk der 35 rassen werden op ieder proefveld 20 rijtjes van twee stammen gemaakt, om de ongelijkmatige verdeling van de aaltjes in de bodem en de grilligheden in de aantasting ten gevolge van vruchtbaarheids- en andere verschillen op te vangen. De vele herhalingen van zeer kleine „veldjes" (achteraf bleek, dat 1 stam nog gemakkelijker was geweest) maakte het tijdrovende onderzoek van vele grondmonsters op aaltjes overbodig, terwijl het verdelen van de afzonderlijke rijtjes volgens toeval over het veld daarbij vervangen kon worden door een indeling, die het plaatsen van etiketten overbodig maakte en veel tijd en administratie bespaarde bij het poten en het waarderen, terwijl toch de herhalingen van elk ras verspreid over het veld voorkwamen. Daarvoor werden van de 35 rassen de 20 series, met steeds dezelfde volgorde binnen de serie, uitgepoot in één lange rij, die heen en weer over het proefveld slingerde. De enige voorzorg was het kiezen van zo'n breedte van het proefveld, dat het begin van elke serie telkens enkele stammen moest opschuiven. Buurplantbeïnvloeding speelde hier geen rol, aangezien volgens de verwachting alle stammen door de armoedige ontwikkeling vrij stonden.

Deze hele proefopzet, zeer vele herhalingen met zeer weinig planten in hun vaste volgorde per ras, heeft in dit speciale geval goed voldaan en blijkt achteraf, na een wiskundige test, proef-technisch volkomen verantwoord.

De opbrengst van de 4 proefvelden was zeer gering, namelijk ongeveer 10 %, 20 %, 60 % en 40 % van normaal, zodat duidelijke reactie-beelden verkregen werden.

Als maatstaf voor de meer of mindere gevoeligheid van de rassen werd de stand van de planten genomen, later in het seizoen aangevuld met afstervingscijfers. Elke plant kreeg bij elke beoordeling een cijfer. De resultaten van de verschillende waarnemingen



Afbeelding 26. Gemiddelde uitkomsten van twee proefvelden met 7 rassen in 1947, op dalgrond besmet met aardappelaaltjes.

TABEL 16

35 aardappelrassen, geplaatst in de volgorde van hoge naa
Hoge cijfers = goede stan

VOLGORDE-NUMMERING	1. ZANDGROND								2. DUINZANDGROND			
	1e stand op 10/6		*2e stand op 23/7*		*3e stand op 20/9*		*Afsterving op 23/7*		*1e stand op 11/6*		*2e stand op 28/7*	
1	Ideaal	289	Eigenheimer	317	Populair	355	Erdgold	377	Ideaal	244	Erdgold	332
2	Eigenheimer	278	Ultimus	314	Wilpo	135	Libertas	371	Bevelander	241	Furore	326
3	Bintje	275	Matador	307	Alpha	134	Industrie	365	Beteka	239	Populair	323
4	Beteka	274	Populair	307	Voran	128	Alpha	358	Rode Star	239	Industrie	308
5	Ultimus	271	Furore	303	Rode Star	126	Voran	350	Bintje	238	Rode Star	305
6	Koopm. Bl.	260	Alpha	303	Industrie	118	Gloria	350	Furore	232	Ultimus	303
7	Furore	260	Voran	298	Furore	116	Record	349	Koopm. Bl.	231	Bevelander	290
8	R. Eerstel.	255	Industrie	295	Erdgold	116	Matador	336	Geelblom	227	Alpha	285
9	Rode Star	252	Rode Star	294	Gloria	78	Wilpo	336	Ultimus	224	Koopm. Bl.	282
10	Matador	246	Erdgold	293	Orion	65	Souvenir	325	Erdgold	215	Orion	277
11	Triumf	241	Bintje	289	Libertas	55	Meerlander	320	Nederlander	214	Eigenheimer	271
12	Meerlander	239	Wilpo	288	Souvenir	45	Orion	311	Eigenheimer	210	Noordeling	260
13	Populair	239	Meerlander	286	IJsselster	33	Furore	299	Meerlander	207	Voran	260
14	Evergood	238	Koopm. Bl.	274	Evergood	28	Bevelander	296	R. Eerstel.	205	Meerlander	258
15	Bevelander	238	Orion	272	Deva	24	Rode Star	296	Saskia	205	Bintje	253
16	Wilpo	236	Libertas	268	Ultimus	19	Populair	296	Deva	201	Souvenir	252
17	Geelblom	233	Bevelander	266	Bevelander	19	Bintje	282	Orion	195	Triumf	251
18	Nederlander	232	Souvenir	255	Meerlander	15	Evergood	239	Industrie	195	Wilpo	251
19	Erdgold	231	Deva	248	Noordeling	12	Deva	236	Doré	192	Matador	230
20	Eersteling	231	Gloria	248	Record	11	IJsselster	230	Evergood	191	Mulder R 44	229
21	Doré	230	Noordeling	245	Beteka	8	Ultimus	229	Triumf	188	Evergood	225
22	Deva	229	Record	294	Ideaal	6	Eigenheimer	224	Populair	188	Beteka	223
23	IJsselster	229	Evergood	240	Katahdin	5	Triumf	218	IJsselster	178	Record	223
24	Orion	229	IJsselster	238	Eigenheimer	4	Noordeling	212	Souvenir	174	Ideaal	218
25	Souvenir	228	Triumf	217	Geelblom	4	Koopm. Bl.	206	Noordeling	170	Deva	215
26	Noordeling	225	Mulder R 44	203	Mulder R 44	2	Katahdin	191	Alpha	162	Libertas	207
27	Industrie	224	Katahdin	168	Matador	2	Mulder R 44	179	Eersteling	161	Gloria	201
28	Alpha	217	Nederlander	152	Koopm. Bl.	2	Nederlander	135	Record	157	Geelblom	190
29	Saskia	214	Beteka	91	Bintje	2	Beteka	59	Matador	151	Nederlander	181
30	Voran	213	Ideaal	78	Nederlander	2	Eersteling	29	Libertas	147	Saskia	180
31	Gloria	202	Eersteling	50	Triumf	1	Doré	29	Wilpo	144	IJsselster	172
32	Record	200	Geelblom	48	Saskia	1	Saskia	28	Mulder R 44	142	Doré	163
33	Mulder R 44	196	Saskia	40	Eersteling	1	Geelblom	28	Voran	138	Katahdin	153
34	Libertas	194	R. Eerstel.	27	R. Eerstel.	0	Ideaal	23	Katahdin	119	R. Eerstel.	142
35	Katahdin	161	Doré	17	Doré	0	R. Eerstel.	15	Gloria	105	Eersteling	125
		8208		7783		1672		8127		6669		8364

voor stand en afsterving, die tezamen meer dan 18.000 waarnemingsgetallen omvatten, zijn samengevat in tabel 16. Hierbij zijn op alle proefvelden bij elke waardering de aardappelrassen geplaatst in de volgorde van hoge naar lage gesommeerde, d.w.z. gemiddelde, waarderingscijfers.

Een volledige wiskundige analyse, volgens de „analysis of variance", van de standcijfers van de eerste waardering op het zandgrondproefveld leerde:

a) dat de standcijfers normaal, d.w.z. volgens de toevalskromme, verdeeld zijn, zodat de cijfers gewoon tot gemiddelden verwerkt en gebruikt kunnen worden voor verdere berekeningen, zonder dat gevaar voor complicaties bestaat.

b) dat de verschillen tussen de standcijfers van de 2 planten per rijtje normaal zijn verdeeld, waaruit blijkt, dat de 2 naast elkaar staande planten van het betreffende ras

lage waarderingscijfers, op vier verschillende proefvelden in 1947
resp. weinig afgestorven

		3. DALGROND				4. ZAVELGROND							
Afsterving op 28/7		*1e stand op 12/7*		*2e stand op 11/8*		*1e stand op 4/7*		*2e stand op 17/7*		*3e stand op 9/8*		*Afsterving op 8/9*	
Gloria	378	Beteka	300	Populair	307	Ultimus	235	Ultimus	280	Populair	330	Populair	292
Alpha	376	R. Eerstel.	292	Meerlander	304	Rode Star	220	Rode Star	258	Ultimus	329	Voran	258
Voran	368	Bintje	276	Bevelander	296	Beteka	219	Populair	254	Rode Star	321	Rode Star	256
Erdgold	365	Orion	276	Furore	293	Bevelander	219	Matador	243	Matador	312	Gloria	251
Furore	359	Rode Star	275	Ultimus	292	Bintje	215	Wilpo	236	Wilpo	298	Wilpo	242
Industrie	358	Nederlander	274	Rode Star	289	Eigenheimer	213	Furore	235	Furore	294	Erdgold	215
Libertas	340	Eigenheimer	274	Eigenheimer	287	Koopm. Bl.	210	Meerlander	230	Alpha	287	Alpha	211
Orion	336	Ideaal	273	Orion	285	Industrie	210	Erdgold	229	Industrie	286	Libertas	210
Souvenir	334	Doré	272	Noordeling	281	Meerlander	209	Bevelander	224	Voran	284	Ultimus	203
Record	332	Koopm. Bl.	269	Wilpo	279	Furore	208	Industrie	221	Erdgold	277	Matador	200
Populair	324	Meerlander	265	Voran	277	Erdgold	208	Eigenheimer	217	Bevelander	267	Noordeling	194
Meerlander	320	Bevelander	265	Libertas	273	Mulder R 44	208	Voran	214	Orion	264	Industrie	191
Wilpo	312	Industrie	264	Koopm. Bl.	272	Evergood	206	Alpha	213	Meerlander	262	Furore	175
Matador	311	Saskia	263	Mulder R 44	268	Triumf	206	Orion	212	Noordeling	262	Orion	146
Mulder R 44	304	Eersteling	261	Evergood	263	Wilpo	206	Record	211	Gloria	262	Mulder R 44	143
Eigenheimer	292	Furore	258	Industrie	263	IJsselster	205	Noordeling	210	Libertas	256	Bevelander	136
Rode Star	292	Ultimus	254	IJsselster	257	Souvenir	204	Koopm. Bl.	209	Mulder R 44	248	IJsselster	110
Ultimus	289	Deva	251	Alpha	257	Populair	204	Souvenir	208	Deva	244	Triumf	108
Triumf	280	Mulder R 44	250	Gloria	256	Saskia	203	Mulder R 44	208	Souvenir	244	Souvenir	96
Noordeling	279	Souvenir	249	Triumf	255	Matador	203	Deva	204	Record	244	Record	91
Koopm. Bl.	277	IJsselster	248	Matador	255	Nederlander	202	Triumf	202	Triumf	237	Meerlander	87
Bintje	271	Evergood	243	Bintje	251	Orion	202	Bintje	198	IJsselster	237	Eigenheimer	83
Bevelander	270	Noordeling	243	Erdgold	228	Geelblom	201	IJsselster	198	Eigenheimer	232	Katahdin	75
Katahdin	267	Voran	241	Deva	227	Deva	200	Libertas	197	Katahdin	231	Deva	69
Evergood	262	Geelblom	240	Record	225	Voran	200	Gloria	191	Koopm. Bl.	230	Evergood	62
Deva	230	Populair	239	Souvenir	224	Ideaal	199	Evergood	191	Evergood	209	Ideaal	53
IJsselster	222	Triumf	238	R. Eerstel.	219	Noordeling	199	Katahdin	183	Bintje	185	Koopm. Bl.	44
Nederlander	142	Libertas	234	Ideaal	217	Record	199	Saskia	180	Geelblom	164	Nederlander	43
Geelblom	139	Wilpo	231	Katahdin	203	Doré	187	Geelblom	172	Ideaal	160	Saskia	41
Ideaal	126	Erdgold	230	Beteka	201	Eersteling	185	Nederlander	172	Nederlander	156	Bintje	41
Eersteling	124	Matador	224	Eersteling	199	Libertas	185	Beteka	161	Beteka	131	Geelblom	40
Saskia	101	Record	223	Saskia	195	Alpha	181	Ideaal	156	Saskia	129	Eersteling	39
Beteka	99	Katahdin	212	Nederlander	191	Gloria	178	Doré	147	Doré	110	Doré	39
Doré	93	Alpha	207	Geelblom	176	Katahdin	176	Eersteling	135	R. Eerstel.	104	R. Eerstel.	38
R. Eerstel.	56	Gloria	195	Doré	175	R. Eerstel.	173	R. Eerstel.	130	Eersteling	96	Beteka	38
	9228		8809		8740		7078		7133		8182		4520

onafhankelijk van elkaar zijn beoordeeld, zodat alle standcijfers evenveel waarde hebben voor de verdere verwerking.

c) dat er zeer duidelijke, significante verschillen tussen de rasgemiddelden bestaan ($F = 12{,}1$, terwijl bij $F = 1{,}71$ reeds 99 % betrouwbaarheid bereikt zou zijn) en dat bij het verdelen van het proefveld in blokken de rassen steeds dezelfde volgorde krijgen.

d) dat de standaardafwijking van het gemiddelde van de 40 standcijfers per ras 0,191 is en van de som van deze 40 standcijfers dus 7,65.

Om te weten, welk verschil tussen 2 rassommen significant is, moet de gevonden standaardafwijking vermenigvuldigd worden met $1{,}96\sqrt{2}$, namelijk $\sqrt{2}$ om de standaardafwijking van een verschil te krijgen en 1,96 om de waarde te krijgen, die aangeeft dat

het verschil voor 95 % (de aangenomen norm bij de wiskundige bewerking) betrouwbaar is. De rassommen in tabel 16 dus, die meer dan $7{,}65 \times 1{,}96 \sqrt{2} = 21$ van elkaar verschillen, zijn in deze serie cijfers significant verschillend. De gemiddelde waarde van de rassom was 234, zodat de genoemde marge $\pm$ 9 % van dit gemiddelde bedraagt.

Hoewel de uitgevoerde berekening geldt voor één waardering van één der proefvelden, is er geen reden om aan te nemen, dat de verhouding op de analoge proefvelden hier sterk van zou afwijken. Zij geldt echter voor de *1e stand-waardering*, aangezien bij latere waarderingen reeds rekening moet worden gehouden met de afsterving van de vroegrijpe rassen en dus met grotere variaties.

Men kan uit tabel 16 voor elk proefveld en voor elk der waarderingen de volgorde der rassen vaststellen en bovendien met één oogopslag zien, of een verschil in stand tussen twee rassen (zolang nog geen afsterving plaats vond) betrouwbaar of niet betrouwbaar geacht moet worden.

Een samenvattend oordeel is moeilijk, doordat het inzicht in de schade, die de verschillende rassen ten gevolge van de aaltjesaantasting lijden, verkregen moet worden uit gegevens, die afkomstig zijn van 4 verschillende proefvelden, en binnen elk proefveld nog weer van verschillende waarderingen, terwijl in dezelfde serie vroeg- en laatrijpe rassen vergeleken worden. De proefvelden zijn niet op dezelfde data gepoot en gewaardeerd, terwijl de ter vergelijking aanwezige rassen-series van het I.V.R.O. weer op andere data zijn gepoot en gewaardeerd. Toch leert een globaal overzicht van tabel 16 reeds, dat op alle 4 proefvelden bepaalde rassen op de waarderingslijsten steeds bovenaan, andere steeds onderaan voorkomen.

Om thans de gegevens van alle 4 proefvelden samen te vatten, zou men voor elk ras de behaalde standcijfers van de 4 proefvelden kunnen optellen en daaruit het gemiddelde en, met een analyse, de betrouwbaarheid kunnen berekenen. Deze wijze van samenvatten is echter statistisch weinig bevredigend en ook niet geheel verantwoord, aangezien niet alle proefvelden geheel gelijkwaardig zijn geweest en voor ons doel (het isoleren van de aaltjesschade uit een complex van groeiremmende factoren) niet evengoed zijn geslaagd.

Overzichtelijker, en zeker niet minder juist, is daarom tabel 17, die achter elk ras de op de 4 proefvelden behaalde volgorde-nummers (van tabel 16) vermeldt en tenslotte de som van deze 4 volgorde-nummers. Elk ras is zo gewaardeerd met één getal. Tabel 17 geeft dan de volgorde, die op de gezamenlijke proefvelden behaald is bij de *1e* en bij de *2e stand-waardering*.

De *1e stand-waardering* vroeg in het seizoen zal de beste benadering zijn voor de eerste ontwikkeling van een ras en dus voor een eventuele gevoeligheid voor het binnendringen en de ontwikkeling van de aaltjes. Uitblinkers met een relatief betere ontwikkeling blijken: *Beteka*, *Bintje*, *Rode Star*, *Eigenheimer*, *Koopman's Blauwe* en *Ultimus;* achterblijvers *Katahdin*, *Gloria* en *Libertas*.

Bij de *2e stand-waardering* is het beeld veranderd, doordat de vroegrijpe rassen door hun afrijping tot onderaan de lijst afzakken, hetgeen dus niets met aaltjesschade te maken behoeft te hebben. De laatrijpe rassen zijn hierdoor opgeschoven. Afgezien hiervan kan deze *2e stand-waardering* misschien een maat zijn voor het wortel-regenererend vermogen van de aangetaste rassen, die na wekenlange stilstand op nieuwgevormde en ogenschijnlijk minder gestoorde wortels soms weer voortgroeien, zodat vooral late rassen dan nog knollen kunnen vormen. Uitblinkers volgens deze *2e stand-waardering* zijn: *Populair*, *Ultimus*, *Furore*, *Rode Star* en *Eigenheimer*. Weer onderaan de lijst staan, temidden van de vroege rassen: *Katahdin*, *IJsselster*, *Gloria* en *Record*.

Ter vergelijking wordt thans in tabel 18 de volgorde der (beschikbare) rassen vermeld op grond van de gemiddelde standcijfers *1e* en *2e waardering* van alle op onbesmet terrein liggende proefvelden 1947 van het I.V.R.O. Ook hier blijken bij de *1e waardering*

TABEL 17

De volgorde-nummers van elk aardappelras, resp. voor de proefvelden op zandgrond, duinzandgrond, dalgrond, zavelgrond en hun som (volgens tabel 16)

Aardappelrassen gerangschikt van goede naar slechte ontwikkeling	Volgorde-nummers volgens de *1e standwaarderingen* en hun som	Aardappelrassen gerangschikt van goede naar slechte ontwikkeling	Volgorde-nummers volgens de *2e standwaarderingen* en hun som
1. Beteka	4+ 3+ 1+ 3 = 11	1. Populair	4+ 3+ 1+ 3 = 11
2. Bintje	3+ 5+ 3+ 5 = 16	2. Ultimus	2+ 6+ 5+ 1 = 14
3. Rode Star	9+ 4+ 5+ 2 = 20	3. Furore	5+ 2+ 4+ 6 = 17
4. Eigenheimer	2+12+ 7+ 6 = 27	4. Rode Star	9+ 5+ 6+ 2 = 22
5. Koopman's Bl.	6+ 7+10+ 7 = 30	5. Eigenheimer	1+11+ 7+11 = 30
6. Ultimus	5+ 9+17+ 1 = 32	6. Meerlander	13+14+ 2+ 7 = 36
7. Bevelander	15+ 2+12+ 4 = 33	7. Bevelander	17+ 7+ 3+ 9 = 36
8. Ideaal	1+ 1+ 8+26 = 36	8. Industrie	8+ 4+16+10 = 38
9. Furore	7+ 6+16+10 = 39	9. Erdgold	10+ 1+23+ 8 = 42
10. Meerlander	12+13+11+ 9 = 45	10. Voran	7+13+11+12 = 43
11. Nederlander	18+11+ 6+21 = 56	11. Alpha	6+ 8+18+13 = 45
12. R. Eersteling	8+14+ 2+35 = 59	12. Wilpo	12+18+10+ 5 = 45
13. Industrie	27+18+13+ 8 = 66	13. Matador	3+19+21+ 4 = 47
14. Orion	24+17+ 4+22 = 67	14. Orion	15+10+ 8+14 = 47
15. Evergood	14+20+22+13 = 69	15. Koopman's Bl.	14+ 9+13+17 = 53
16. Erdgold	19+10+30+11 = 70	16. Noordeling	21+12+ 9+16 = 58
17. Geelblom	17+ 8+25+23 = 73	17. Bintje	11+15+22+22 = 70
18. Triumf	11+21+27+14 = 73	18. Souvenir	18+16+26+18 = 78
19. Saskia	29+15+14+19 = 77	19. Libertas	26+20+14+19 = 79
20. Doré	21+19+ 9+29 = 78	20. Mulder R 44	16+26+12+24 = 78
21. Populair	13+22+26+18 = 79	21. Triumf	25+17+20+21 = 83
22. Deva	22+16+18+24 = 80	22. Evergood	23+21+15+26 = 85
23. IJsselster	23+23+21+16 = 83	23. Record	22+23+25+15 = 85
24. Souvenir	25+24+20+17 = 86	24. Deva	19+25+24+20 = 88
25. Matador	10+29+31+20 = 90	25. Gloria	20+27+19+25 = 91
26. Wilpo	16+31+29+15 = 91	26. IJsselster	24+31+17+23 = 95
27. Eersteling	20+27+15+30 = 92	27. Beteka	29+22+30+31 =112
28. Mulder R 44	33+32+19+12 = 96	28. Ideaal	30+24+28+32 =114
29. Noordeling	26+25+23+27 =101	29. Katahdin	27+33+29+27 =116
30. Voran	30+33+24+25 =112	30. Nederlander	28+29+33+30 =120
31. Record	32+28+32+28 =120	31. Geelblom	32+28+34+29 =123
32. Alpha	28+26+34+32 =120	32. Saskia	33+30+32+28 =123
33. Libertas	34+30+28+31 =123	33. Eersteling	31+35+31+34 =131
34. Gloria	31+35+35+33 =134	34. R. Eersteling	34+34+27+35 =130
35. Katahdin	35+34+33+34 =136	35. Doré	35+32+35+33 =135

Beteka, *Eigenheimer* en *Bintje* vrijwel boven aan de lijst, *Gloria* en *Record* vrijwel onderaan de lijst te staan. De eerste vertonen dus van nature een vlugge, de laatste een trage jeugdontwikkeling. In de *2e waardering* staan ook hier *Eigenheimer*, *Ultimus* en *Populair* bovenaan.

Opvallend is het gedrag van *Rode Star*, die op onbesmette grond bij beide waarderingen vrijwel onderaan, op besmette grond steeds bij de kopgroep voorkomt (bovendien nog vergezeld van de beide dochterrassen Ultimus en Furore). In minder sterke mate is dit eveneens met *Furore* het geval. Eveneens opvallend is het gedrag van de *Eersteling* en de *Rode Eersteling*, die bij de *1e waardering* op onbesmet terrein bovenaan komen, terwijl ze op besmet terrein door hun slechte stand zowel als door hun vroege afsterving voortdurend een zeer slecht figuur slaan. Dit laatste wekt de suggestie van een correlatie tussen deze gevoeligheid en de gevoeligheid voor stengelaaltje, waarbij volgens de rassenlijst immers ook de hoogste cijfers uitgereikt worden aan Rode Star, Populair, Noordeling en Ultimus, de laagste aan Katahdin en Eersteling.

De armoedige ontwikkeling op de zwaar zieke proefvelden wees duidelijk op het zon-

TABEL 18

De volgorde van 25 aardappelrassen volgens de gemiddelde standcijfers van alle I.V.R.O.-proefvelden in 1947

Volgorde volgens de *1e stand-waarderingen* met de gemiddelde standcijfers		Volgorde volgens de *2e stand-waarderingen* met de gemiddelde standcijfers	
1.	R. Eersteling 8,5	1.	Eigenheimer 8,6
2.	Eersteling 8,4	2.	Ultimus 8,5
3.	Beteka 8,2	3.	Populair 8,4
4.	Eigenheimer 8,0	4.	Meerlander 8,1
5.	Bintje 7,9	5.	Wilpo 8,1
6.	Doré 7,6	6.	Bintje 8,0
7.	Nederlander 7,6	7.	Bevelander 8,0
8.	Koopman's Bl. 7,6	8.	Libertas 8,0
9.	Bevelander 7,6	9.	Voran 7,9
10.	Saskia 7,4	10.	Record 7,6
11.	Ultimus 7,2	11.	Orion 7,6
12.	Meerlander 7,1	12.	Koopman's Bl. 7,4
13.	Geelblom 7,0	13.	Furore 7,4
14.	IJsselster 6,9	14.	Gloria 7,4
15.	Noordeling 6,9	15.	Geelblom 7,3
16.	Orion 6,8	16.	Noordeling 7,2
17.	Wilpo 6,7	17.	Mulder R 44 7,2
18.	Libertas 6,7	18.	Rode Star 7,1
19.	Voran 6,7	19.	Saskia 7,0
20.	Furore 6,6	20.	Nederlander 7,0
21.	Populair 6,6	21.	IJsselster 7,0
22.	Mulder R 44 6,5	22.	Beteka 6,6
23.	Record 6,2	23.	Doré 6,5
24.	Rode Star 5,8	24.	Eersteling 6,0
25.	Gloria 5,6	25.	R. Eersteling 5,9

der meer vatbaar zijn van *alle* beproefde rassen. Ongeveer 10 weken na het poten werden op 3 van de 4 proefvelden van elk der rassen twee planten gerooid en onderzocht op het voorkomen van cysten. Bij *alle* 35 rassen bleken er zowel op de wortels als op de knollen cysten voor te komen.

4. *Proefveld met 37 rassen op duinzandgrond in 1948*

In 1948 werden op dezelfde wijze als in 1947 van 37 rassen telkens 11 planten verbouwd, verspreid tussen de planten van andere rassen, op een besmet duinzand-perceel. Hoewel enig verschil in ontwikkeling en afsterving te constateren was, werden alle rassen zwaar ziek.

Op 13 Juli werden stand- en afstervingscijfers gegeven. De rassen met de hoogste standcijfers (10 = goed) waren achtereenvolgens Rode Star (5), Zeeburger (4,9), Alpha (4,7), Populair (4,4), Industrie (4,2), Noordeling (4,1), Ultimus (4); de rassen met de laagste standcijfers waren de vroegrijpe rassen Doré (0,7), Rode Eersteling (1), Sirteman (1,2) en Eersteling (1,7). De afstervingscijfers (10 = geheel groen) geven ongeveer hetzelfde beeld: de hoogste hebben Zeeburger (6,2), Populair (6), Alpha (5,7) en Rode Star (5,6); de laagste Doré (0,2), Rode Eersteling (0,3), Sirteman (1) en Eersteling (1).
Ook in 1948 vertoonden dus *Rode Star*, *Populair* en *Ultimus* de beste ontwikkeling, terwijl de vroege rassen begin Juli reeds vrijwel geheel afgestorven waren. Geen enkel ras gaf echter enige opbrengst. Deze proef was dus een bevestiging van de proeven van het voorgaande jaar. Vergelijkbare gegevens van proeven op onbesmet terrein waren dit keer niet beschikbaar.

Conclusies uit de rassenproefvelden

Door de lichte besmetting van het proef-terrein konden in 1946 ten aanzien van de

meeste rassen geen conclusies getrokken worden. De vroegrijpe rassen bleken echter opvallend meer schade te lijden dan de laatrijpe en wel in het bijzonder *Eersteling* en *Rode Eersteling*. Deze haalden op de onbesmette proefvelden van het I.V.R.O. ongeveer 80 %, op het besmette terrein slechts ongeveer 40 % van de gemiddelde opbrengst van alle op de respectievelijke proefvelden vergeleken rassen.

De proefvelden in 1947 met 7 fabrieksaardappelrassen gaven weinig verschillen tussen de rassen te zien.

Op de 4 uniforme proefvelden in 1947 bleken op verschillende grondsoorten enkele rassen steeds een relatief goede (Populair, Ultimus, Furore, Rode Star, Eigenheimer), andere rassen steeds een relatief slechte ontwikkeling te vertonen op besmet terrein. Na vergelijking met de door het I.V.R.O. verschafte ontwikkelingscijfers voor onbesmette grond bleken op besmette grond vooral *Eersteling* en *Rode Eersteling* een relatief zeer slecht, *Rode Star* een relatief zeer goed figuur te slaan.

Opmerkelijk is vooral de sterke vertegenwoordiging van Rode Star bij de uitblinkers, namelijk ook als moederplant van Ultimus en Furore, hoewel ook dit ras ernstige ziekteverschijnselen kan vertonen.

Het proefveld in 1948 bevestigde de conclusies van de proefvelden in 1947 ten aanzien van Rode Star en Eersteling.

In het algemeen blijken tussen de rassen dus duidelijke verschillen in gevoeligheid en/of regeneratie-vermogen aanwezig te zijn. Bij zware aantasting blijkt echter geen enkel ras het tot een goede opbrengst te kunnen brengen.

DE VATBAARHEID EN DE RESISTENTIE VAN EEN AANTAL ZUIDAMERIKAANSE KNOLVORMENDE SOLANUM-SOORTEN

In een onverwarmde kas werden in 1946 11 Zuidamerikaanse knolvormende Solanums, met als contrôle-planten aardappel en tomaat, in 8-voud in potten met humusarme zandgrond gekweekt, terwijl elke pot met ongeveer 2000 cysten (à 30 larven) van het aardappelaaltje was besmet. De wilde Solanums ontwikkelden zich oorspronkelijk zeer slecht, vermoedelijk grotendeels door de slechte groeiomstandigheden gedurende de zomer in de kas en door hun korte-dagbehoefte. Pas laat in het najaar fleurden ze op en gingen ze zelfs sterk bloeien.

Op 10/9, 28/9 en 2/10 werden vergelijkende standcijfers gegeven, aan elk der afzonderlijke planten één cijfer.

Op 2/10 werden alle planten geoogst, waarbij van elke plant afzonderlijk werd bepaald: de wortel- en stolonen-massa in grammen (knollen werden behalve bij de aardappel vrijwel niet gevormd), het aantal cysten op de wortelmat van de omgekeerde potvorm (jonge larven in de wortels werden niet meer ontdekt), en de besmettingsgraad van de grond in elk van de potten. Al deze gegevens zijn samengevat in tabel 19. Zij geven aanwijzingen over de vatbaarheid der soorten, en terloops ook over hun resistentie en gevoeligheid.

De vatbaarheid

Uit kolom 3 van tabel 19 blijkt, dat geen van de Solanums bij alle beproefde planten onaangetast bleef, dus als soort onvatbaar was. Wel bleken bij verschillende Solanums telkens enkele planten voor te komen, op de wortels waarvan geen cysten ontdekt konden worden, namelijk bij 16 van de 104 planten. Dit waren echter steeds vroeg afgestorven of zeer slecht ontwikkelde planten met een zeer geringe wortelontwikkeling. Geen van deze 16 negatief uitgevallen planten had een wortel- en stolonen-massa boven de 5 g, terwijl het gemiddelde van alle planten ruim 34 g bedroeg.

De conclusie is dus, dat de beproefde soorten alle vatbaar waren, aangezien geen enkele goed ontwikkelde en dus goed te controleren plant cysten-vrij bleef.

TABEL 19

Gemiddelde uitkomsten bij vatbaarheidsproeven voor het aardappelaaltje met 13 Solanum-soorten

Objecten	Criteria								
	1 Gemiddelde vergelijkende standcijfers			2 Gemiddelde wortel- en stolonen-massa in grammen	3 Gemiddeld aantal cysten op de wortelmat van de omgekeerde potvorm	4 Gemiddeld aantal cysten per g wortel- en stolonen-massa	5 Aantal cysten (c), levenskrachtige cysten (lc) en larven (l) per 80 cc grond na het oogsten der planten (uitgangsbesmettingsgraad gemiddeld 48 c = 28 lc 1440 l)		
	op 10/9	op 28/9	op 2/10				c	lc	l
1. Solanum demissum 1	3,3	4,0	4,9	14	41	2,9	129	20	910
2. ,, ,, 9	3,6	4,5	5,1	35	26	0,7	112	19	1050
3. ,, ,, 11	5,8	6,8	7,3	51	38	0,8	76	26	1040
4. ,, ,, 25	5,1	6,6	6,4	43	16	0,4	57	11	300
5. ,, ,, 29	5,6	8,0	7,8	50	30	0,6	51	17	430
6. ,, ,, 34	8,6	9,3	9,0	82	36	0,5	62	28	1230
7. ,, ,, 46	7,4	8,8	8,1	38	57	1,5	77	37	1360
8. ,, ,, 54	2,3	2,8	2,5	2	7	3,0	52	16	560
9. S. acaule 2 n sub	1,9	2,4	2,0	3	16	5,6	45	12	220
10. S. acaule	3,4	3,6	3,6	2	7	3,2	41	13	380
11. S. andigenum	1,8	3,0	2,6	2	19	7,6	53	19	730
12. S. tuberosum	5,8	5,5	6,1	102	117	1,1	79	49	3480
13. S. esculentum	7,3	7,0	6,6	18	63	3,4	45	11	390
					473		879	278	

Ditzelfde bleek in een volgende proef in 1947 te gelden voor de toen in 4-voud op dezelfde wijze geteste *S. polyadenium*, *S. caldasii*, *S. commersonii*, *S. demissum Buk. O 29* en *S. demissum El. Des. R 530*.

De resistentie

Goffart (95, 99*a*) gebruikte het aantal cysten per plant als maat voor de resistentie; Mai & Lownsberry (139) deden hetzelfde met een verfijnde methode. Actieve resistentie zou, behalve in het aantal volgroeide cysten op de wortels (kolom 3), ook tot uiting moeten komen in de aaltjesbesmetting van de grond na het afsterven van het gewas, namelijk in het aantal levenskrachtige cysten (totaal = 278) respectievelijk in de toename van het aantal cysten (totaal = 879 – 13 × 48 = 255).

Uit grafiek 3 van afbeelding 27 blijkt, dat de wilde Solanums en de tomaat de uitgangsbesmettingsgraad van voorjaar 1946 (28 lc per 80 cc) als regel niet op peil hebben kunnen houden, behalve no 6 en 7, die op peil bleven, en no 12 (aardappel), die sterk steeg. Het aantal cysten op de wortelmat blijkt hiermee volkomen parallel te verlopen (grafiek 1). Hieruit volgt, dat bij deze proef het aantal bij het oogsten op de wortelmat getelde cysten een juist beeld zou hebben gegeven van de nieuwvorming van cysten gedurende het seizoen, ook al is het aantal op de wortels getelde cysten (= 473 op 13 potvormen) slechts 1/24 deel geweest (in overeenstemming met § 5 van Hoofdstuk IV) van het aantal in de potten van 3200 cc nieuwgevormde cysten (40 × 278 = 11120 per 13 potten). Dit zal heel anders kunnen uitvallen bij vergelijking van gewassen, waarbij het ene wel en het andere geen ernstige ziekteverschijnselen vertoont.

De verschillende soorten hebben hier dus een verschillend aantal cysten voortgebracht. Uit de grafieken 4 t/m 7 van afbeelding 27 blijkt dit aantal nauwkeurig op en neer te gaan met de stand respectievelijk de meer of minder grote wortel- en stolonen-massa van de verschillende soorten, zodat deze fluctuaties niet als een aanwijzing voor het bestaan van verschillen in resistentie beschouwd moeten worden. Nog duidelijker blijkt

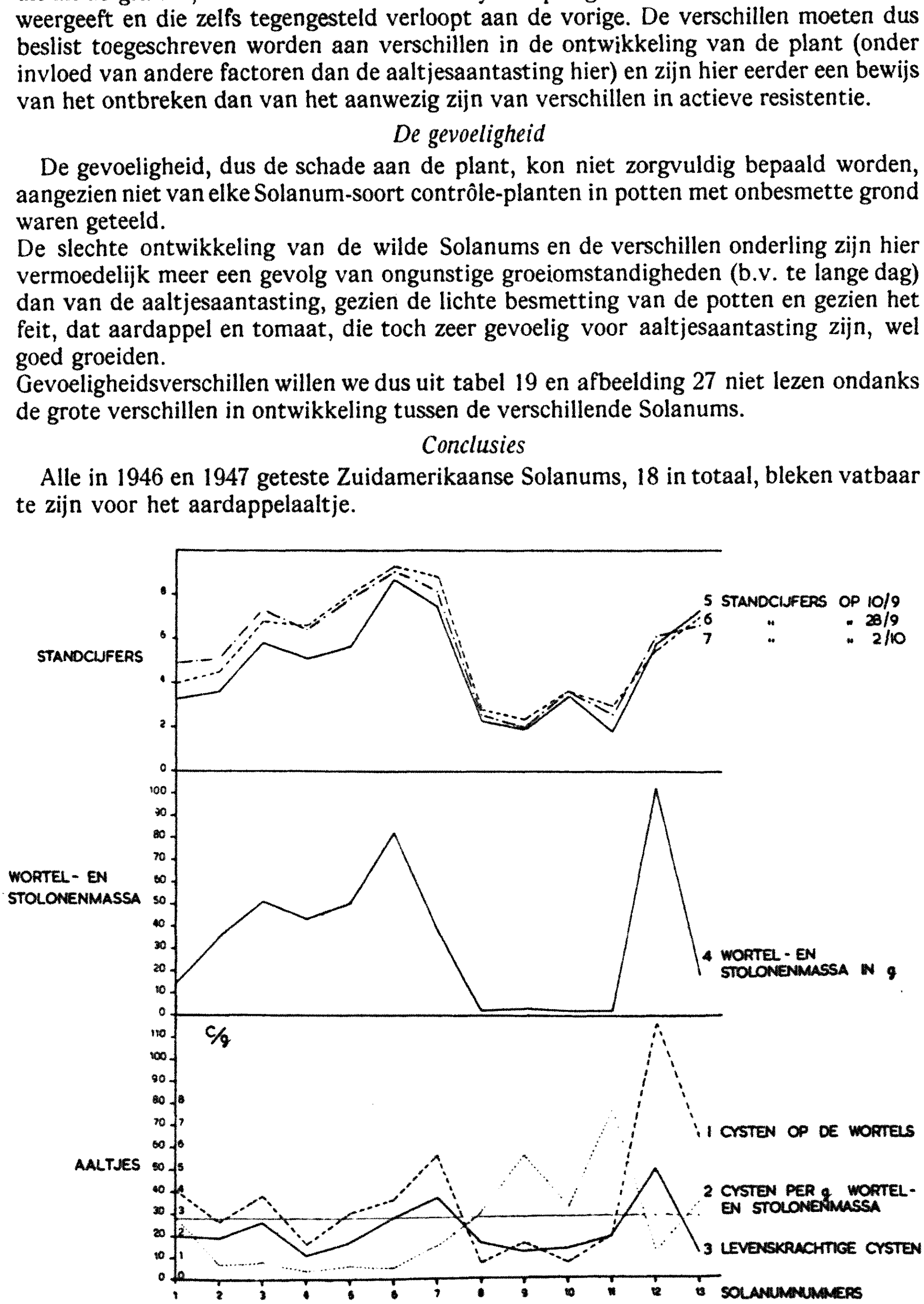
dit uit de grafiek, die het aantal zichtbare cysten per gram wortel- en stolonen-massa weergeeft en die zelfs tegengesteld verloopt aan de vorige. De verschillen moeten dus beslist toegeschreven worden aan verschillen in de ontwikkeling van de plant (onder invloed van andere factoren dan de aaltjesaantasting hier) en zijn hier eerder een bewijs van het ontbreken dan van het aanwezig zijn van verschillen in actieve resistentie.

De gevoeligheid

De gevoeligheid, dus de schade aan de plant, kon niet zorgvuldig bepaald worden, aangezien niet van elke Solanum-soort contrôle-planten in potten met onbesmette grond waren geteeld.
De slechte ontwikkeling van de wilde Solanums en de verschillen onderling zijn hier vermoedelijk meer een gevolg van ongunstige groeiomstandigheden (b.v. te lange dag) dan van de aaltjesaantasting, gezien de lichte besmetting van de potten en gezien het feit, dat aardappel en tomaat, die toch zeer gevoelig voor aaltjesaantasting zijn, wel goed groeiden.
Gevoeligheidsverschillen willen we dus uit tabel 19 en afbeelding 27 niet lezen ondanks de grote verschillen in ontwikkeling tussen de verschillende Solanums.

Conclusies

Alle in 1946 en 1947 geteste Zuidamerikaanse Solanums, 18 in totaal, bleken vatbaar te zijn voor het aardappelaaltje.



Afbeelding 27. Gemiddelde uitkomsten bij vatbaarheidsproeven tegen het aardappelaaltje met 13 Solanum-soorten

De in 1946 verzamelde gegevens gaven vrij duidelijke aanwijzingen, dat geen verschillen in actieve resistentie tussen de beproefde vatbare Solanums aanwezig waren, aangezien de verschillen in aantal gevormde cysten correspondeerden met de verschillen in ontwikkeling van de planten.
De verschillen in ontwikkeling van de Solanums waren vrijwel zeker een gevolg van andere factoren dan de aaltjesaantasting en kunnen hier dus niet als maat voor de gevoeligheid opgevat worden.

HET TESTEN VAN ZAAILINGEN OP GROTE SCHAAL

In Januari 1948 werden ongeveer 6000 zaailingen van *Solanum demissum*, *S. acaule*, *S. antipoviczii*, *S. rybinii* en van het aardappelras Franschen uitgeplant in porceleinen bakjes zonder bodem, gevuld met zavelgrond van een aardappelmoe terrein. De bakjes werden geplaatst op een tablet van een kunstmatig verlichte en verwarmde kas (afbeelding 28).

De zaailingen ontwikkelden zich slecht; 40 % ging voortijdig dood en was daardoor uitgeschakeld. 3 maanden na het uitplanten werden de porceleinen mantels weggenomen, waarna de wortelmat van elk der plantjes te beoordelen was. Alle planten, waarop duidelijk cysten werden gevonden, werden opgeruimd. De twijfelgevallen, ongeveer 200 stuks, werden in grotere potten met besmette grond verplant. Enkele maanden later werden ze alle vatbaar bevonden en opgeruimd.

Gedurende het voorjaar van 1948 werden op dezelfde wijze telkens 5 knolletjes van 180 wilde aardappelsoorten of kruisingen met wilde soorten van het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen getest. De planten groeiden als regel goed en waren meestal 6 weken na het poten, enkele traagkiemende rassen 15 weken na het poten, te beoordelen.
Eerst bleven er een tiental planten over, terwijl van één andere plant zaad werd gewonnen. In 1949 werd de nateelt van al deze planten aangetast. Slechts van 2 planten van *S. chacoense*, die in geringe mate werden aangetast, werden de knollen bewaard.

Het zeer grote percentage onbruikbare zaailingen maakt bovengenoemde wijze van werken zeer omslachtig en duur. Daarom werd getracht door een vóór-selectie op gemakkelijke en snelle wijze een groot aantal vatbare zaailingen uit te schakelen. Bij normale aantasting sterven de planten als regel niet dadelijk af, doordat deze pas plaats vindt nadat de groei van de planten flink op gang is gekomen. Om de aaltjes agressiever en de aantasting vroeger en heviger te maken werd daarom in de hierna volgende proeven het te onderzoeken Solanum-zaad gezaaid in besmette grond, die enkele dagen tevoren besproeid was met water, waarin groeiende aardappelplanten hun lokstoffen hadden gezonden.

Een tablet van ongeveer 2 m² met arme, besmette duinzandgrond, werd gedurende 13 dagen geregeld besproeid met water waarin 8 jonge aardappelplanten hun wortelsecreet hadden gezonden. Daarna werd, op 25/2/'48, zaad van verschillende aardappelrassen, wilde Solanum-soorten en kruisingen uitgezaaid op bedjes.
Van de wilde soorten werden rassen onderzocht van *S. acaule*, *S. demissum*, *S. caldasii*, *S. antipoviczii*, *S. chacoense en S. rybinii*. In totaal werden ongeveer 4500 zaailingen van verschillende herkomst onderzocht; op enkele bedjes kwam het zaad niet op.
3 weken na het zaaien begonnen vele zaailingen te vergelen; in de wortels van plantjes van 1 cm hoogte kwamen toen soms reeds meer dan 20 flesvormige stadia van het vrouwelijke aaltje voor. 6 weken na het zaaien waren alle bedjes ernstig ziek en bezig af te sterven, terwijl dezelfde vatbare Solanums in gesteriliseerde grond goed groeiden, evenals onvatbare onkruiden temidden van de zieke zaailingen (afbeelding 29). Temidden van de afstervende zaailingen kwamen echter in de meeste bedjes wel enkele normaal groeiende planten voor, vaak in groepjes bijeen langs de rand van het tablet. In totaal

Afbeelding 28. Het testen van zaailingen op grote schaal op vatbaarheid voor het aardappelaaltje.

Afbeelding 29. Vóór-selectie bij het testen van zaailingen op vatbaarheid voor het aardappelaaltje (op de met een kruisje gemerkte bedjes is het zaad niet goed opgekomen).

werden er van de 4500 zaailingen in eerste instantie 220 aangehouden en overgeplant in potjes met besmette grond, dus ongeveer 5 %. Twee maanden later werden ze alle opgeruimd in verband met het voorkomen van cysten op de wortels.

Bij een volgende proef, die op dezelfde wijze werd ingezet op 22/4 op gepre-activeerde zavelgrond lukte het niet om een duidelijke selectie door afsterving van vele zaailingen te verkrijgen; ze waren fris groen van kleur en ontwikkelden zich vrij normaal, ondanks de tamelijk hoge besmettingsgraad van de grond.

Van de 4200 zaailingen van 33 verschillende herkomsten werden er na 9 weken 327 aangehouden en verspeend, dus bijna 8 %. Weer 5 weken later bleef slechts 1 exemplaar van *S. demissum* over, waarvan wel zaad doch geen knollen werden gewonnen.

In 1949 werd echter ook deze populatie zwaar aangetast en opgeruimd.

Op 16/12/'48 werden in een verwarmde en verlichte kas op gepre-activeerde besmette duinzandgrond andermaal zaden uitgezaaid van een groot aantal wilde Solanums, o.a. *S. antipoviczii*, *S. caldasii*, *S. acaule*, *S. commersonii*, *S. gibberulosum*, *S. rybinii*, *S. stenotomum*, *S. aracc papa*, *S. goniocalyx*, verschillende vormen van *S. andigenum* en *S. demissum*.

De zaailingen werden door „smeul" sterk gedund; de overblijvende leden sterk van de aaltjesaantasting.

Alleen van *S. andigenum* werden een 4-tal planten aangehouden, die echter bij nader inzien toch vatbaar bleken.

Conclusie

Meer dan 20.000 zaailingen van verschillende aardappelrassen, wilde Solanumsoorten of kruisingen bleken vatbaar voor het aardappelaaltje; slechts enkele werden aangehouden in de hoop, dat ze enige resistentie zullen vertonen.

Het blijkt mogelijk om een snelle en goedkope vóór-selectie toe te passen bij het testen van zaailingen door de groeivoorwaarde ten aanzien van grondsoort en licht niet te gunstig te maken en door de besmette grond enkele dagen voor de uitzaai te besproeien met aardappelwortel-secreet in water. Wellicht kan voorafgaande activering van enkele uit de grond verzamelde cysten met het te gebruiken secreet van nut zijn voor het bepalen van de meest geschikte tijdsruimte tussen het activeren en het zaaien op de betreffende grond.

NABESCHOUWING

Alle beproefde rassen van de cultuur-aardappel blijken vatbaar te zijn en zó gevoelig, dat op zwaar besmet terrein als regel elk ras een misoogst oplevert.

De wel degelijk aanwezige verschillen in gevoeligheid en/of regeneratie-vermogen van de rassen blijken alleen op de grens van het wel of niet ziek worden van practisch belang te zijn. Overigens worden deze verschillen gemakkelijk uitgevlakt of overdekt door andere factoren.

De beproefde Zuidamerikaanse knolvormende Solanums blijken zonder uitzondering vatbaar te zijn.

Voor kweker en selectionnist zijn er theoretisch de volgende mogelijkheden.

1. *Het kweken van geheel onvatbare aardappelrassen*, waarop het aaltje zich niet kan ontwikkelen of waardoor het aaltje niet geactiveerd kan worden.

Het vinden van onvatbare rassen zou de meest doeltreffende oplossing van het aardappelmoeheidsvraagstuk zijn. Er zijn geen aanwijzingen, dat meer dan één physiologisch ras van het aardappelaaltje bestaat of dat het zich bij onvatbare gewassen aan zou kunnen passen.

De oplossing zou langs verschillende wegen gezocht kunnen worden.

a) Door het testen van een groot aantal zaailingen (= verschillende genotypen) van

kruisingen binnen elke Solanum-soort of tussen de verschillende Solanum-soorten zouden onvatbare individuen gevonden kunnen worden. Het zoeken binnen de soort *S. tuberosum* verdient hierbij uiteraard de voorrang.
Bij de veredeling van de lupine op zoetheid (Landwirtschaftliche Jahrbücher, Band 91, Heft 5) moest von Sengbusch 1.500.000 zaailingen verwerken, voordat hij succes had. Het aantal door ons geteste zaailingen, 20.000, is in dit verband dus nog niet onrustbarend groot. Bij deze wijze van werken is vóór-selectie door de zaailingen te kweken in besmette grond, waarin de aaltjes van tevoren met lokstoffen geactiveerd zijn, zeer doelmatig.

b) Men kan trachten onvatbare Solanum-soorten in het genen-centrum voor de aardappelveredeling, Zuid-Amerika, te vinden. De Zuidamerikaanse knolvormende Solanums zijn als regel meer of minder goed met de cultuur-aardappel te kruisen. Van de ongeveer 220 soorten, die sinds een Engelse expeditie van 1939 bekend zijn, zijn de meeste beproefd en als soort vatbaar gebleken (29, 65). Toch is hiermee het Solanum-sortiment nog niet uitgeput, temeer daar de verschillende soorten dikwijls een zeer heterogene groep vormen. Het is gewenst zo veel mogelijk soorten te verzamelen en van elke soort vele zaailingen van verschillende herkomst te testen.

c) Men kan trachten door kruising (of misschien zelfs enting) de onvatbaarheid van de wilde, inheemse Solanaceeën in de aardappel te brengen en daarna door terugkruising de gewenste eigenschappen weer zo zuiver mogelijk te herstellen.

Geslaagde kruisingen tussen de aardappel en de inheemse onvatbare Solanaceeën zijn echter nog niet bekend. Oriënterende proefkruisingen in 1947 en 1948 tussen *S. nigrum* en aardappel mislukten. Dergelijke kruisingen zijn vermoedelijk nog nergens serieus beproefd. Zij behoeven niet bij voorbaat onmogelijk geacht te worden, gezien de morfologische en cytologische verwantschap van vele inheemse Solanaceeën met de aardappel.

Volgens de „Chromosome Atlas 1945" van Darlington & Janakí Ammal zijn o.a. de onderstaande onvatbare Solanaceeën polyploïden van hetzelfde grondtal 12 van de aardappel:

Solanum nigrum:	72 (24, 48?) chromosomen
Datura stramonium:	24 (13, 25, 26, 48?) chromosomen
Atropa belladonna:	72 chromosomen

2. *Het zoeken naar of kweken van aaltjes-resistente rassen*, die bij goede ontwikkeling de hoeveelheid aaltjes slechts weinig vermeerderen, terwijl ze liefst door sterke activering de cysten-voorraad wel moeten uitputten.

Het Engelse ras Epicure zou volgens proeven van Gemmell (90) deze actieve resistentie vertonen. Van de Nederlandse rassen is hierover niets bekend.

Ten aanzien van de wilde knolvormende Solanums als geniteurs wordt in de Engelse literatuur het bestaan van „a useful degree of resistance" vermeld, b.v. voor *S. Fendleri*, *S. depexum*, *S. lanciforme*, *S. acaule* en *S. demissum* (29). Ellenby noemde in 1945 *S. pampasense* (62), waarover later nooit meer iets werd gehoord, en in 1948 *S. Balsii* als „exceptionally resistant" (65). De eigen proeven met een aantal knolvormende Solanumsoorten, waaronder *S. demissum* en *S. acaule*, wezen bij nauwkeurige beoordeling op afwezigheid van resistentie-verschillen.

3. *Het zoeken naar of kweken van een weinig gevoelig ras.*

Voortbouwend op Rode Star zou men kunnen trachten een ras te kweken, dat de aaltjesaantasting goed doorstaat of door zijn wortel-regenererend vermogen of zijn vermogen om bij lage temperatuur wortels te vormen de aandacht verdient.

Het geheel overziend blijkt er voor de kweker nog weinig houvast te zijn. Het kwekerswerk is echter ten aanzien van dit probleem nog zeer jong en kan dus nog verrassingen bieden, vooral wanneer men de beschikking zou krijgen over een ruim sortiment van wilde Solanums.

§ 3. DE BESTRIJDING MET CHEMISCHE MIDDELEN

INLEIDING

Reeds 80 jaren is de chemische bestrijding van het bietenaaltje en van het wortelknobbelaaltje, reeds 25 jaren die van het aardappelaaltje in studie. Alleen tegen het wortelknobbelaaltje in kassen heeft men enig succes geboekt, dank zij de geringe resistentie van dit niet cysten-vormende aaltje en het geringe bezwaar van de hoge kosten.

Na de tweede wereldoorlog werd vanuit Amerika opnieuw propaganda gemaakt voor enkele middelen, die de cysten-vormende Heterodera's in het veld zouden doden.
Carter's proeven ter bestrijding van het wortelknobbelaaltje op Hawaii (41) brachten *DD* naar voren, een mengsel, dat hoofdzakelijk bestaat uit de petroleum-derivaten 1,2-dichloorpropaan en 1,3-dichloorpropeen. Thorne & Jensen (195) meldden sterke opbrengstvermeerdering bij de bestrijding van het bietenaaltje met *DD*, hoewel geen volledige doding werd verkregen. In de U.S.A. werd het middel reeds op grote schaal toegepast ter bestrijding van het aardappelaaltje op Long Island.
Een concurrent van *DD* is het *IscobromeD*, dat als agens 24 % aethyleendibromide bevat en goed werkzaam zou zijn tegen aardappel- en bietenaaltje. Volgens Newhall (157) geldt voor beide, dat „they are among the lowest in cost, the easiest and safest to handle of any of the soil fumigants yet developed".
Ook chloorpicrine, o.a. in de vorm van *Larvacide*, wordt ondanks zijn moeilijke hanteerbaarheid gepropageerd als één der meest werkzame middelen tegen aaltjes.

DD werd in Engeland zorgvuldig getest, o.a. door Peters (163), en bleek als nematocide niet te voldoen aan de hoge verwachtingen. Voor het steriliseren van tomatenkassen, die besmet zijn met aardappelaaltje, worden de proeven nog voortgezet (193). Eigen proeven met bovengenoemde en nog enkele andere middelen brachten zowel de betrekkelijke waarde ervan als de geringe kansen op een rendabele bodemontsmetting in het algemeen aan het licht. Naast *DD*, *Iscobrome D* en *Larvacide* werden in verschillende veldproeven ook *Iscobrome* (methylbromide), *Formaline*, *Kalkstikstof*, *Agrocide 2* (een 666-middel) en *Gesafid* (een DDT-emulsie in olie) getest in verband met positieve verwachtingen van deze middelen volgens de literatuur. In 1949 werden deze middelen getest op hun groei-stimulerende werking op onbesmette grond.
De middelen werden steeds zeer zorgvuldig, elk op de voor hem meest doelmatige wijze, in de grond gebracht, dikwijls in twee concentraties, de aanbevolen concentratie en het dubbele ervan. De meeste veldproeven werden opgezet met voldoende herhalingen om het wiskundig bewerken van de gegevens mogelijk te maken.

PROEVEN MET GRONDONTSMETTINGSMIDDELEN

1. *Duinzandgrond 1947*

In 1947 werden op een besmet duinzand-perceel 6 middelen vergeleken in 2 concentraties, namelijk de normale (volgens literatuur-gegevens of voorschriften van de fabrikant) en de dubbele concentratie. De gebruikte middelen, de enkele concentratie en de wijze van toepassing zijn hierna vermeld.

Agrocide 2, 25 g/m²: . .	Gemengd met zand en in de grond gebracht door uitstrooien en mengen.
Kalkstikstof, 400 g/m²:. .	Uitgestrooid en door de grond gemengd.
Formaline, 10 *l* 4 %/m²:	1 deel op 25 delen water op de losgemaakte grond gesproeid.
DD, 32 cc/m²:	Telkens 2 cc in gaten op 25 cm afstand, ongeveer 10 cm diep.
Gesafid, 6 *l* 1 %/m²: . .	1 deel op 100 delen water op de losgemaakte grond gesproeid.
Onbehandeld	

Elk middel en elke concentratie kwam op 4 veldjes van ruim 10 m² voor. De middelen werden op 15 April in de grond gebracht, terwijl op 7 Mei aardappelen werden gepoot. Op elk van de veldjes werd door grondmonsteronderzoek in het laboratorium de besmettingsgraad, uitgedrukt in levenskrachtige cysten, bepaald: *a*) juist vóór de chemische behandeling; *b*) ongeveer 3 weken na de chemische behandeling, juist voor het poten van de aardappelen; *c*) na het aardappelgewas.
De verzamelde cysten werden individueel door stukdrukken onder het microscoop beoordeeld op het wel of niet aanwezig zijn van gezonduitziende, levenskrachtige larven. Aangezien de afzonderlijke veldjes hier niet voldoende verspreid bleken om de onregelmatige verdeling van de bodembesmetting op te vangen, werd de besmettingsgraad *na de behandeling* en *na het gewas* voor elk veldje hier uitgedrukt in de besmettingsgraad *voor de behandeling*. De toevalsverschillen tengevolge van de techniek van het grondmonsteronderzoek konden bij de besmettingsgraad *na de behandeling* bovendien grotendeels uitgeschakeld worden door het totaal aantal cysten *na de behandeling* gelijk te stellen aan het totaal aantal cysten *voor de behandeling*. Het percentage levenskrachtige cysten *na de behandeling* werd hierbij dus langs een omweg bepaald volgens de formule:

$$\frac{\text{cysten } \textit{voor de behandeling}}{\text{cysten } \textit{na de behandeling}} \times \frac{\text{levenskrachtige cysten } \textit{na de behandeling}}{\text{levenskrachtige cysten } \textit{voor de behandeling}} \times 100$$

TABEL 20 *Ontsmettingsproef Duinzandgrond 1947*

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*
*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Middelen	Criteria						
	1	2	3	4	5	6	
	lc na de behandeling (voor de behandeling = 100)	Standcijfer van het aardappelgewas op 16/6 (10 = zeer goed, 0 = geen gewas)	Totale knolopbrengst in kg/are	Opbrengst consumptie-aardappelen > 28 mm in kg/are	lc na het gewas (voor de behandeling = 100)	Toename van het aantal c en lc per 20 cc grond op het gewas 1947	
						c	lc
Agrocide 2	99	7	158,0	130,0	362	6,0	4,6
Kalkstikstof	88	3½	56,5	45,5	193	2,7	1,8
Formaline	97	8	213,5	179,0	334	11,2	7,3
DD	83	9	208,5	180,5	230	11,4	7,2
Gesafid	79	3	58,5	39,5	135	3,7	2,5
Onbehandeld	100	4½	102,0	70,5	177	5,2	2,7
F-waarde	0,68	2,21	5,83*	5,86*	3,95**	7,05**	4,37**
$\sigma_{\bar{x}}$	10,6	1,7	29,4	26,6	45	1,41	1,16

In tabel 20 zijn de middelen en de gebruikte maatstaven ter meting van de bruikbaarheid van de middelen vermeld.
Voor elk van deze maatstaven werd afzonderlijk door een „analysis of variance" bepaald, hoeveel malen de variance tussen de zes middel-gemiddelden de toevalsvariance tussen de vier herhalingen van hetzelfde middel overtrof (F-waarde), terwijl tevens de standaardafwijking van de middel-gemiddelden ($\sigma_{\bar{x}}$) aangegeven werd.

Uit tabel 20 blijkt dus:

1. dat voor geen der middelen met enige betrouwbaarheid door grondmonsteronderzoek een aaltjesdodende werking aangetoond kon worden, al was na alle behandelingen de besmettingsgraad iets lager geworden (kolom 1: F = 0,68, terwijl pas 95 % zekerheid bereikt zou zijn bij F = 2,48);

2. dat desondanks bij enkele van de middelen, namelijk *DD*, *Formaline* en *Agrocide 2*, een veel betere ontwikkeling van het gewas en een veel hogere knolopbrengst werd verkregen (kolommen 2, 3 en 4). De verschillen waren zeer groot; dat de F-waarde dit onvoldoende uitdrukt, komt doordat van de bij elkaar behorende veldjes van één concentratie telkens slechts één gemiddelde opbrengstbepaling werd verricht, zodat het aantal herhalingen per middel slechts twee werd, terwijl bovendien de verschillen ten gevolge van het gebruik van de twee verschillende concentraties hier als toevalsfout zijn gerekend;
3. dat de besmettingsgraad *na het gewas* juist op de veldjes met de betere ontwikkeling zeer sterk steeg, zelfs tot ver boven de uitgangsbesmettingsgraad *voor de behandeling* (kolommen 5 en 6). De toename van het aantal cysten resp. levenskrachtige cysten blijkt ongeveer evenredig te zijn met de stand en de opbrengst van het aardappelgewas. *Kalkstikstof* en *Gesafid* geven een nog slechter gewas dan *Onbehandeld* en, daarbij aansluitend, een geringere nieuwvorming van cysten.

Er werd dus bij het grondmonsteronderzoek vrijwel geen aanwijzing voor een nematocide werking van de geteste middelen verkregen. Bij contrôle van de wortels, 40 dagen na het poten, bleken bij alle behandelingen de eerste witte cysten juist zichtbaar te worden, zodat ook een algehele vertraging van de aantasting niet aanwezig bleek te zijn. In hoeverre toen de aantallen cysten op de wortels verschilden was moeilijk te beoordelen.

2. *Zavelgrond 1947*

De onder 1 genoemde proef werd met dezelfde zes middelen en dezelfde concentraties, dus de normale en de dubbele, eveneens uitgevoerd op een besmet perceel zavelgrond. Elk middel en elke concentratie kwam hier op 4 veldjes van 1 m² voor, alle veldjes omringd door een pad van ½ m breedte. De middelen werden in October 1946 in de grond gebracht, terwijl op 23 Mei 1947 de aardappelen (Eigenheimer) werden gepoot. De bemonsteringen geschiedden ook hier *a*) *voor de behandeling* in het najaar van 1946, *b*) *na de behandeling* in het voorjaar van 1947 en *c*) *na het gewas*. Het grote aantal herhalingen en de verdeling van de veldjes volgens toeval over het terrein maakte een omrekening van de besmettingsgraad tot procenten van *voor de behandeling* overbodig, zodat hier is gewerkt met de besmettingsgraden zelf, zoals het grondmonsteronderzoek die gaf.

De resultaten van de drie bemonsteringen zijn in tabel 21 weergegeven, evenals de stand van het gewas op 27/6, de afsterving op 2/10 en de knolopbrengst in kg per veldje van 4 stammen. De betrouwbaarheid van de verschillen volgens elk van de gebruikte criteria blijkt weer uit de F-waarden en de standaardafwijkingen van de in de tabel geplaatste gemiddelden.

Uit tabel 21 blijkt:

1. dat de objecten goed over het proefveld waren verdeeld, aangezien de middelgemiddelden *voor de behandeling* niet betrouwbaar verschilden (kolom 1);
2. dat volgens het grondmonsteronderzoek geen der middelen een duidelijke nematocide werking heeft gehad, aangezien *na de behandeling* nog geen betrouwbare verschillen tussen de middel-gemiddelden van de aantallen levenskrachtige cysten en larven aanwezig waren (kolom 2);
3. dat desondanks vrij grote verschillen in stand, afsterving en knolopbrengst optraden ten gunste van *Formaline* (20 *l* 4 %/m²) en *DD* (50 cc/m²). Zie kolommen 3, 4 en 5;
4. dat bij deze proef bij de beste gewassen, na *Formaline* en *DD*, weliswaar een vermeerdering der aaltjes plaatsvond, doch in opvallend mindere mate dan bij de onbehandelde en de andere veldjes (kolom 6).

Ondanks het feit dat geen afsterving der larven in de cysten geconstateerd werd bij

TABEL 21

Ontsmettingsproef Zavelgrond 1947

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*
*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Middelen	Criteria 1: Besmettingsgraad voor de behandeling, gemiddeld per 20 cc grond			Criteria 2: Besmettingsgraad na de behandeling, gemiddeld per 20 cc grond			Criteria 3–5: Gewas			Criteria 6: Besmettingsgraad na het aardappelgewas, gemiddeld per 20 cc grond		
	c	lc	l	c	lc	l	3: Gemiddeld standcijfer op 27/6 (10 = goed)	4: Gemiddeld afsterfingscijfer op 2/10 (10 = groen)	5: Gemiddelde knolopbrengst in kg per 4 stammen	c	lc	l
Agrocide 2 25 g/m²	17	7	460	18	6	520	7,6	6,3	3,4	96	47	4340
Agrocide 2 50 g/m²	17	7	400	20	6	580	8,3	6,0	3,5	92	47	4280
Gesafid 6 *l* 1 %/m²	16	6	310	17	4	350	9,0	7,3	4,8	82	42	3880
Gesafid 12 *l* 1 %/m²	16	5	200	15	5	290	7,9	6,5	3,7	75	39	3610
Formaline 10 *l* 4 %/m²	12	6	310	17	6	630	8,8	6,3	4,5	41	22	2550
Formaline 20 *l* 4 %/m²	19	9	560	16	5	440	9,0	6,3	5,0	27	10	880
DD 25 cc/m²	16	7	480	17	5	540	8,8	7,3	4,6	63	32	3150
DD 50 cc/m²	13	7	450	15	5	500	8,8	7,5	5,1	39	17	1540
Kalkstikstof 400 g/m²	17	7	370	19	5	460	6,4	7,8	3,0	92	42	4930
Kalkstikstof 800 g/m²	15	7	430	15	5	380	6,0	7,8	2,8	60	27	2870
Onbehandeld	15	6	250	18	5	490	7,7	6,5	3,5	74	38	3910
F-waarde	0,39	0,28	0,86	0,67	0,32	0,39	5,31**	1,07	17,6**	7,2**	4,30**	2,15*
$\sigma \bar{x}$	2,9	1,5	119	1,9	1,2	165	0,43	0,61	0,20	8,4	5,8	8,33

het stukdrukken ervan, hebben deze middelen dus toch de vermeerdering der aaltjes zelfs bij zeer goede gewassen kunnen remmen. Dit is een aanwijzing voor enige nematocide werking van *Formaline* en *DD*. In hoeverre de goede ontwikkeling van het gewas aan het remmen der aaltjes dan wel aan een onafhankelijk hiervan staande groeistimulerende werking toegeschreven moet worden, blijft hier onbeantwoord.

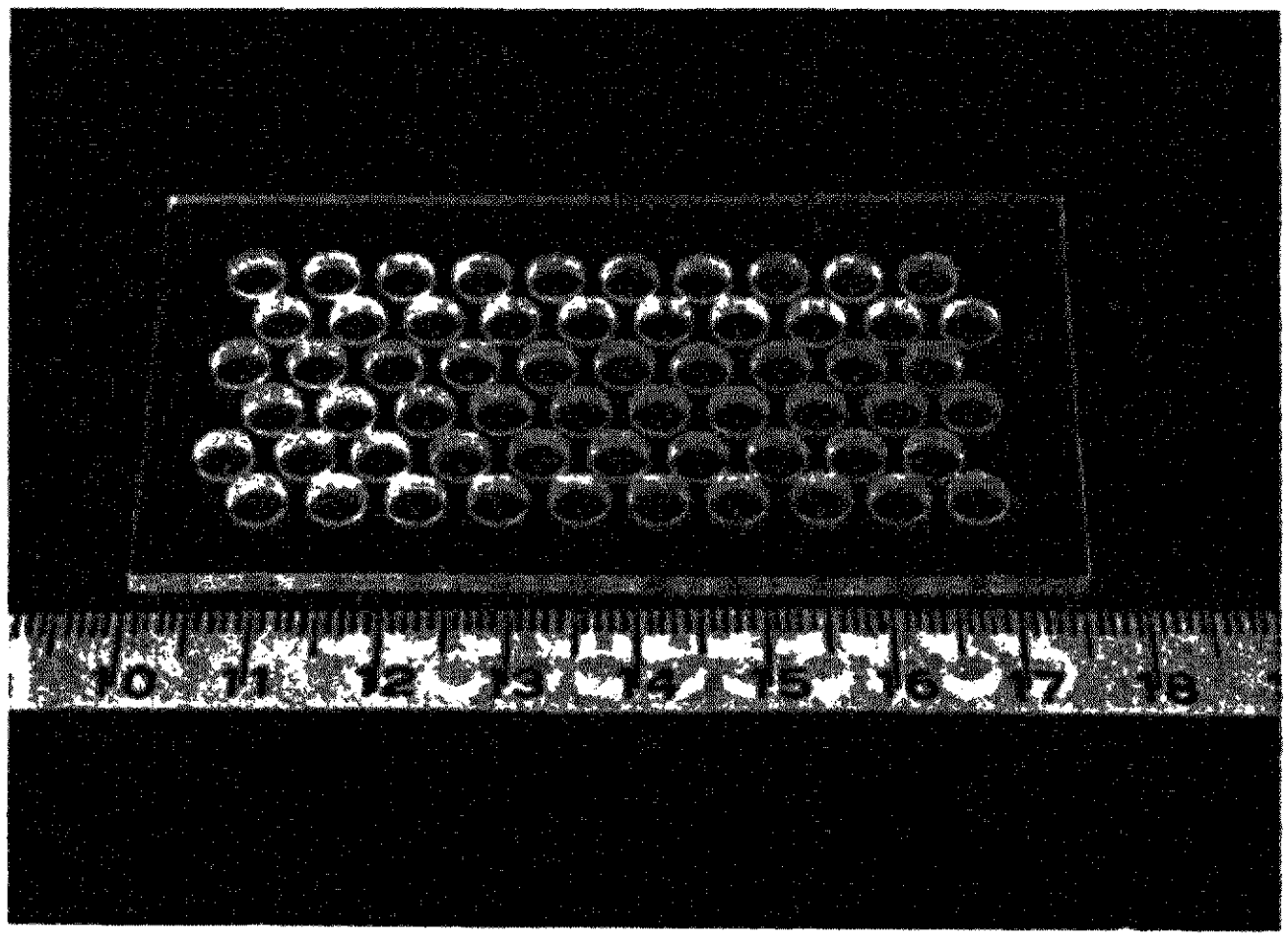
3. *Duinzandgrond 1948*

In 1948 werden op een vrij gelijkmatig besmet duinzand-perceel 9 objecten vergeleken, elk op 3 volgens het toeval aangewezen veldjes van 1,5 × 1,5 m², omgeven door een pad. De geteste middelen, de gebruikte concentratie en de wijze van toepassing volgen hierna.

DD, 50 cc/m² . . . . . Ingebracht met een hand-injecteur, 40 prikken per m².
DD, 100 cc/m² . . . . . Ingebracht met een hand-injecteur, 40 prikken per m².
Formaline, 10 *l* 4 %/m² . Over de losgemaakte grond gesproeid.
Formaline, 10 *l* 20 %/m². Over de losgemaakte grond gesproeid.

Iscobrome D, 40 cc/m² . Ingebracht met een hand-injecteur, 40 prikken per m².
Iscobrome D, 70 cc/m² . Ingebracht met een hand-injecteur, 40 prikken per m².
Iscobrome, 60 cc/m² . . Ingebracht met een hand-injecteur, 40 prikken per m².
Larvacide, 80 cc/m² . . Ingebracht met een hand-injecteur, 40 prikken per m².
Onbehandeld . . . . . .

De middelen werden op 8 April in de grond gebracht; op 3 Mei werden aardappelen (Eigenheimer) gepoot. Op elk van de veldjes werd op de gewone wijze de besmettingsgraad bepaald *voor de behandeling*, *na de behandeling* en *na het gewas*. Verder werden uit elk van de na de behandeling genomen grondmonsters 10 cysten afzonderlijk, volgens de „single cyst technique", blootgesteld aan de activerende werking van aardappelwortel-secreet. Hierbij werd een nieuw model activeringsbakje gebruikt (afbeelding 30). Ter vergelijking werden eveneens alle cysten uit 40 cc grond van elk van de monsters tezamen in een bakje geactiveerd. Aan het gewas werden verder standcijfers gegeven op 13/7 en werd de knolopbrengst per veldje van 9 stammen bepaald op 12/8.



Afbeelding 30. Een nieuw model activeringsbakje, bestaande uit een plastic-plaatje van 75 × 40 × 5 mm, waarin telkens 6 rijen van 10 cylindrische putjes zijn geboord van 5 mm doorsnede en 3 mm diepte. Zij kunnen worden beschouwd als een verfijnd model van de door Fenwick beschreven en gebruikte glazen bakjes (72). Voordelen zijn de gemakkelijke fabricage, het handige formaat en vooral de kleine putjes met steile wand, die zonder verschuiven geheel zichtbaar zijn in het gezichtsveld van een binoculair met de door ons voor het tellen der larven gebruikte 15-voudige vergroting. Het spoedig krassen van het zachte plastic is een nadeel.

In tabel 22 zijn alle gegevens samengevat, terwijl voor elk van de criteria weer vermeld is, in hoeverre de verschillen tussen de middel-gemiddelden betrouwbaar zijn (F-waarde) en hoe groot de middelbare fout van deze gemiddelden is.

Uit tabel 22 blijkt, dat de gelijkmatige besmetting van de objecten (kolom 1) na de behandeling verdwenen is (kolom 2). Duidelijker en overtuigender blijkt de nematocide werking van
de verschillende middelen uit de kolommen 3 en 6, die beide weergeven, hoeveel larven er gemiddeld nog uit de cysten gelokt konden worden, nadat de behandeling met de verschillende middelen plaats had gevonden. De resultaten van deze beide activeringsproeven (kolommen 3 en 6) dekken elkaar volkomen, terwijl binnen elk van deze proeven de herhalingen goed vergelijkbaar zijn volgens de F-waarde en de standaardafwijking.
Het blijkt, dat bij *Formaline* (10 *l* 4 %/m²), bij *Iscobrome D* (40 cc/m² en 70 cc/m²) en bij *Iscobrome* (60 cc/m²) de aantallen actief wordende larven niet of niet betrouwbaar kleiner zijn dan bij *Onbehandeld*. Toch was het aardappelgewas na *Formaline* (10 *l* 4 %/m²) en na *Iscobrome D* zeer veel beter ontwikkeld dan bij *Onbehandeld*. Dit zou verklaard kunnen worden uit een geringere activiteit van de larven op de behandelde veldjes.

TABEL 22 *Ontsmettingsproef Duinzandgrond 1948*

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*
*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Middelen	Criteria 1: Besmettingsgraad voor de behandeling, gemiddeld per 20 cc grond			Criteria 2: Besmettingsgraad na de behandeling, gemiddeld per 20 cc grond			Criteria 3: Gemiddeld aantal l uit 10 cysten gelokt volgens de „single cyst technique"		Criteria 4: Gemiddeld aantal nog achter gebleven l bij stukdrukken van de 10 cysten	Criteria 5: 3 + 4	Criteria 6: Gemiddeld aantal l naar buiten gelokt uit de cysten van 40 cc grond na 22 dagen lokken	Criteria 7: Gewas, Gemiddeld standcijfer op 13/7 (10 = goed)	Criteria 8: Gewas, Gemiddelde totale knolopbrengst in kg per 2¼ m² op 12/8	Criteria 9: Besmettingsgraad na het gewas, gemiddeld per 20 cc grond		
	c	lc	l	c	lc	l	na 10 dagen lokken	na 42 dagen lokken						c	lc	l
DD 50 cc/m²	26	11	920	20	5	360	53	83	540	623	140	7,7	8,0	21	3	180
DD 100 cc/m²	26	10	840	23	5	450	4	63	623	686	93	7,7	7,7	21	4	230
Formaline 10 *l* 4 %/m²	24	10	940	28	8	820	355	532	463	995	640	6,3	4,9	34	17	1310
Formaline 10 *l* 20 %/m²	30	11	870	22	5	460	0	1	230	231	43	4,3	4,0	27	7	400
Iscobrome D 40 cc/m²	25	10	880	19	4	360	638	931	112	1043	1867	6,7	5,5	27	7	460
Iscobrome D 70 cc/m²	21	9	730	23	5	490	178	405	185	590	1200	7,3	6,7	21	5	270
Iscobrome 60 cc/m²	28	10	940	25	5	440	173	226	147	373	1233	4,0	1,9	26	5	270
Larvacide 80 cc/m²	27	12	1050	22	5	460	0	0	713	713	12	9,3	10,1	21	4	240
Onbehandeld	22	8	730	26	8	720	506	594	57	651	1133	4,0	2,3	27	8	470
F-waarde	0,97	0,43	0,56	4,68**	3,00*	3,18*		2,93	1,88	1,11	6,63**	12,7**	51,8**	3,53*	27,2**	12,8
$\sigma_{\bar{x}}$	2,7	1,6	137	1,2	0,8	88		189 (60 %)	179 (52 %)	246 (37 %)	263 (37 %)	0,53	0,38	2,4	0,8	98

Kolom 3 wijst daarop, want bij deze activeringsproef, die 2½ maand na de behandeling en 1½ maand na het poten van de aardappelen ingezet is, blijkt het gedeelte van de levenskrachtige larven, dat na 10 dagen reeds actief was, groter te zijn bij *Onbehandeld* dan bij elk der behandelde objecten. *Formaline* (10 *l* 4 %/m²) en *Iscobrome D* kunnen echter ook groei-stimulerend hebben gewerkt.

DD blijkt in beide concentraties (50 cc/m² en 100 cc/m²) een duidelijke nematocide werking te vertonen. Bij de „single cyst"-proef volgens kolom 3 is het aantal actief geworden larven resp. 14 en 11 % van *Onbehandeld*, bij de tweede activeringsproef, volgens kolom 6, resp. 12 en 8 %. Het gewas was ook hier zeer goed ontwikkeld; de knolopbrengst was 3 à 4 maal zo hoog als bij *Onbehandeld*.

De beste nematocide werking hebben *Formaline* (10 *l* 20 %/m²) en *Larvacide* (80 cc/m²) gehad. Beide middelen hebben de larven bijna quantitatief buiten werking gesteld

volgens kolom 3 en 6, namelijk *Formaline* voor bijna 100 % en 96 % en *Larvacide* voor 100 % en 99 %. Bij deze hoge concentratie *Formaline* groeide echter een zeer matig gewas, vrijwel zeker als gevolg van de schadelijke nawerking van het middel, terwijl de *Larvacide* een uitstekend gewas gaf met een opbrengst, die 4,4 maal zo hoog was als bij *Onbehandeld*.

Na het aardappelgewas blijkt volgens kolom 9 de besmettingsgraad van *Onbehandeld* ongeveer gelijk te zijn gebleven aan de besmettingsgraad vóór het gewas. De lichte gift *Formaline* vertoont echter een sterke toename, vermoedelijk doordat zij de wortelvorming van het gewas stimuleerde zonder de aaltjes te doden of te remmen. Alle andere middelen hebben na het gewas een lagere besmettingsgraad dan *Onbehandeld*. Na geen der middelen was de besmettingsgraad echter zó laag, dat het telen van nóg een gewas aardappelen verantwoord leek.
Een in 1949 verbouwd aardappelgewas werd dan ook op alle veldjes zwaar ziek, zodat de behandeling ook in het gunstigste geval slechts 1 jaar effect heeft gehad. Alleen de met *DD* behandelde veldjes vertoonden een geringe gunstige nawerking.

Wanneer het aantal uit de cysten gelokte larven (kolom 3) vermeerderd wordt met de gezond uitziende larven, die na afloop van de activeringsproef bij stukdrukken nog in diezelfde cysten werden geteld (kolom 4), dan blijken, volgens kolom 5, geen betrouwbare verschillen meer tussen de middelen aanwezig te zijn (F = 1,11 d.w.z. niet significant). Dit wijst er op, dat de visuele beoordeling van het wel of niet levenskrachtig zijn van de larven in de cysten bij deze proeven faalt, zelfs wanneer de cysten, zoals hier, na de behandeling eerst 20 dagen in de behandelde bouwvoor, daarna 48 dagen in het luchtdroge grondmonster en tenslotte 42 dagen in het aardappelwortel-secreet hebber verkeerd, voordat ze stukgedrukt werden. Het effectief zijn van de middelen, volgens de kolommen 3 en 6, bewijst weliswaar niet met zekerheid, dat de niet bewegende larven dood zijn geweest, doch maakt het wel waarschijnlijk, aangezien ze 110 dagen na de behandeling nog niet door de sterke prikkel van vers, lokkend secreet gewekt konden worden. Wellicht zou nauwkeurig microscopiseren bij sterke vergroting het dood zijn van de larven kunnen bewijzen. In elk geval blijkt, dat de visuele beoordeling van het wel of niet levenskrachtig zijn van de larven faalt bij het beoordelen van de werkzaamheid van chemische bestrijdingsmiddelen kort na de behandeling.

De verschillen tussen de middelen, volgens de kolommen 3 en 6, zijn zeer groot. Dat dit niet zeer duidelijk uitkomt in de F-waarden en de standaardafwijkingen is een gevolg van het feit, dat hier sterk variërende uitkomsten, van 0 tot meer dan 1000, tezamen verwerkt moesten worden, hetgeen wiskundig bezien beter voorafgegaan had kunnen worden door een logarithmische of andere transformatie van de cijfers. Voor het beoordelen van de uitkomsten is deze bewerking niet nodig.

4. *Zavelgrond 1948*

De middelen *DD* (3 concentraties), *Iscobrome D* (3 concentraties), *Formaline* (2 concentraties) en *Onbehandeld* werden op dezelfde wijze als bij 3 vergeleken op een besmet perceel zavelgrond, thans echter elk object in 4-voud. Op 1 April werden de middelen in de grond gebracht, ongeveer drie weken later werden de aardappelen (Eigenheimer) gepoot, 9 per veldje. Alle resultaten van grondmonsteronderzoek, activeringsproeven, stand-, afstervings- en opbrengstwaarderingen zijn samengevat in tabel 23, met vermelding van hun betrouwbaarheid.

Duidelijk blijkt, dat volgens grondmonsteronderzoek slechts een geringe (kolom 2), volgens de activeringsproeven weer een duidelijke nematocide werking van enkele der middelen geconstateerd wordt (kolommen 3 en 6), terwijl eveneens zeer grote verschillen in ontwikkeling van het gewas optreden. Het aantal naar buiten gelokte larven is de meest objectief te bepalen en de meest doorslaggevende maat, terwijl de visuele be-

TABEL 23

Ontsmettingsproef Zavelgrond 1948

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*
*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Middelen	Criteria 1: Besmettingsgraad voor de behandeling, gemiddeld per 20 cc grond			2: Besmettingsgraad na de behandeling, gemiddeld per 20 cc grond			3: Gemiddeld aantal 1 uit 10 c gelokt, volgens de „single cyst technique"		4: Gemiddeld aantal nog achtergebleven l bij stukdrukken van de 10 c	5: 3 + 4	6: Gemiddeld aantal l, naar buiten gelokt uit de c van 40 cc grond, na 22 dagen lokken	7: Gewas, Gemiddeld standcijfer op 30/6 (10 = goed)	8: Gewas, Gemiddeld standcijfer op 30/7 (10 = goed)	9: Gewas, Gemiddeld afstervingscijfer op 18/8 (10 = groen)	10: Gewas, Gemiddelde knolopbrengst in kg/2½ m²	11: Besmettingsgraad na het gewas, gemiddeld (per 20 cc grond		
	c	lc	l	c	lc	l	na 9 dagen lokken	na 41 dagen lokken								c	lc	l
DD 50 cc/m²	40	8	540	35	6	400	94	144	277	421	723	5,4	8,8	6,3	3,63	48	12	1120
DD 100 cc/m²	43	9	640	40	7	570	5	38	232	270	583	5,9	8,9	7,4	3,67	55	17	1580
DD 167 cc/m²	40	7	530	38	7	550	38	83	313	396	218	5,2	8,5	7,4	3,40	52	15	1360
Formaline 10 l 8 %/m²	43	10	880	35	6	400	14	35	200	235	240	4,6	9,0	7,4	2,95	53	11	950
Formaline 20 l 8 %/m²	40	10	710	41	6	430	0,3	0,3	197	197	30	2,4	8,3	9,9	3,21	43	9	900
Iscobrome D 28,6 cc/m²	37	10	820	35	7	500	145	540	37	577	1275	5,5	7,1	2,0	2,27	53	16	1610
Iscobrome D 38,5 cc/m²	43	7	620	39	6	400	93	278	268	546	1200	6,9	8,6	4,0	3,84	53	14	1310
Iscobrome D 77 cc/m²	42	8	630	34	6	430	206	428	57	485	725	6,8	8,9	6,4	4,47	55	14	1330
Onbehandeld	40	8	630	42	9	740	396	528	410	938	2325	5,3	7,0	2,5	1,95	57	16	1530
F-waarde . . .	0,30	0,89	0,74	1,47	1,13	1,02		2,99*	0,96	0,66	6,30**	18,8**	3,91**	9,99**	7,08**	1,00	1,89	1,67
$\sigma_{\bar{x}}$	3,7	1,3	136	2,5	1,0	113		126 (55%)	120 (54 %)	220 (49 %)	282 (35 %)	0,31	0,39	0,81	0,30	4,2	1,9	203

TABEL 24 *Ontsmettingsproef met Larvacide (chloorpicrine) in potten met duinzand, in 1949*
Inhoud per pot 5 l. Behandeling op 6/5-'49, pootdatum op 16/5-'49
De uitkomsten zijn gemiddelden van 3 gelijkwaardige potten

* = *betrouwbaar bij het 95 %-punt*
** = *betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Behandelingen	Criteria								
	Aantal gelokte larven uit 50 willekeurig gekozen cysten, na de behandeling		Aantal gelokte larven uit 20 willekeurig gekozen cysten, na de behandeling, volgens de „single cyst technique"		Aantal cysten op de wortelmat van de afgestorven aardappelplant op 27/9	Standcijfer op 7/6	Standcijfer op 16/7	Hoogte in cm op 16/7	Knolopbrengst in g per pot op 27/9
	na 11 dg	na 85 dg	na 20 dg	na 100 dg					
Besmet	291	522	187	210	267	5,0	2,6	17	10
Besmet + stomen	0	0,3	0	0	2	7,3	7,9	50	208
Besmet + Larvacide ($1\frac{1}{2}$ cc per pot)	3,7	9,3	26	27	73	7,0	8,3	50	188
Besmet + Larvacide (3 cc per pot)	0,3	1,0	0	0	80	6,0	7,6	46	162
Besmet + Larvacide ($4\frac{1}{2}$ cc per pot)	21	64	33	43	93	7,0	8,8	53	220
Besmet + stomen + Larvacide (3 cc per pot).	0	0	0	0	13	7,7	9,5	55	283
F-waarde	6,91**	21,2**	3,09*	4,35*	15,5**	1,83	58,5**	99,8**	141**
$\sigma \bar{x}$ in % van $\bar{x}$	84 %	45 %	91 %	84 %	27 %	11 %	4,3 %	3,1 %	4,3 %

oordeling op levenskrachtigheid van de cysten-inhoud hier blijkt te hebben gefaald (kolom 2, kolom 5).
De kolommen 3 en 6 van tabel 23 tonen aan, dat de behandeling met *Iscobrome D*, zelfs in de zwaarste concentraties, geen of slechts een zeer gering dodend effect heeft gehad, hoewel het gewas bij stijgende concentraties een steeds betere, tot zelfs een zeer goede ontwikkeling heeft vertoond. De zwaarste *Iscobrome D*-gift gaf een knolopbrengst, die 2,3 maal zo hoog was als bij *Onbehandeld*.
DD vertoont weer een duidelijk effect. Bij de drie stijgende giften is het aantal actiefgeworden larven bij de „single cyst"-proef volgens kolom 3 resp. 27; 7 en 16 % en bij de gewone activeringsproef, volgens kolom 6 resp. 31; 25 en 9 % van *Onbehandeld*. De opbrengsten zijn bij alle 3 concentraties even hoog en zeer goed, namelijk bijna het dubbele van *Onbehandeld*.
Formaline vertoont in de lichte concentratie een zeer groot, in de zware concentratie een bijna volledig effect. Het aantal nog te activeren larven was bij de „single cyst"-proef resp. 7 en 0,5 % en bij de gewone activeringsproef resp. 10 en 1,3 % van *Onbehandeld*. Het gewas was in beide gevallen aanmerkelijk beter dan bij *Onbehandeld*, doch minder goed dan bij *Iscobrome D* en *DD*. Het blijkt, dat alle middelen ten opzichte van *Onbehandeld* de groeitijd van het gewas hebben verlengd. Bij *Formaline*, zware gift, blijkt dit vooral ook een later op gang komen te zijn. Na het gewas blijkt de besmettingsgraad bij *Formaline* zware gift een weinig, bij alle andere middelen vrij sterk gestegen te zijn, namelijk tot ongeveer het dubbele van voor de behandeling.

Ook bij deze proef blijkt, dat de met zekerheid levende larven op de behandelde veldjes later actief worden dan bij *Onbehandeld*, terwijl ook hier het effect van de chemische middelen niet gebleken zou zijn, wanneer het levend zijn van de larven in de cysten na de behandeling alleen visueel was beoordeeld.

5. *Ontsmettingsproef met chloorpicrine in potten met duinzand, in 1949*

Het in proef 3 zo gunstig werkende *Larvacide*, dat als agens chloorpicrine bevat, werd in 3 concentraties geïnjecteerd in ongeglazuurde bloempotten met zwaar besmette duinzandgrond, met als contrôles: besmette grond, besmette en gestoomde grond, besmette en gestoomde en met Larvacide behandelde grond. Alle behandelingen werden op 3 potten toegepast.

Alle 18 potten werden aanvankelijk voorzien van 5 l van een goedgemengde, kunstmatig zeer zwaar besmette grond. Het stomen geschiedde door de potten een uur in een autoclaaf bij 100 °C te plaatsen. De injectie van Larvacide geschiedde met 1; 2 of 3 prikken van $1\frac{1}{2}$ cc per pot, waarna de gaten werden gedicht en de potten licht werden begoten. Het begieten werd de volgende dagen nog enkele keren herhaald. 10 dagen na de behandeling werden aardappelen gepoot, namelijk 4 delen van verschillende knollen per pot om de variabiliteit van de aardappelplant op te vangen.

De behandelingen, de dosering van de middelen, de criteria voor het effect en de resultaten van de proef zijn vermeld in tabel 24.

Duidelijk blijkt het grote effect van de behandeling. Bij het stomen zijn om onbekende redenen nog enkele aaltjes in leven gebleven, hetgeen blijkt uit de activeringsproeven zowel als uit de cysten op de wortelmat. Larvacide had bij $1\frac{1}{2}$ cc per pot 98–99 % effect en bij 3 cc per pot nog meer. Bij $4\frac{1}{2}$ cc per pot was het gemiddeld effect geringer doordat één der herhalingen blijkbaar onvoldoende behandeld was.
De knolopbrengst is door elk van de behandelingen zeer sterk gestegen. Men krijgt de indruk, dat stomen zowel als Larvacide behalve een aaltjesdodende ook een groeistimulerende werking hebben vertoond.

6. *Groei-stimuleringsproef met aaltjesbestrijdingsmiddelen op onbesmette grond*

Enkele der bekendste aaltjesbestrijdingsmiddelen werden op veldjes van 1 m² met 4 herhalingen in onbesmette zandgrond gebracht, op de voor elk middel meest doelmatige wijze. Elk veldje was omgeven door een pad van $\frac{1}{2}$ m breedte. Als contrôles werden onbehandelde en met ASF-korrel bemeste veldjes ingeschakeld. Behalve de laatste bleven alle veldjes onbemest. Als gewas werden aardappelen gepoot.
Het nagekomen middel *Larvacide* werd op het zelfde proefveld in tweevoud getest met als contrôle weer 2 onbehandelde veldjes.

De ontwikkeling van het gewas werd periodiek bepaald aan de hand van stand- en afstervingscijfers, terwijl ook de opbrengst werd bepaald en tenslotte een notitie werd gemaakt over de smaak van de aardappelen.

De voornaamste gegevens zijn samengevat in tabel 25.

Het blijkt, dat slechts *ASF-korrel*, *Kalkstikstof* en *Formaline*, en in de tweede proef ook *Larvacide*, een hogere opbrengst dan de onbesmette *Blanco* hebben gegeven, hoewel deze verschillen niet wiskundig betrouwbaar zijn. Van een groei-stimulerende werking van *DD*, *Iscobrome D* en *Mosterdolie* blijkt bij deze proef niets, terwijl het *Fabrieksmiddel* van onbekende samenstelling een duidelijke groeiremming veroorzaakt heeft.

7. *Practijk-proef 1948*

In 1948 werden de middelen *DD* en *Iscobrome D* op practijk-schaal toegepast op een perceel lichte zavelgrond met een uitstekende bodem-structuur. Het perceel van ongeveer 0,80 ha werd in 6 stroken verdeeld van 15 m breed en 90 m lang, waarop de volgende behandelingen toegepast werden.

1. *Iscobrome D*, 77 cc/m² . . . Ongeveer 15 cm diep ingebracht met een motor-injecteur in rijen op ongeveer 25 cm afstand.
2. *Onbehandeld* . . . . . .

TABEL 25 *Groei-stimuleringsproef met aaltjesbestrijdingsmiddelen op onbesmette grond, in 1949*
Elk cijfer is het gemiddelde van 4 gelijkwaardige veldjes

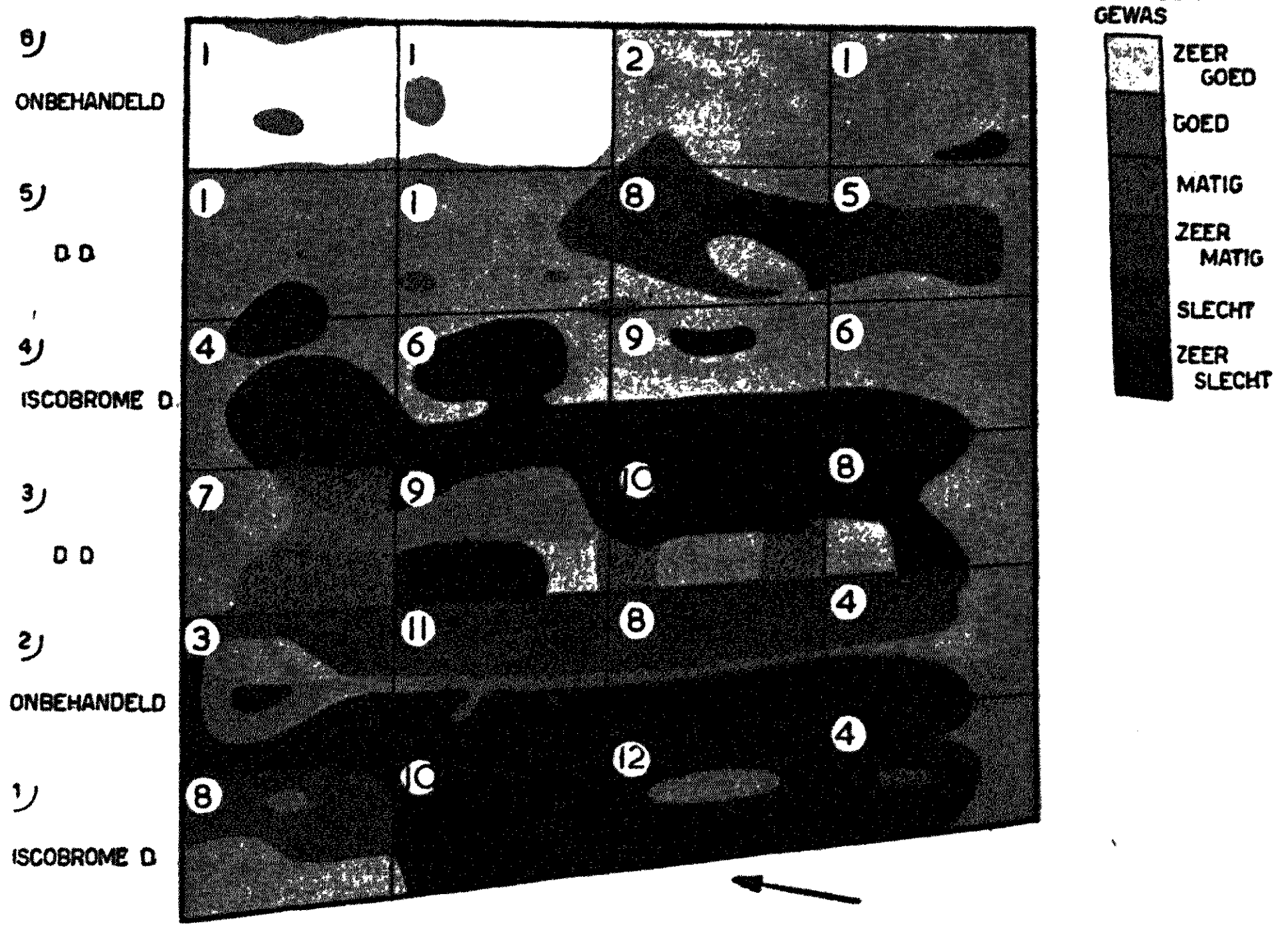
* = *betrouwbaar bij het 95 %-punt*
** = *betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Middelen	Criteria						
	Datum van bodembehandeling	Pootdatum	Standcijfers op 24/5 (10 = goed)	Standcijfers op 21/7	Standcijfers op 23/8	Afstervingscijfers op 13/9 (10 = groen)	Knolopbrengst in kg/veldje op 19/9
DD							
50 cc/m²	16/4	28/4	5,8	6,8	6,9	6,5	9,4
Iscobrome D							
72 cc/m²	16/4	28/4	5,8	6,1	6,9	4,8	8,1
Formaline							
10 *l* 4 %/m²	12/4	28/4	6,4	7,4	7,1	5,7	10,3
Mosterdolie							
5 *l* 0,1 %/m²	12/4	28/4	7,1	7,0	7,1	4,4	9,3
Mosterdolie							
2½ *l* 0,1 %/m²	12/4	28/4	7,4	7,0	6,6	4,2	9,6
Fabrieksmiddel							
50 cc/m²	12/4	28/4	1,5	5,9	7,4	7,4	6,4
Kalkstikstof							
200 g/m²	12/4	28/4	5,7	7,6	7,4	6,2	10,3
ASF-korrel							
100 g/m²	12/4	28/4	7,7	8,2	7,7	4,9	11,1
Blanco		28/4	7,4	7,3	7,1	3,1	9,8
F-waarde			10,7**	2,00	0,38	1,10	3,71**
$\sigma_{\bar{x}}$			0,58	0,51	0,55	1,28	0,71
Larvacide							
81 cc/m²	29/4	9/5	0,7	8,4	7,9	7,8	9,6
Blanco		9/5	6,0	7,8	7,6	5,7	9,1

3. *DD*, 50 cc/m² . . . . . Ongeveer 10 cm diep ingebracht met een grote injecteur met paarde-tractie in rijen op ongeveer 25 cm afstand; daarna gerold.
4. *Iscobrome D*, 38,5 cc/m² . Ingebracht als bij 1.
5. *DD*, 50 cc/m² . . . . . Ingebracht als bij 3.
6. *Onbehandeld* . . . . . .

De middelen werden op 1 April in de grond gebracht. De grond was in de voorgaande herfst geploegd en was enkele dagen voor de behandeling geëgd. De bodem-temperatuur was 10 °C.
Eind April werden aardappelen gepoot, die zeer gelijkmatig opkwamen, doch daarna bleven staan en een ernstig ziek, vlammig gewas gaven met een opbrengst van slechts enkele tonnen per ha. De verschillen in besmettingsgraad tekenden zich duidelijk in het gewas af; de verschillende behandelingen waren niet zonder meer in het gewas te herkennen.

Door grondmonsteronderzoek *voor de behandeling* was reeds gebleken, dat de besmettingsgraad ongelijkmatig over het perceel was verdeeld. Afbeelding 31 geeft de besmettingsgraad in aantal levenskrachtige cysten per 20 cc grond weer *voor de behandeling*, terwijl tevens de ontwikkeling van het aardappelgewas door kleur-schakeringen aangeduid is. Treffend is het parallel gaan van de schade aan het gewas en het aan-



Afbeelding 31. De ontwikkeling van het aardappelgewas op een met DD en Iscobrome D behandeld aardappelmoe terrein. Het aantal levenskrachtige cysten per 20 cc grond vóór de behandeling is links boven in elk blok vermeld. Duidelijk blijkt het falen van de chemische middelen hier en de goede correlatie tussen besmettingsgraad van de grond en ontwikkeling van het gewas.

tal levenskrachtige cysten. De draagkracht van het gewas lijkt hier bij ongeveer 7 levenskrachtige cysten per 20 cc grond overschreden te zijn geweest. Verschillen tengevolge van de behandeling traden niet op, zodat de behandeling noch een gunstige noch een ongunstige invloed op de groei van het gewas heeft gehad.

Het falen van de middelen bleek ook uit het grondmonsteronderzoek en de vergelijkende activeringsproeven, aangezien het percentage levenskrachtige cysten en larven op de behandelde stroken *na de behandeling* niet kleiner bleek dan op de onbehandelde. Per 10 cysten werden op de *onbehandelde* stroken 2 en 6 gemiddeld 394 en 740 larven gelokt, op de *Iscobrome D*-stroken 1 en 4 gemiddeld 505 en 826 en op de *DD*-stroken 3 en 5 gemiddeld 556 en 821. In tegenstelling tot vorige proeven heeft *DD* hier geen enkele schadelijke invloed op de aaltjes getoond.

De vermeerdering van de aaltjes was op alle zes stroken groot; relatief des te groter naar mate de uitgangsbesmettingsgraad kleiner was. Tabel 26 geeft voor elk van de stroken de gemiddelde besmettingsgraad *na de behandeling* (volgens grondmonsteronderzoek), de gemiddelde besmettingsgraad *na het aardappelgewas* en de daarbijbehorende vermenigvuldigingsfactor weer. Hieruit blijkt weer het bestaan van een vermenigvuldigingsfactor, die bij lage besmettingsgraden ongeveer 10 is, doch bij de hoger wordende besmettingsgraden en dus zwaardere aantastingen daalt. Wanneer ook hier het visueel beoordelen van de levenskrachtigheid van de cysten na de behandeling ten dele heeft gefaald, zijn de vermenigvuldigingsfactoren dienovereenkomstig nog groter. De op alle veldjes plaatsvindende sterke vermeerdering der aaltjes onderstreept het falen der chemische behandeling bij deze grote proef.

TABEL 26

Vermeerdering van het aantal levenskrachtige cysten (lc) door het aardappelgewas 1948, volgens grondmonsteronderzoek

	Aantal lc per 20 cc grond na de behandeling, doch *voor* het aardappelgewas	Aantal lc per 20 cc grond *na* het aardappelgewas	Vermenigvuldigingsfactor
1. Iscobrome D; 77 cc/m²	6,5	16,5	2,5
2. Onbehandeld	5,1	14,1	2,8
2. DD; 50 cc/m²	6,3	16,5	2,6
4. Iscobrome D; 38,5 cc/m²	4,9	13,1	2,7
5. DD; 50 cc/m²	3,2	12,7	4,0
6. Onbehandeld	0,7	8,9	12,7

NABESCHOUWING EN CONCLUSIES

De kans op het vinden van een rendabele wijze van bodemontsmetting is bij voorbaat reeds klein. Het is niet gelukt een middel te vinden, dat de aaltjes goed doodt, gemakkelijk hanteerbaar is, de bodem snel weer verlaat en niet duur is. De doeltreffendheid van elke chemische behandeling wordt vooral bedreigd door de zeer hoge kosten van het ontsmetten van de gehele bouwvoor enerzijds en door de grote vermeerderingssnelheid van de resterende, niet gedode aaltjes anderzijds. In overeenstemming met de 10-voudige vermeerdering volgens afbeelding 4 zal 90 % doding door één aardappelgewas, 99 % door twee en 99,9 % door drie opeenvolgende aardappelgewassen weer opgeheven zijn. Peters (163*a*) stelde dit probleem reeds scherp door de *mogelijkheid* van een 10-voudige vermeerdering te veronderstellen.

Aangezien de verbouw van een aardappelgewas hoogstens f 200 per ha meer zal kunnen opbrengen dan een ander landbouwgewas, zal een middel dat 90 % doodt hoogstens f 200 per ha, dat 99 % doodt hoogstens f 400 en dat 99,9 % doodt hoogstens f 600 per ha mogen kosten, de toepassing inbegrepen. Dit is resp. 2; 4 en 6 cent per m² oppervlakte of per 200 dm³ bouwvoor.

Van de onderzochte middelen bleken bij onze proeven *Agrocide 2* (666), *Gesafid* (DDT), *Kalkstikstof* en *Iscobrome* (methylbromide) volkomen te falen, zowel ten aanzien van het doden der aaltjes als ten aanzien van de groei van de enkele weken na de behandeling gepote aardappelen.

Iscobrome D (aethyleendibromide) vertoonde in concentraties van 30 tot 77 cc/m² geen aantoonbare aaltjesdodende werking, hetgeen dus in tegenstelling is met de resultaten van Schmitt (173*a*). Dat overal, met uitzondering van de *Practijk-proef 1948*, na de behandeling een goed ontwikkeld aardappelgewas verbouwd kon worden, terwijl de onbehandelde veldjes misgewassen gaven, is voorlopig niet met zekerheid te verklaren. In proef 6 vertoonde Iscobrome D niet de minste groei-stimulerende werking. Over blijft nog de veronderstelling, dat de larven verdoofd zijn geweest gedurende de eerste groeiweken van het gewas, die ondersteund wordt door de resultaten van de lokproeven volgens kolom 3 van de tabellen 22 en 23.

DD (1,2-dichloorpropaan en 1,3-dichloorpropeen) vertoonde in concentraties van 50 tot 167 cc/m² een duidelijke nematocide werking. Het aantal te activeren larven daalde ten aanzien van *Onbehandeld* bij de verschillende proeven met 69 tot 93 %, terwijl in alle gevallen, weer met uitzondering van de Practijk-proef 1948, een goed ontwikkeld aardappelgewas verbouwd kon worden. Ook bij 25 cc/m² kon in 1947 een duidelijke opbrengstvermeerdering verkregen worden. Volgens proef 6 is van een duidelijke groei-stimulerende werking door DD geen sprake, zodat het betere gewas in elk geval een gevolg moet zijn van het treffen der aaltjes. Dit in tegenstelling met de gegevens

van Lange (131*a*). De teelt van een tweede aardappelgewas, zonder de DD-behandeling te herhalen, blijkt op oorspronkelijk zwaar besmet terrein echter riskant, aangezien als regel het aantal aaltjes in de grond door het eerste aardappelgewas weer groter is geworden, dan het vóór de behandeling was. Op de in 1948 behandelde en daarna met aardappelen beteelde veldjes groeide in 1949 na DD weliswaar een iets beter tweede aardappelgewas dan na de andere middelen, doch de opbrengst was in alle gevallen nihil.

Formaline 10 *l* 4 %/m² bleek de aaltjes niet te doden, doch in vele gevallen wel een sterke opbrengstvermeerdering, en daarmee aaltjesvermeerdering, te geven. Dit middel heeft in deze concentratie op onbesmette grond bij proef 6 wel enige groei-stimulering veroorzaakt. Zwaardere giften (20 *l* 4 %/m², 10 *l* 8 %/m², 10 *l* 20 %/m²) werkten *wel* nematocide, doch bleken gevaarlijk voor het gewas. 10 *l* 8 %/m² en 10 *l* 20 %/m² bleken het aantal actief-wordende larven met ongeveer 99 % te verminderen, doch gaven desondanks slechts matige gewassen bij toepassing enkele weken voor het poten.

Larvacide (chloorpicrine) 80 cc/m² is het enige middel, dat in 1948 bijna alle aaltjes buiten werking heeft gesteld en een goed aardappelgewas deed groeien met een opbrengst, die bijna 5 × zo groot was als bij *Onbehandeld*. De goede nematocide werking en de goede groei van het aardappelgewas na de behandeling werden in potproeven bevestigd. Uit de proeven 5 en 6 blijkt, dat Larvacide, behalve nematocide, ook groei-stimulerende werking vertoont. De moeilijke hanteerbaarheid van dit gevaarlijke gifgas is echter een groot bezwaar.

Geen van de bovenstaande middelen kan voor gebruik in de practijk worden aanbevolen, zelf niet voor het opruimen van locale besmettingshaarden, waarbij de hoge kosten geen rol zouden spelen, en zelf niet als desinfectans voor kleine hoeveelheden grond.

Opvallend was, dat in 1948 *Iscobrome D* en *DD* bij toepassing op een groot perceel met een grote injecteur volkomen faalden, zowel ten aanzien van het doden der aaltjes als ten aanzien van de groei van het na de behandeling verbouwde aardappelgewas. De verklaring is waarschijnlijk het falen van de grote injecteurs, hoewel de beste werden gebruikt die hiervoor beschikbaar waren, terwijl de bediening geschiedde door deskundigen, die commercieel belang hadden bij het slagen van de behandeling.

Bij het onderzoek van nematociden blijkt het grondmonsteronderzoek *na de behandeling* (het op het oog beoordelen van de cyste-inhoud) niet bij machte om de vitaliteit van de larven te bepalen, vermoedelijk doordat een deel der larven wel gedood of inactief is geworden, doch niet voldoende verkleurd of vergaan is om bij vluchtige beoordeling als zodanig herkend te worden.

De meest doelmatige werkwijze bij dit onderzoek bleek ons de volgende.

a) Het gebruik van zeer kleine veldjes (1 tot enkele m²) met 3–5 herhalingen voor elk middel. De proef is dan overzichtelijk, eist weinig werk en kan toch sprekende resultaten geven. De groei van het gewas en de vermeerdering der aaltjes op het na de behandeling volgende gewas ondervindt door de geringe verplaatsbaarheid der larven weinig hinder van randwerking, vooral wanneer de aardappelen enkele decimeters vanaf de rand van het veldje worden gepoot.

b) Het onderzoeken van een grondmonster van elk der veldjes om de uitgangsbesmettingsgraad of de verdeling van de veldjes over het veld te controleren.

c) Het toedienen van de middelen.

d) Het nemen van grondmonsters van elk veldje enkele weken na de behandeling, voor het verzamelen van cysten voor de activeringsproeven. Het is gewenst de grondmonsters te nemen vlak voor het poten van de aardappelen en de activeringsproeven dadelijk in te zetten, om ook een eventuele vertraging in de aantasting te kunnen constateren.

Bij alle tot nu toe verrichte proeven heeft de gewone activeringsproef (alle cysten uit 20–40 cc grond van een grondmonster bij elkaar in één activeringsbakje) betrouwbaarder uitkomsten gegeven dan de „single cyst"-proef (10–20 uitgezochte, goedgevulde cysten uit elk grondmonster, afzonderlijk in activeringsbakjes), hoewel beide een goed en betrouwbaar inzicht hebben gegeven. De meer bewerkelijke „single cyst"-proef kan dus achterwege blijven, tenzij men speciaal wil nagaan, hoeveel procent van de *cysten* aan de behandeling ontsnapt is, bijvoorbeeld als contrôle op de regelmaat van de verspreiding van het middel in de grond.

e) Het poten van het proefgewas aardappelen.

f) Het enkele malen geven van standcijfers en het maken van aantekeningen gedurende de groei van het gewas, het bepalen van de opbrengst en de kwaliteit, vooral de smaak, van de geoogste knollen.

g) Het nemen van een grondmonster op elk veldje na het aardappelgewas om de vermeerdering van de aaltjes gedurende het seizoen vast te stellen. Ook het verbouwen van een tweede gewas aardappelen het volgende jaar is gewenst.

Bij potproeven kan de vermeerdering der overgebleven aaltjes ook bepaald worden door de onrijpe ♀♀ te tellen of te schatten op de wortelmat van de groeiende plant. Dit is in Amerika (46*a*) uitgewerkt tot de „timed count technic" (het aantal aaltjes, dat op het wortelstelsel waargenomen wordt in één minuut) en tot de „washed root technic" (het aantal aaltjes, dat door afwassen van de wortels verkregen kan worden). In het algemeen zullen deze methodes niet zeer doelmatig kunnen zijn, aangezien het aantal zichtbare ♀♀ op de wortels minder afhangt van het aantal binnendringende aaltjes dan van de ontwikkeling, die deze planten ondanks de aaltjesaantasting nog bereikten.

§ 4. DE WAARDE VAN VRUCHTWISSELING EN VAN DE KEUZE DER TUSSENGEWASSEN

INLEIDING

Aaltjesziekten zijn ziekten van de eenzijdige cultuur. Dit is zeer duidelijk het geval bij de cysten-vormende Heterodera's met hun beperkte en scherpbegrensde waardplantenreeksen. Op blz. 56 is dit als evolutionnair gevolg van hun geringe actieve verplaatsbaarheid verklaard.

Bij de bestrijding van het bietenaaltje heeft men oorspronkelijk de vruchtwisseling verwaarloosd en de nadruk gelegd op extra bemesting en het doden van de aaltjes met chemische middelen, als gevolg van het feit, dat men oorspronkelijk het bietenaaltje als zeer polyphaag beschouwde.

Müller & Molz in 1914 (155) en Baunacke in 1922 (25) noemden echter reeds de vruchtwisseling als voornaamste wapen tegen schade door het bietenaaltje, hetgeen sindsdien in de practijk juist is gebleken.

Bij aardappelmoeheid is de invloed van de vruchtwisseling sprekender, doordat alleen aardappel en tomaat waardplantgewassen zijn en doordat de ziekte vaak optreedt in volkstuin-complexen met verschillende aardappel-perceeltjes bij elkaar. Op grotere bedrijven is men als regel pas hiervan overtuigd, nadat men een tiental jaren ervaring met de ziekte heeft opgedaan.

Zimmermann (212), die in 1913 de aardappelmoeheid in *Duitsland* ontdekte, adviseerde reeds dadelijk: „Einrichtung einer regelmäszigen Fruchtfolge auf den befallenen und angrenzenden Flächen. Kartoffeln mindestens erst nach drei Jahren wiederbringen." Goffart (95) constateerde een daling van het aantal aaltjes in de grond tot op $^1/_3$ à $^1/_6$ door verbouw van 2 graangewassen, hetgeen door één aardappelgewas weer te niet werd

gedaan. Hij adviseert tot een 3-jarige vruchtomloop. „Zur Bekämpfung der Nematodenkrankheit kann daher die Einführung einer Dreifelderwirtschaft als vorläufig bestes Verfahren überall dort empfohlen werden, wo ein allgemeines Kartoffelanbauverbot für mehrere Jahre, in Haus- und Kleingärten sowie an ähnlich bewirtschafteten Stellen, nicht durchführbar ist." Echter: „Die Dreifelderwirtschaft stellt eben nur eine Behelfsmasznahme zur Behebung der stärksten Verluste dar."
In Schleswig-Holstein geldt sinds 1933 een verplichte vruchtwisseling met hoogstens $^1/_3$ aardappelen voor alle bouwland, hetgeen in Thüringen en andere staten nagevolgd is. In „Zehn Jahre Kampf gegen den Kartoffelnematoden in der Provinz Schleswig-Holstein, 1933–1942", beschrijven Ext & Goffart (67) de gunstige invloed van deze maatregel op de opbrengst in besmétte volkstuinen. Thüringen echter zag zich genoodzaakt om deze voorschriften te verscherpen en voor bepaalde gebieden een teeltverbod respectievelijk een nog ruimere vruchtwisseling voor te schrijven (11).

In *Zweden* noemde Kemner (126) in 1929 reeds de noodzaak van vruchtwisseling ter voorkoming van misgewassen op besmette grond: „Upphörandet med odlingen bör omfatta minst 5 år och därefter följas av potatisodling endast vart 4:de eller 5:te år." In 1939 werd voor besmette terreinen het sinds 1932 geldende teeltverbod van aardappelen opgeheven, gezien het algemeen voorkomen van de ziekte. Als voorwaarde werd gesteld het handhaven van een vruchtwisseling met hoogstens $^1/_3$ aardappelen, hetgeen zonodig verscherpt kan worden. Men acht het waarschijnlijk, dat $^1/_3$ aardappelen voor licht besmette percelen wel, voor zwaar besmette echter niet voldoende is om schade te voorkomen (112).
Daarnaast wordt ook voor onbesmet geachte terreinen een preventieve vruchtwisseling aangeraden (113). Er zijn in Zweden gevallen bekend, waar na 4 jaren rust nog duidelijke en na 7 jaren rust nog enige schade in het gewas geconstateerd werd (112).

In *Denemarken* acht men een pauze van 2 à 3 jaren tussen twee aardappelgewassen als regel voldoende om schade te voorkomen. Aardappelmoeheid is daar echter voornamelijk een probleem voor de volkstuinen, aangezien de landbouwbedrijven met de gebruikelijke 7-jarige vruchtomloop geheel veilig zijn (32).

Alleen in *Engeland* heeft aardappelmoeheid tot nu toe een belangrijke rol gespeeld op de grotere landbouwbedrijven. Er zijn gevallen bekend, waarbij een zeer ruime vruchtwisseling nog onvoldoende was om de aaltjes in toom te houden.
Op het wratziekteproefveld Ormskirk werden na 1928 lange tijd geen aardappelen verbouwd in verband met het optreden van aardappelmoeheid. De besmettingsgraad van de grond werd elk jaar bepaald. Twee aardappelgewassen, in 1936 en 1939, dus met nog 2 jaren tussenruimte, waren voldoende om de besmettingsgraad weer te brengen op het gevaarlijke peil van 1928 (145).
In het bekende Engelse aardappel-district Yorkshire, waar men vroeger om het andere jaar aardappelen verbouwde, is thans een vruchtwisseling met $^1/_4$ aardappelen nog riskant, terwijl na 5 tot 7 en zelfs na 10 jaren rust soms nog zieke plekken in het gewas geconstateerd zijn (160, 193). Hetzelfde is het geval in de aardappel-districten Lincolnshire en Lancashire. Leiper zegt in 1940 (133): „It is well recognised, that prolonged absence of a potato-crop, say for 5 or more years, will result in a great diminution of the risk, and to-day adherence to such an interval is still the soundest advice that the scientist can offer to the grower."
In Engeland wordt thans, vooral op aandrang van de landeigenaars, „legislation" gevraagd van de bestrijding van de aardappelmoeheid, waarbij een vruchtwisseling met hoogstens $^1/_4$ aardappelen toegelaten zou worden (160).
In Noord-Ierland wordt een vruchtwisseling met hoogstens $^1/_5$ aardappelen aangeraden (7).

Nergens is men echter door vruchtwisseling de aaltjes kwijt geraakt, wanneer ze zich eenmaal gevestigd hadden.

Een gunstiger situatie blijkt er in sommige gebieden van Groot-Brittannië en Ierland te bestaan bij de teelt van zeer vroege aardappelen. Ondanks de aanwezigheid van aaltjes en de geleidelijke opbouw van een hoge besmettingsgraad is de teelt daar nog jaren lang rendabel gebleven, ook de eenzijdige teelt. Op den duur blijkt het probleem echter ook daar klemmend te worden en een ruime vruchtwisseling noodzakelijk te zijn.

De keuze van de tussengewassen is voor het effect van de vruchtwisseling van ondergeschikt belang. Toch worden bepaalde gewassen dikwijls gunstig genoemd in verband met de goede toestand, waarin ze de grond achterlaten of in verband met een activerende invloed van deze onvatbare gewassen op de cyste-inhoud.
Goffart wilde, in navolging van Roemer, de planten verdelen in waardplanten (die sterk activeren en vatbaar zijn), „Neutralpflanzen" (die niet activeren en niet vatbaar zijn) en „Feindpflanzen" (die wel activeren, doch niet vatbaar zijn). Echte „Feindpflanzen" kende hij niet; wel vond hij in zijn proeven bij *Leguminosen* en mosterd integendeel juist een remmende werking op het uitkomen der larven (95). De op blz. 101 genoemde gewassen, *Agrostis*-species en maïs, zouden wél activerend werken zonder waardplanten te zijn, hetgeen van den Bruel nog eens uitvoerig herhaalt (35*a*). De gegevens zijn echter weinig overtuigend en moeten nader worden geverifiëerd.

Op een aantal besmette velden is gedurende een 5-tal jaren het effect nagegaan van de vruchtwisseling op de groei van het aardappelgewas, terwijl door grondmonsteronderzoek quantitatieve gegevens over de bijbehorende veranderingen in de aaltjespopulatie werden verzameld. In andere proeven werd bovendien nagegaan in hoeverre onvatbare gewassen een specifieke invloed op de aaltjes uitoefenen.

WISSELBOUWPROEFVELDEN

1. *Zavelgrond I*

Een aardappelmoe perceel lichte zavelgrond, waarop in 1942 een gelijkmatig ziek gewas aardappelen was verbouwd, werd in het najaar van 1943 in 8 stroken verdeeld. Sindsdien werd op de stroken aardappelen verbouwd in een meer of minder ruime wisselbouw, namelijk op de stroken 1 t/m 4 resp. *Altijd aardappelen*, $^1/_2$ *aardappelen*, $^1/_3$ *aardappelen* en *Nooit aardappelen*, hetgeen op de stroken 5 t/m 8 werd herhaald. Op de niet met aardappelen beteelde stroken werd in 1944 vlas, in 1945 zomergerst, in 1946 haver, in 1947 haver en in 1948 bieten verbouwd.
Dwars over alle stroken heen werd de helft van het proefveld met stalmest (+ een aanvullende gift stikstof), de andere helft met kunstmest bemest (zie § 5). Verder werden aan alle gewassen de normale cultuur-zorgen besteed.
Na elk gewas werd de besmettingsgraad van de grond door grondmonsteronderzoek bepaald, waarvoor van elke strook 12 monsters werden genomen. In het laboratorium werd van elk grondmonster door verschillende onderzoekers een bepaling verricht.

In tabel 27 is de verandering in de aaltjes-populatie op de stroken 1 t/m 4 en 5 t/m 8 weergegeven, waarbij zowel het aantal *cysten*, *levenskrachtige cysten* als *larven* is vermeld. Voor elk jaar is afzonderlijk door een „analysis of variance" bepaald, hoeveel malen de variance tussen de 4 strookgemiddelden (als gevolg van de verschillen in de vruchtwisseling) de toevalsvariance binnen de stroken (als gevolg van ongelijkmatige verdeling van de aaltjes in de grond of van techniek-fouten) overtreft, hetgeen uitgedrukt is in de F-waarde. Tevens is de standaardafwijking van de in de tabel vermelde gemiddelden berekend. In afbeelding 32 is het verloop van de besmettingsgraad van de grond uitgedrukt in *levenskrachtige cysten* nog eens grafisch voorgesteld.

De uitgangsbesmettingsgraad najaar 1943 is wel bepaald, doch de resultaten zijn door

TABEL 27 *De verandering van de aaltjesbesmetting, uitgedrukt in cysten (c), levenskracht*
op zavelgrond gedurende de jaren 1944 t/m 1949. U
* = *betrouwbaar bij het 95 %-p*

Vruchtwisseling	Gewas in 1944	Besmettingsgraad najaar 1944			Gewas in 1945	Besmettingsgraad najaar 1945		
		c	lc	l		c	lc	l
1. Altijd aardappelen . . .	**Aardappelen** (204 kg/are)	34	14	560	**Aardappelen** (28 kg/are)	34	13	240
2. ½ aardappelen	Vlas	19	5	90	**Aardappelen** (182 kg/are)	26	12	270
3. ½ aardappelen	Vlas	17	4	70	Zomergerst	17	5	90
4. Nooit aardappelen . . .	Vlas	23	6	120	Zomergerst	15	5	90
F-waarde		6,7**	14,9**	34,4**		13,3**	17,5**	16,3
$\sigma \bar{x}$		3,0	1,2	40		2,3	1,1	25
5. Altijd aardappelen . . .	**Aardappelen** (191 kg/are)	43	22	1050	**Aardappelen** (35 kg/are)	43	15	33
6. ½ aardappelen	Vlas	20	5	100	**Aardappelen** (169 kg/are)	26	12	35
7. ½ aardappelen	Vlas	27	6	130	Zomergerst	29	5	9
8. Nooit aardappelen . . .	Vlas	30	6	150	Zomergerst	23	5	8
F-waarde		11,6**	36,2**	51,7**		7,6**	11.5**	7,0
$\sigma \bar{x}$		2,9	1,4	64		3,2	1,5	56

de oorlogshandelingen vrijwel geheel verloren gegaan, zodat afgegaan moet worden op enkele incidentele gegevens, waarvan de betrouwbaarheid niet aan te geven is. Aangenomen mag worden, dat deze besmettingsgraad voor alle stroken ongeveer gelijk is geweest gezien het gelijkmatig ziek zijn van het gewas in 1942 en gezien de weinig significante verschillen in besmettingsgraad tussen gelijkbeteelde stroken in 1944 en 1945. In 1944 lijken de stroken *Nooit aardappelen* iets zwaarder besmet, hetgeen geen aanleiding kan geven tot verkeerde conclusies, in 1945 bleek geen verschil met de gelijkbehandelde stroken aanwezig te zijn.

Duidelijk blijkt de grote invloed van het telen van aardappelen op de aaltjes-populatie. In het najaar van 1948 zijn op de stroken 1 t/m 4 na 5; 2; 1 en 0 gewassen aardappelen aanwezig resp. 52; 39; 19 en 12 *cysten* per 20 cc grond, en op de stroken 5 t/m 8 resp. 67; 47; 36 en 16 per 20 cc grond. Het aantal *cysten* neemt dus bij voortgezette aardappelverbouw voortdurend toe, zij het niet geheel evenredig met de intensiteit van de aardappel-cultuur.

Van meer belang is het gedrag van het aantal *levenskrachtige cysten*. Bij *Altijd aardappelen* blijkt deze concentratie steeds hoog en gevaarlijk voor het verbouwen van aardappelen te blijven. In 1944 werd, na 1 jaar geen aardappelen, een zeer matig, in 1945 een doodziek, in 1946 en 1947 een zeer matig en in 1948 weer een zwaar ziek aardappelgewas verbouwd. Ook $^1/_2$ *aardappelen* blijkt het aantal *levenskrachtige cysten* niet in toom te kunnen houden; na elk gewas aardappelen vindt een sterke stijging, na elk onvatbaar gewas een meer of minder sterke daling plaats. De aardappelen, die bij lagere

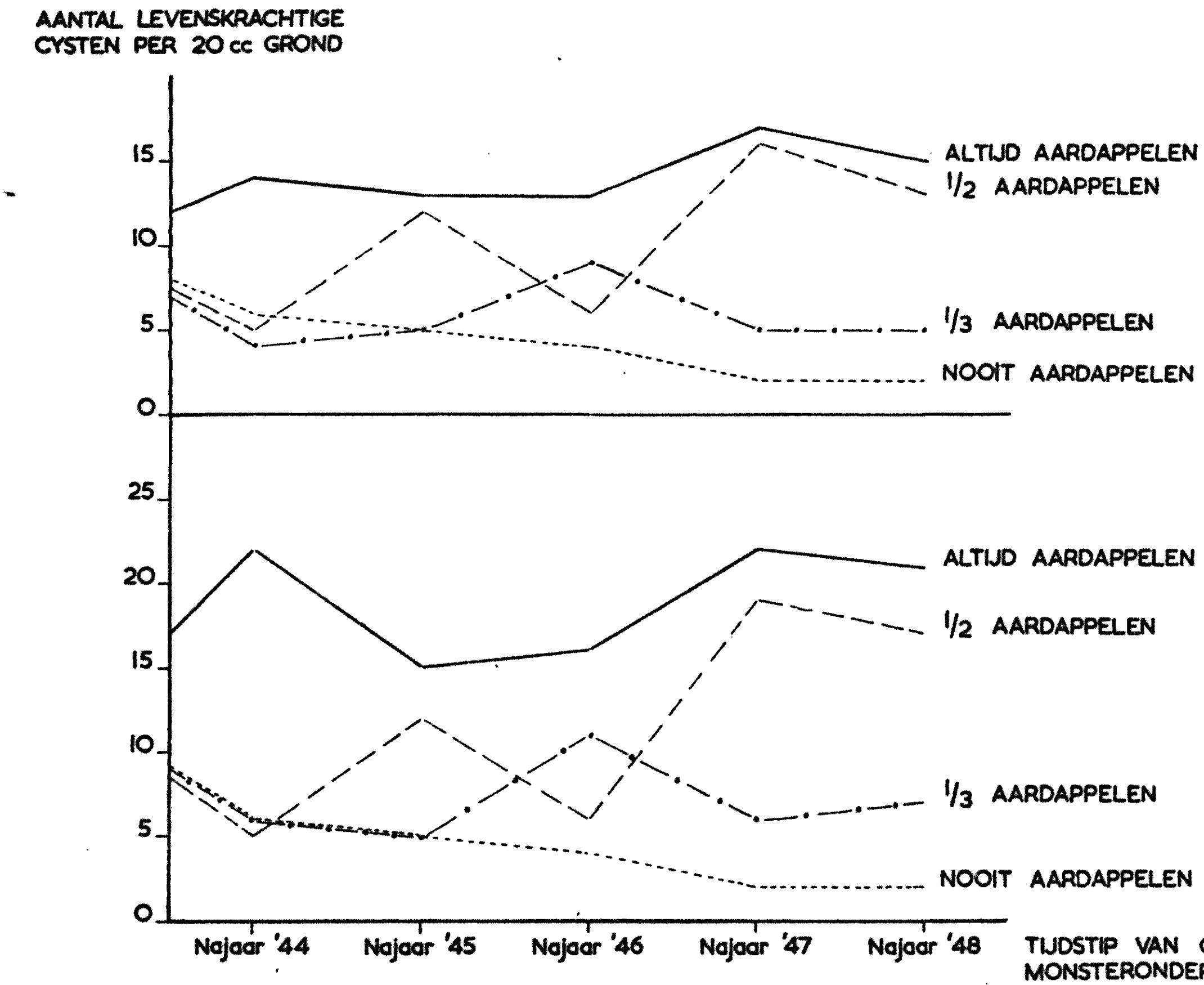
ysten (lc) en larven (l) per 20 cc grond, bij meer en minder eenzijdige aardappelteelt
ngspunt: gelijkmatige besmetting vóór het gewas 1944
** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Gewas in 1946	Besmettingsgraad najaar 1946			Gewas in 1947	Besmettingsgraad najaar 1947			Gewas in 1948	Besmettingsgraad najaar 1948			Gewas in 1949
	c	lc	l		c	lc	l		c	lc	l	
Aardappelen (184 kg/are)	35	13	660	**Aardappelen** (235 kg/are)	53	17	1260	**Aardappelen** (99 kg/are)	52	15	1010	**Aardappelen** (136 kg/are)
Haver	24	6	310	**Aardappelen** 281 kg/are)	42	16	1440	Bieten	39	13	780	**Aardappelen** (174 kg/are)
Aardappelen (249 kg/are)	24	9	430	Haver	20	5	270	Bieten	20	5	240	**Aardappelen** (242 kg/are)
Haver	18	4	140	Haver	16	2	100	Bieten	12	2	120	**Aardappelen** (293 kg/are)
	9,0**	18,0**	10,4**		53,1**	91,0**	79,7**		55,5**	42,9**	28,4**	
	2,4	0,9	67		2,4	0,8	76		2,4	1,0	80	
Aardappelen (174 kg/are)	43	16	820	**Aardappelen** (256 kg/are)	67	22	1890	**Aardappelen** (99 kg/are)	67	21	1330	**Aardappelen** (159 kg/are)
Haver	26	6	300	**Aardappelen** (316 kg/are)	47	19	1740	Bieten	47	17	1200	**Aardappelen** (185 kg/are)
Aardappelen (221 kg/are)	34	11	690	Haver	33	6	320	Bieten	36	7	340	**Aardappelen** (259 kg/are)
Haver	22	4	130	Haver	18	2	70	Bieten	16	2	100	**Aardappelen** (293 kg/are)
	20,7**	21,0**	18,9**		81,2**	72,5**	161,1**		75,9**	67,8**	43,6**	
	2,1	1,2	74		2,3	1,2	74		2,5	1,0	104	

aaltjesbesmetting verbouwd worden, zijn dienovereenkomstig beter, hoewel niet normaal ontwikkeld. Een veel kleiner aantal *levenskrachtige cysten* blijkt thans voor te komen in de stroken $^1/_3$ *aardappelen* en vooral *Nooit aardappelen.*
In de laatste blijkt na 6 jaren onvatbare gewassen nog een concentratie van 2 *levenskrachtige cysten* met een 100-tal *larven* per 20 cc grond aanwezig te zijn.
Even sprekend en ongeveer gelijkwaardig aan het aantal *levenskrachtige cysten* is het aantal *larven* als maat voor de veranderingen in de besmettingsgraad.

In 1949 werden aardappelen verbouwd op *alle* stroken. De opbrengsten demonstreren duidelijk de invloed van de vruchtwisseling en geven een treffend bewijs van het parallel gaan van de aaltjes-concentratie in de grond en de schade aan het gewas. Ook een lichte besmettingsgraad blijkt schade te veroorzaken, hetgeen tot nu toe nooit bewezen kon worden. Op de stroken 1 t/m 4 werden bij resp. 15; 13; 5 en 2 *levenskrachtige cysten* per 20 cc grond opbrengsten verkregen van resp. 136; 174; 242 en 293 kg/are; op de stroken 5 t/m 8 bij resp. 21; 17; 7 en 2 *levenskrachtige cysten* resp. 159; 185; 259 en 293 kg/are.

De besmettingsgraad in *levenskrachtige cysten* of *larven* blijkt dus voortdurend te dalen bij verbouw van onvatbare gewassen en daarna door verbouw van een aardappelgewas weer sterk te stijgen. Zij is des te hoger naar mate in een bepaald tijdvak meer aardappelgewassen verbouwd zijn. De schade aan het aardappelgewas blijkt onder overigens gelijke omstandigheden duidelijk parallel te gaan met de besmettingsgraad van de grond, ook bij lage besmettingsgraden.



Afbeelding 32. De verandering van de besmettingsgraad van de grond gedurende een aantal jaren onder invloed van een meer of minder eenzijdige aardappelverbouw.

TABEL 28 *De verandering van de aaltjesbesmetting, uitgedrukt in cysten (c), levenskracht teelt op dalgrond gedurende de jaren 1944 t/m 194*
** = betrouwbaar bij het 95 %-pu*

Vruchtwisseling	Gewas in 1944	Gewas in 1945	Besmettingsgraad najaar 1945			Gewas in 1946	Besmettingsgraad najaar 1946		
			c	lc	l		c	lc	l
1. Altijd aardappelen	**Aardappelen** (ziek)	Veldbonen	32	17	1500	**Aardappelen** (ziek)	59	20	1050
2. ½ aardappelen	**Aardappelen** (ziek)	Veldbonen	34	18	1750	**Aardappelen** (ziek)	50	18	900
3. ⅓ aardappelen	**Aardappelen** (ziek)	Veldbonen	28	15	1350	**Aardappelen** (ziek)	46	15	740
4. Nooit aardappelen	Tarwe	Veldbonen	21	12	900	Haver	20	8	270
5. ⅓ aardappelen	**Aardappelen** (ziek)	Veldbonen	28	15	1330	**Aardappelen** (ziek)	47	18	940
F-waarde			2,79	1,84	2,18		21,7**	25,8**	17,0
$\sigma \bar{x}$			2,8	1,8	211		3,1	1,0	74

2. *Dalgrond 1*

Op een in 1943 gelijkmatig ziek perceel dalgrond werd sindsdien op verschillende stroken een verschillende vruchtwisseling toegepast, terwijl de aaltjes-populatie in de grond geobserveerd werd door grondmonsteronderzoek. Dwars over alle stroken werden naast elkaar tevens drie bemestingen vergeleken.

In tabel 28 is weer de verandering van de aaltjes-populatie in de 5 verschillende stroken vermeld, afzonderlijk voor het aantal *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven*.
De uitgangsbesmettingsgraad na het gewas 1943 en de besmettingsgraad na het gewas 1944 werden wel bepaald, doch gingen door de oorlogshandelingen verloren.
In 1945 werd op alle stroken een onvatbaar gewas verbouwd, zodat eerst nadien de proef regelmatig ging lopen.
Na het gewas 1945 bleek de besmettingsgraad op alle stroken nog hoog, hoewel de in 1944 met graan beteelde strook het lichtste besmet was.
In 1946 vond onder invloed van het aardappelgewas op de stroken 1; 2; 3 en 5 een stijging van het totaal aantal *cysten* plaats, hoewel de besmettingsgraad in *levenskrachtige cysten* en *larven* door het zwaar zieke aardappelgewas nauwelijks op peil bleef. Op de met haver beteelde strook daalde het totaal aantal *cysten* weinig, het aantal *levenskrachtige cysten* en *larven* echter sterk.
In 1947 steeg het totaal aantal *cysten* op de met aardappelen beteelde strook sterk, evenals het aantal *levenskrachtige cysten* en *larven*. Op alle andere stroken bleef het aantal *cysten* gelijk, terwijl de aantallen *levenskrachtige cysten* en *larven* sterk daalden.
In 1948 steeg het aantal *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven* andermaal sterk op de met aardappelen beteelde strook 1. Op de met een veel beter aardappelgewas beteelde stroken 2 en 5 hield de vrij lage besmettingsgraad zichzelf nauwelijks op peil, door het in het kader van de proef overigens storende feit, dat het gewas op de stroken zeer vroeg werd gerooid. Op de niet met aardappelen beteelde stroken 3 en 4 daalde de besmettingsgraad weer duidelijk. In het najaar van 1948 waren op de stroken 1 t/m 5, na resp. 4; 3; 2; 0 en 3 gewassen aardappelen sinds 1943, aanwezig resp. 98; 44; 29; 12 en 43

ten (lc) en larven (l) per 20 cc grond, bij meer en minder eenzijdige aardappel-
gangspunt: gelijkmatige besmetting vóór het gewas 1944.
= betrouwbaar bij het 99 %-punt

ewas in 1947	Besmettingsgraad najaar 1947			Gewas in 1948	Besmettingsgraad najaar 1948			Gewas in 1949	Besmettingsgraad najaar 1949		
	c	lc	l		c	lc	l		c	lc	l
ardappelen ed ontwikkeld)	73	23	1720	**Aardappelen** (zwaar ziek)	98	31	2040	**Aardappelen** (zwaar ziek, zich later herstellend)	127	46	1900
Zomertarwe	43	6	230	**Aardappelen** (goed ontwikkeld, vroeggerooid)	44	6	290	Tarwe	46	4,2	130
Zomertarwe	41	5	150	Haver	29	2,5	90	**Aardappelen** (zeer goed ontwikkeld)	43	8	390
Zomertarwe	20	2	90	Haver	12	0,5	10	Tarwe	17	0,4	10
Zomertarwe	41	6	350	**Aardappelen** (goed ontwikkeld, vroeggerooid)	43	6	360	Tarwe	41	3,8	130
	104,6** 1,8	86,9** 0,9	67,6** 83		105,7** 3,1	334,5** 0,7	177,2** 63		107,9** 4,0	181,8** 1,4	162,7** 62

cysten, waarvan resp. 31; 6; 2; 0,5 en 6 *levenskrachtige cysten* met in totaal resp. 2040; 290; 90; 10 en 30 *larven*, alles per 20 cc grond.
In 1949 steeg de besmettingsgraad weer op de met aardappelen beteelde stroken en daalde zij weer op de overige. Op de stroken 1 t/m 5 waren in het najaar van 1949, na resp. 5; 3; 3; 0 en 3 gewassen aardappelen sinds 1943, aanwezig resp. 127; 46; 43; 17 en 41 *cysten*, waarvan resp. 46; 4,2; 8; 0,4 en 3,8 *levenskrachtige cysten* met in totaal resp. 1900; 130; 390; 10 en 130 *larven*, per 20 cc grond.
Opvallend was in verschillende jaren het grote herstellingsvermogen van de aangetaste aardappelgewassen. Op de strook *Altijd aardappelen* groeiden in 1948 en 1949 aardappelgewassen, die in het voorjaar een volslagen misoogst deden vrezen, doch zich laat in het seizoen bijna geheel herstelden. Dit moet een gevolg zijn van de laatrijpheid van het verbouwde ras Voran en van het goed vochthoudend vermogen van deze dalgrond. De nog stijgende besmettingsgraad wijst er echter op, dat hieraan een eind zal komen.

Ook hier blijkt dus weer, hoe regelmatig de opbouw van een aaltjes-populatie verband houdt met de eenzijdigheid van de aardappelteelt. Op de strook *Nooit aardappelen* blijken na 6 jaar onvatbare gewassen nog 10 *larven* per 20 cc grond voor te komen. Volgens blz. 29 zouden twee opeenvolgende aardappelgewassen deze lichte besmettingsgraad weer op kunnen voeren tot de voor een volgend gewas gevaarlijke hoogte van 10 *levenskrachtige cysten* per 20 cc grond.

3. *Duinzandgrond I*

Op een gedeelte van een aardappelmoeheidsproefveld op duinzandgrond werd in 1944 aardappelen, in 1945 wortelen en in 1946 aardappelen verbouwd. In het voorjaar van 1947 werd dit gedeelte in 3 blokken verdeeld, bestemd voor *Altijd aardappelen*, $^1/_2$ *aardappelen* en $^1/_3$ *aardappelen*. Dwars over alle wisselbouwstroken werden elk jaar 3 bemestingen vergeleken, namelijk compost, stalmest en kunstmest (zie § 5).
De besmettingsgraad van de grond werd na elk gewas bepaald door middel van een groot aantal grondmonsters. Omdat in het voorjaar 1946 en het voorjaar 1947 een zeer diepe grondbewerking werd toegepast, het zogenaamde delven, werd toen twee keer de besmettingsgraad van de bouwvoor bepaald.

In tabel 29 zijn de verbouwde gewassen, de opbrengsten van de aardappelgewassen en de besmettingsgraden na elk der gewassen gedurende de jaren 1944 t/m 1949 weergegeven, met hun betrouwbaarheid.

Duidelijk blijkt hier de stijging of het op peil blijven van de besmettingsgraad na een aardappelgewas en de sterke daling bij verbouw van onvatbare gewassen. Bij voortdurende aardappelverbouw werden voortdurend misgewassen verkregen; na 1 jaar onvatbare gewassen werd in 1948 reeds een veel beter en na 2 jaar onvatbare gewassen in 1949 een zeer goed gewas aardappelen verbouwd.

PROEFVELDEN EN PROEVEN TER BESTUDERING VAN DE ACTIVERING DER LARVEN DOOR ONVATBARE GEWASSEN

1. *Veldproeven*

a) Op een gelijkmatig besmet gedeelte van het reeds genoemde proefveld op duinzandgrond was in 1943 een ziek gewas aardappelen verbouwd. In 1944 en 1945 werden de gewassen maïs, wortelen en bonen op veldjes van $^1/_3$ are verbouwd, elk met 9 herhalingen. De verandering van de besmettingsgraad werd door grondmonsteronderzoek gevolgd.

In 1946 werden op alle veldjes aardappelen verbouwd om de besmettingsgraad weer op te voeren, waarna in 1947 en 1948 op dezelfde wijze de gewassen wortelen, mosterd en bonen werden vergeleken.

TABEL 29 *Wisselbouwproefveld op duinzandgrond*

Met ingang van 1947 werd op drie gelijkwaardige stroken een verschillende vruchtwisseling toegepast

Besmettingsgraad steeds per 20 cc grond

c = *cysten*
lc = *levenskrachtige cysten*
l = *larven*

Gewas in 1944: aardappelen (109 kg/are).
Besmettingsgraad na het gewas 1944: 18 ± 0,4 c = 11 ± 0,3 lc = 1370 ± 54 l.

Gewas in 1945: wortelen.
Besmettingsgraad na het gewas 1945: 19 ± 0,4 c = 6 ± 0,2 lc = 270 ± 12 l.
Besmettingsgraad na het delven: 15 ± 0,4 c = 4 ± 0,2 lc = 190 ± 10 l.

Gewas in 1946: aardappelen (64 kg/are).
Besmettingsgraad na het gewas 1946: 29 ± 0,5 c = 9 ± 0,3 lc = 900 ± 36 l.
Besmettingsgraad na het delven: 18 ± 0,7 c = 4 ± 0,2 lc = 230 ± 14 l.

Vruchtwisseling	Besmettingsgraad vóór het gewas 1947			Gewas in 1947	Besmettingsgraad najaar 1947			Gewas in 1948	Besmettingsgraad najaar 1948			Gewas in 1949	Besmettingsgraad najaar 1949		
	c	lc	l		c	lc	l		c	lc	l		c	lc	l
Altijd aardappelen	19 ±0,8	4,0 ±0,22	290 ±20	**Aardappelen** (52 kg/are)	21 ±0,7	6 ±0,3	510 ±31	**Aardappelen** (188 kg/are)	37 ±1,0	15 ±0,5	1300 ±62	**Aardappelen** (64 kg/are)	45 ±0,8	13 ±0,4	720 ±24
½ aardappelen	18 ±0,8	3,6 ±0,22	220 ±20	Bieten	13 ±1	1,3 ±0,2	56 ±8	**Aardappelen** (311 kg/are)	26 ±0,6	12 ±0,3	1210 ±51	Witlof	28 ±0,6	9 ±0,32	410 ±17
⅓ aardappelen	17 ±0,8	3,1 ±0,22	180 ±20	Bieten	12 ±1	1,3 ±0,2	60 ±8	Erwten	7 ±0,6	0,7 ±0,13	15 ±4,2	**Aardappelen** (388 kg/are)	22 ±0,7	8 ±0,33	450 ± 19

TABEL 30 *De invloed van 3 verschillende onvatbare gewassen op*
c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = lar

Gewassen in 1944 en 1945	Gemiddelde besmettingsgraad na 1944			Gemiddelde besmettingsgraad na 1945			Idem na de diepe grondbewerking			Gewas in 1496	Gemiddelde besmettingsgraad na 1946		
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l		c	lc	l
Maïs . . .	16,9	4,8	183	10,2	1,8	88	10,4	1,9	95	Aardappelen (matig gewas)	18,1	7,6	85
Wortelen .	17,7	4,2	186	9,8	2,4	91	9,8	2,5	95		18,7	7,7	95
Stambonen	16,7	4,2	160	8,9	2,0	78	9,1	2,4	98		20,1	8,3	92
F-waarde .	0,06	0,13	0,09	1,37	2,38	0,29	0,89	1,79	0,02		0,08	0,64	0,4
$\sigma \bar{x}$ . . .	2,20	0,89	46,7	0,58	0,16	10,3	0,71	0,22	14,0		1,3	0,45	76

De resultaten van het onderzoek zijn vermeld in tabel 30. Het blijkt, dat tussen de beproefde gewassen geen betrouwbare verschillen geconstateerd kunnen worden. Voor de in de Engelse literatuur vermelde stimulerende invloed van maïs en conserverende invloed van mosterd geven de cijfers hoogstens zeer zwakke aanwijzingen.

b) Bij een tweede proef op hetzelfde terrein werden in 4-voud vergeleken de gewassen witlof, maïs en bonen, gedurende de jaren 1946 t/m 1948. De resultaten zijn vermeld in tabel 31. Ook hier blijken geen betrouwbare verschillen tussen de gewassen geconstateerd te kunnen worden.

c) Bij een derde proef op hetzelfde terrein werden in 1947 de gewassen witlof en bieten vergeleken. Ook na deze gewassen blijken geen betrouwbare verschillen in besmettingsgraad van de grond aanwezig te zijn.

TABEL 31 *De invloed van witlof, maïs en stambonen op de besmettingsgraad van de grond*
c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*
*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Gewassen in 1946, in 1947 en in 1948	Besmettingsgraad na 1946			Besmettingsgraad na 1947			Besmettingsgraad na 1948			Gewas in 1949
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	
Witlof	6,1	1,8	64	4,9	0,6	20	5,2	0,6	43	Aardappelen (goed gewas)
Maïs	6,7	1,9	94	4,7	0,5	15	4,2	0,2	4	
Stambonen . . .	6,6	2,2	121	6,0	0,9	35	3,7	0,4	15	
F-waarde	0,19	0,45	2,80	0,67	0,89	0,67	0,42	0,57	2,14	
$\sigma \bar{x}$	0.79	0,31	17,2	0,86	0,21	12,7	1,16	0,23	13,6	

2. *Laboratorium-proeven*

a) 1948

In 1948 werden 28 landbouwgewassen in 3 groepen onderzocht op de invloed, die hun wortel-secreten uitoefenen op het tevoorschijn komen van de larven uit de cysten, in vergelijking met leidingwater en met het wortel-secreet van aardappel.
De planten werden in zaaipannen gekweekt totdat ze goed ontwikkeld waren en daarna met hun wortels in een Petri-schaal met water geplaatst om een oplossing met hun wortel-secreten te verkrijgen. Om de natuurlijke toestand bij verbouw van verschillende gewassen zoveel mogelijk te benaderen, werd het aantal planten groter genomen naarmate elke plant minder oppervlakte beslaat bij verbouw als gewas. Voor elk gewas werden 20 cysten van het aardappelaaltje afzonderlijk, volgens Gemmell's „single cyst

aaltjespopulatie in duinzandgrond. Besmettingsgraad steeds per 20 cc grond.
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt **= betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Idem na de diepe grondbewerking			Gewassen in 1947 en 1948	Gemiddelde besmettingsgraad na 1947			Gemiddelde besmettingsgraad na 1948			Gewas in 1949
c	lc	l		c	lc	l	c	lc	l	
9,2	2,9	388	Wortelen	7,2	1,2	75	8,0	1,8	76	Aardappelen (goed gewas)
8,9	2,9	370	Mosterd	7,8	1,8	108	6,8	1,5	85	
8,2	2,5	341	Stambonen . . .	7,9	1,4	82	6,3	1,5	75	
0,39	0,50	0,17		0,23	1,48	1,18	2,05	0,31	0,17	
0,78	0,34	58,0		0,84	0,22	16,0	0,61	0,29	13,1	

technique", geplaatst in de op blz. 127 beschreven plastic-plaatjes, waarna per putje enkele druppels wortel-secreet toegevoegd werden. De plaatjes werden geplaatst in Petrischalen, waarin een vochtige atmosfeer onderhouden werd om verdamping uit de oplossing tegen te gaan. Twee keer werd bepaald, hoeveel larven uit de cysten waren geloosd, terwijl na enkele maanden ter contrôle aardappelwortel-secreet-oplossing toegevoegd werd. Na afloop der proef werd door stukdrukken bepaald, hoeveel gezonduitziende larven nog in de cysten waren achtergebleven.

In verband met de verschillen in ontwikkeling der planten werden de gewassen in drie groepen verdeeld, namelijk:

I. Een groep gewassen, die reeds enkele maanden voor het begin van de proef waren gezaaid, ingezet als activeringsproef op 21/4.
II. Een groep snelgroeiende gewassen, gezaaid op 16/4, ingezet op 5/5.
III. Een groep traaggroeiende gewassen, gezaaid op 16/4, ingezet op 28/5.

In tabel 32 zijn de resultaten van de hele proef samengevat, waarbij steeds de som van de aantallen larven van alle 20 cysten per gewas is vermeld, aangezien het verwerken van de resultaten der afzonderlijke cysten geen nieuwe gezichtspunten bood.

Bij het overzien van tabel 32 blijkt, dat men de resultaten van de verschillende gewassen hier niet steeds goed kan vergelijken met aardappel. Bij de groepen I, II, en III zijn namelijk secreten gebruikt van verschillende aardappelplanten, waarvan enkele onwerkzaam moeten zijn geweest. Dit kan een gevolg zijn van stofwisselingsstoornissen door het plaatsen van de planten in de Petri-schalen met water, hoewel bij vroegere proeven op deze wijze steeds activerende wortel-secreten gewonnen konden worden. Vooral de jonge planten faalden hier, misschien door hun geringe wortel-massa, aangezien hun lokkende werking uit andere proeven juist zeer sterk bleek. De mogelijkheid bestaat, dat ook andere gewassen onwerkzaam zijn geweest.

Bij de Ie groep is de jonge aardappelplant (no 11) onwerkzaam geweest, terwijl de oude aardappelplant (no 12), die meer wortels had en langer in de Petri-schaal had gestaan, sterk activeerde. Ook de nabehandeling met hetzelfde secreet van de oude aardappelplant (kolom 3) gelukte goed.

Bij de IIe groep is het aardappelwortel-secreet onwerkzaam geweest (no 11), terwijl later ook de nabehandeling met het secreet van dezelfde, maar nu oudere en meer ontwikkelde plant (kolom 3) slechts een gering en zeer onregelmatig effect had.

Bij de IIIe groep is het aardappelwortel-secreet (no 12) eerst weer onwerkzaam geweest, terwijl de nabehandeling met secreet van dezelfde, maar nu oudere en meer ontwikkelde plant (kolom 3) vrij effectief was.

TABEL 32

De invloed van 28 verschillende landbouwgewassen op het uit de cysten komen van de larven van het aardappelaaltje, per gewas bepaald aan 20 cysten, in 1948

	1 Het aantal uit de cysten gekomen larven,	2 Het totaal aantal uit de cysten gekomen larven,	3 Het totaal aantal uit de cysten gekomen larven na toediening van aardappelwortel-secreet	4 Het aantal in de cysten achtergebleven larven, door stukdrukken bepaald	5 3 + 4
Ie groep gewassen, ingezet op 21/4:	na 13 dagen	na 50 dagen			
1. Biet (*Beta vulgaris*)	94	112	4123	245	4368
2. Haver (*Avena sativa*)	109	164	5257	510	5767
3. Veldbeemdgras (*Poa pratensis*)	111	162	4382	350	4732
4. Engels raaigras (*Lolium perenne*)	76	113	2724	126	2850
5. Struisgras (*Agrostis vulgaris*)	178	200	3225	225	3450
6. Vossestaart (*Alopecurus pratensis*)	101	144	3556	485	4041
7. Timothee (*Phleum pratense*)	181	325	4466	80	4546
8. Kamgras (*Cynosurus cristatus*)	136	206	3461	340	3801
9. Zuring (*Rumex*-species)	103	151	3489	75	3564
10. Contrôle-leidingwater	38	77	2663	530	3193
11. Aardappel-jonge plant	62	117	2707	405	3112
12. Aardappel-oudere plant	24	2359	4041	405	4446
IIe groep gewassen, ingezet op 5/5:	na 23 dagen	na 54 dagen			
1. Rood zwenkgras (*Festuca rubra*)	13	31	525	2740	3265
2. Zomergerst (*Hordeum distichum*)	15	17	17	3430	3447
3. Maïs (*Zea mays*)	44	61	166	2870	3036
4. Koolzaad (*Brassica napus*)	20	58	58	3120	3178
5. Rode klaver (*Trifolium pratense*)	3	6	245	3720	3965
6. Witte klaver (*Trifolium repens*)	17	24	302	3210	3512
7. Erwt (*Pisum sativum*)	95	101	302	3770	4072
8. Bruine boon (*Phaseolus vulgaris*)	10	15	48	2620	2668
9. Capucijner (*Pisum arvense*)	4	37	37	3790	3827
10. Contrôle-leidingwater	3	5	1656	460	2116
11. Aardappel	7	13	1482	810	2292
IIIe groep gewassen, ingezet op 28/5:	na 13 dagen	na 32 dagen			
1. Wintertarwe (*Triticum vulgare*)	39	45	2760	890	3650
2. Lucerne (*Medicago sativa*)	37	39	1611	1010	2621
3. Lupine (*Lupinus luteus*)	19	19	2213	1110	3323
4. Wierboon (*Vicia faba*)	5	8	2109	2450	4559
5. Gele mosterd (*Sinapis alba*)	31	52	1915	1470	3385
6. Stoppelknol (*Brassica rapa*)	10	23	1698	1695	3393
7. Blauwmaanzaad (*Papaver somniferum*)	24	27	1948	950	2898
8. Vlas (*Linum usitatissimum*)	15	19	608	815	1423
9. Wortel (*Daucus carota*)	18	19	2522	1735	4257
10. Ui (*Allium cepa*)	3	4	2598	1260	3858
11. Contrôle-leidingwater	42	127	4055	2073	6128
12. Aardappel	21	48	2695	1210	3905

De variabiliteit van de gegevens blijkt o.a. uit kolom 5 van de tabel. Aangezien voor alle objecten bij alle drie groepen 20 cysten uit dezelfde populatie zijn gebruikt, hadden alle getallen van de kolommen 5 ongeveer gelijk moeten zijn. De onderlinge verschillen zijn een gevolg van toevallige variatie. Aangezien deze verschillen vrij groot zijn, moeten ook de verschillen in de kolommen 1 en 2 groot zijn, voordat daaraan betekenis gehecht kan worden.

Uit de tabel kunnen thans de volgende conclusies getrokken worden.
De geteste onvatbare gewassen hebben alle enkele, hoogstens 16, larven per cyste kunnen activeren. Het gemiddelde bedroeg voor alle onvatbare gewassen van de groepen I, II en III, respectievelijk 9; 2 en 1 larven per cyste, en voor de contrôle (leidingwater) respectievelijk 4; 0,3 en 2. Bij de nabehandeling met aardappelwortel-secreet steeg het aantal geactiveerde larven per cyste van de drie groepen respectievelijk tot 184; 22 en 111, afhankelijk van de deugdelijkheid van het gebruikte secreet. Het blijkt dus, dat het aardappelwortel-secreet bij alle drie groepen enkele tientallen malen zo sterk heeft geactiveerd als het secreet van de onvatbare gewassen, terwijl de verschillen tussen deze onvatbare gewassen niet zó groot zijn, dat hieraan aandacht kan worden geschonken.

b) 1949

25 onvatbare gewassen werden in 5-voud gepoot of gezaaid in potten met uitgewassen rivierzand. Door percoleren werd het wortel-secreet van elke pot afzonderlijk verkregen, hetgeen later in het seizoen werd herhaald. Gezorgd werd voor een volledige begroeiing van de pot met het gewas en voor een even grote hoeveelheid percolaat van elke pot, om de percolaten zoveel mogelijk gelijkwaardig te maken. Als contrôle werden leidingwater en aardappelwortel-secreet gebruikt.

Van elk van de 25 × 5 percolaten werden enkele druppels gebracht bij 10 in afzonderlijke putjes geplaatste levenskrachtige cysten van het aardappelaaltje. Hiervoor werden weer de plastic-plaatjes met 6 series van 10 putjes, volgens blz. 127, gebruikt. De 5 herhalingen van elk gewas werden volgens het toeval verdeeld over de verschillende plaatjes; het geheel werd geplaatst in een vochtige kamer.
Periodiek werd het aantal uit elke cyste tevoorschijn gekomen larven geteld en werden de cysten overgeplaatst en voorzien van nieuw percolaat.
Na afloop van de proef werd ter contrôle op elke cyste een nabehandeling toegepast met aardappelwortel-secreet. De geteste gewassen en de uitkomsten van elk gewas zijn samengevat in tabel 33.

Uit tabel 33 blijkt, dat ook bij deze grote en doelmatig opgezette proef geen verschillen gevonden zijn tussen de onvatbare gewassen. In kolom 1 en kolom 2 blijkt een zeer betrouwbaar verschil tussen de geteste gewassen, zolang de aardappel meetelt: F = 16,6 respectievelijk 15,2 of, gecorrigeerd, 17,7 respectievelijk 17,0. Zodra de aardappel uitvalt, blijken er tussen de overige 26 objecten, waaronder de contrôle (leidingwater), geen betrouwbare verschillen meer aanwezig te zijn (F = 0,90 resp. 0,69). Dit wijst er op, dat geen van deze gewassen duidelijk méér invloed heeft gehad dan leidingwater zonder enig wortel-secreet. Bij no 27, Aardappel, en bij de nabehandeling met aardappelwortel-secreet blijken gemiddeld ongeveer 20 keer zoveel larven te voorschijn te komen als bij langdurige inwerking van de secreten der niet vatbare gewassen.
Dat bij *Sinapis alba* en andere *Crucijeren* evenveel larven naar buiten kwamen als bij de overige gewassen en bij leidingwater, wijst er op, dat een eventuele „remmende" werking van deze gewassen (zie blz. 101) in géén geval berust op een directe invloed op de larven, in overeenstemming met Ellenby's hypothese (64), dat *Crucijeren* een stof uitscheiden, die het aardappelwortel-secreet onwerkzaam maakt.

NABESCHOUWING EN CONCLUSIES

De wisselbouwproefvelden hebben een scherp inzicht gegeven in de practische betekenis van de vruchtwisseling zowel als in het mechanisme ervan ten aanzien van de aaltjes. Ook dit laatste blijkt nodig, gezien de afwijkende voorstellingen, die sommige auteurs (35*a*) ook nu nog geven.

Bij voortdurende aardappelverbouw op besmette grond blijft de besmettingsgraad stijgen, zolang nog goede of vrij goede gewassen worden verbouwd. Zodra de fatale

TABEL 33

Het aantal larven van het aardappelaaltje, dat uit 10 cysten werd geloosd onder invloed van wortelsecreten van verschillende onvatbare gewassen, in 1949

Elk getal is het gemiddelde van 5 gelijkwaardige series van 10 cysten

* = *betrouwbaar bij het 95 %-punt*

** = *betrouwbaar bij het 99 %-punt*

	1 Aantal uit de cysten gekomen larven na 34 dagen	2 Het totaal aantal uit de cysten gekomen larven na 80 dagen	3 Het aantal nagekomen larven na toevoeging van aardappelwortelsecreet
1. Biet (*Beta vulgaris*)	58	77	1229
2. Vlas (*Linum usitatissimum*) . .	77	94	1289
3. Ui (*Allium cepa*)	43	57	1068
4. Wortel (*Daucus carota*)	45	55	1391
5. Gele mosterd (*Sinapis alba*) . .	51 (31)	105 (44)	1405 (1268)
6. Koolzaad (*Brassica napus*) . .	52	66	1439
7. Stoppelknol (*Brassica rapa*) . .	54	69	1213
8. Spurrie (*Spergula arvensis*) . .	63 (70)	160 (89)	1083 (1155)
9. Winterrogge (*Secale cereale*) . .	54	67	1679
10. Wintertarwe (*Triticum vulgare*)	42	64	1388
11. Haver (*Avena sativa*)	64	73	1018
12. Zomergerst (*Hordeum distichum*)	47	61	1219
13. Maïs (*Zea mays*)	53	62	1340
14. Ruwbeemdgras (*Poa trivialis*) .	39	46	1263
15. Veldbeemdgras (*Poa pratensis*) .	43	63	1127
16. Struisgras (*Agrostis alba*) . . .	54	69	1445
17. Vossestaart (*Alopecurus pratensis*)	39	51	1320
18. Engels raaigras (*Lolium perenne*)	40	49	1312
19. Timothee (*Phleum pratense*) . .	48	74	1250
20. Rode klaver (*Trifolium pratense*)	60	80	913
21. Witte klaver (*Trifolium repens*) .	131 (58)	147 (74)	1048 (996)
22. Lucerne (*Medicago sativa*) . . .	27	37	1344
23. Groene erwt (*Pisum sativum*) . .	80	96	1154
24. Bruine boon (*Phaseolus vulgaris*)	49	69	1470
25. Wierboon (*Vicia faba*)	36	49	1189
26. Leidingwater	66	83	1658
27. Aardappel	1378	1405	297
F-waarde	16,6** (17,7**)	15,2** (17,0**)	2,56** (2,59**)
$\sigma_{\bar{x}}$	62,6 (60,9)	66,0 (62,6)	163,2 (161,2)
F (indien 27, Aardappel, vervalt) .	0,90	0,69	1,27
$\sigma_{\bar{x}}$ (indien 27, Aardappel, vervalt) .	13,9	18,3	161,5

Opmerking: Bij enkele getallen, en ook bij F en $\sigma_{\bar{x}}$, is tussen haakjes de gecorrigeerde waarde geplaatst, wanneer één van de vijf herhalingsseries van deze getallen vervalt.

De vervallen series waren namelijk alle in hetzelfde activeringsplaatje geplaatst en zijn vermoedelijk alle verontreinigd geworden met aardappelwortel-secreet, waardoor hun uitkomsten veel te hoog zijn geworden. Het resultaat wordt door deze correctie niet veranderd, alleen iets nauwkeuriger.

drempelwaarde bereikt is, ontstaan zieke gewassen en blijft de besmettingsgraad schommelen rondom hetzelfde niveau. Na een iets beter gewas vindt nog enige stijging van het aantal levende aaltjes, na een iets minder goed gewas weer enige daling plaats. De hoogte van deze drempelwaarde wordt bepaald door het milieu, dat de strijd tussen de plant en de parasiet beïnvloedt. Zij blijkt laag te zijn op het duinzandproefveld (tabel 29), iets hoger op het zavelgrondproefveld (tabel 27) en zeer hoog op het dalgrondproefveld (tabel 28), namelijk respectievelijk 10–15, 15–20 en 30–40 *levenskrachtige cysten* per 20 cc grond.

TABEL 34

Nog aanwezige aaltjes na 1 jaar en na 2 jaar wisselbouw, in procenten van het aantal vlak na het laatste aardappelgewas. Elk getal is het gemiddelde van een groot aantal bepalingen

lc = levenskrachtige cysten, l = larven

Aanduiding van het proefveld	Na 1 jaar wisselbouw, in %		Na 2 jaar wisselbouw, in %	
	lc	l	lc	l
1 (dalgrond)	33	26		
2 ,, ...	70	45		
3 ,, ...	33	20	17	12
4 ,, ...	75	37		
5 ,, ...	63	36		
6 ,, ...	28	24		
7 ,, ...	68	39		
8 ,, ...	50	27		
9 (zavelgrond)	50	87		
10 ,, ...	81	54		
11 ,, ...	56	63	56	56
12 ,, ...	50	86		
13 ,, ...	89	69		
14 ,, ...	55	46	64	49
15 ,, ...	29	37		
16 ,, ...	44	64		
17 ,, ...	49	26	30	10
18 ,, ...	65	47	35	12
19 ,, ...	88	70		
20 ,, ...	72	84		
21 ,, ...	44	21		
22 ,, ...	46	13		
23	44	42	45	26
24 ,, ...	53	68	45	25
25 ,, ...	64	57		
26 ,, ...	68	86		
27 ,, ...	45	72	28	26
28 ,, ...	42	63	25	19
29 ,, ...	55	41	29	9
30 ,, ...	65	25		
31 (zandgrond)	31	16		
32 ,, ...	55	20		
33 ,, ...	36	25		
34 ,, ...	42	33	23	8
35 ,, ...	75	34		
36 ,, ...	53	24	58	21
37 ,, ...	65	67	22	18
38 ,, ...	76	59	42	34
Gemiddeld	55	46	37	23

Bij verbouw van onvatbare gewassen blijkt er een voortdurende, maar vooral in de eerste jaren als regel zeer sterke daling van de besmettingsgraad plaats te vinden. Na 1 of 2 jaren onvatbare gewassen werd hier als regel een vrij goed aardappelgewas verbouwd, hoewel we in andere gevallen na 3 jaren rust nog misgewassen constateerden. In het buitenland wordt op grond van een jarenlange ervaring 3; 4 of 5 jaren onvatbare gewassen na elk aardappelgewas op besmet terrein noodzakelijk geacht om te groot risico te vermijden.

In elk geval blijkt het aantal aaltjes kleiner, de opbrengst beter en het risico voor misgewassen geringer te worden, naar mate de ruimte tussen twee aardappelgewassen langer wordt genomen.

Op elk aardappelgewas stijgt de besmettingsgraad weer sterk, als regel des te sterker naar mate het gewas beter is, zodat het ook bij ruime vruchtwisseling op besmet terrein riskant is om na een aardappelgewas wéér aardappelen te verbouwen.

Tabel 34 demonstreert het afstervingsproces van de aaltjes in het algemeen op zwaarbesmette percelen. Van alle percelen, waarvan we gedurende enige jaren de besmettingsgraad van de grond volgden, is weergegeven, hoeveel procent van de vlak na een aangetast aardappelgewas aanwezige aaltjes er na 1 jaar en na 2 jaar verbouw van onvatbare gewassen nog in de cysten aanwezig waren. Bij elk van deze cijfers is, ondanks de vele bepalingen die daaraan ten grondslag liggen, de kans op persoonlijke fouten groot, doordat de monsters genomen en onderzocht zijn op ver uiteengelegen tijdstippen en door verschillende personen, terwijl ook het verwerken tot procenten kans geeft op grote fouten. De gemiddelde uitkomst van de tabel geeft echter een duidelijk beeld van het afstervingsproces.

Het aantal *levenskrachtige cysten* blijkt gemiddeld gedurende het eerste jaar van 100 tot 55 % en gedurende het tweede jaar van 55 tot 37 % te zijn gedaald; het aantal *larven* respectievelijk van 100 tot 46 % en van 46 tot 23 %. Na twee jaren rust blijkt dus gemiddeld meer dan $^3/_4$ van de levende larven verdwenen te zijn, terwijl anderzijds bekend is dat op dergelijke zwaarbesmette percelen na 6–10 jaren rust nog enkele procenten levenskrachtige larven aanwezig zijn.

Dit wijst op een snelle afsterving gedurende de eerste jaren, die steeds langzamer gaat verlopen, d.w.z. op een biologische afstervingscurve, zoals we die kennen bij het verdwijnen van insecten-gradaties door de activiteit van natuurlijke vijanden.

De keuze van de onvatbare gewassen bij wisselbouw blijkt geen merkbare invloed op het uit de cysten komen van de larven, dus op dit afstervingsproces, te hebben. Dit is in overeenstemming met de ervaringen van de practijk in verschillende landen, doch staat tegenover de op blz. 101 genoemde literatuur-gegevens.

§ 5. DE INVLOED VAN DE BEMESTING EN DE BEWERKING

INLEIDING

Door verschillende onderzoekers (146, 158, 190, 193) is meegedeeld, dat op aardappelmoede grond bij bemesting met stalmest soms een goed aardappelgewas werd verkregen, terwijl bij bemesting met kunstmest ernstige ziekteverschijnselen optraden. Reinmuth (167) meldde een gunstige invloed van groenbemesting met honingklaver, Goffart (95, 100*a*) eveneens met honingklaver, lupine en mosterd. In het Engelse aardappel-district Yorkshire wordt zowel een juiste grondbewerking als een groenbemesting met rode klaver aanbevolen om de schade door aardappelmoeheid te beperken (160). Of deze maatregelen de aaltjes-populatie beïnvloeden, is niet nagegaan.

In een 12-tal veldproeven werd daarom sedert 1944 nagegaan, in hoeverre de bemesting en de grondbewerking als routine-maatregelen van de aardappelteler van invloed kunnen zijn op de ontwikkeling van het aardappelgewas, de aaltjesvermeerdering op dit gewas en het uitsterven van de aaltjes gedurende de verbouw van onvatbare gewassen. Daarbij werd het effect van organische bemesting (stalmest, compost, groene mest) vergeleken met kunstmestbemesting, terwijl op sommige proefvelden tevens een zorgvuldig uitgevoerde, speciale grondbewerking vergeleken werd met de normale grondbewerking. Op enkele van deze proefvelden werd „behandeld" vergeleken met „onbehandeld", waarbij de behandeling bestond uit een extra stalmest- of compostbemesting + tegelijkertijd een meer zorgvuldige grondbewerking. Welk aandeel de bemesting en welk aandeel de grondbewerking in een eventueel resultaat hebben gehad, is voor deze laatste proefvelden niet uit te maken.

TABEL 35

De invloed van verschillende grondbewerking en bemesting gedurende de jaren 1944 t/m 1948 op een aaltjes-populatie in zavelgrond. De grondbewerkings- en bemestingsstroken lagen dwars over banen met een verschillende vruchtwisseling heen. Uitgangspunt: gelijkmatige besmetting vóór het gewas 1944. Besmettingsgraad steeds per 20 cc grond

c = cysten lc = levenskrachtige cysten l = larven
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*
*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Behandelingen	Besmettingsgraad na 1944			Besmettingsgraad na 1945			Besmettingsgraad na 1946			Besmettingsgraad na 1947			Besmettingsgraad na 1948		
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
I															
Ondiepe grondbewerking + stalmest	30,6	9,3	209	28,9	8,8	168	28,7	7,6	387	36,4	9,5	770	33,7	8,5	476
Diepe grondbewerking + kunstmest	15,7	5,4	209	17,4	8,7	178	21,5	7,6	380	29,8	10,4	768	27,5	9,5	600
F-waarde	25,7**	10,6**	0,00	24,0**	0,00	0,18	8,6**	0,00	0,01	7,37**	1,57	0,00	7,07*	1,19	2,39
$\sigma \bar{x}$	2,11	0,87	28,3	1,67	0,78	17,5	1,73	0,67	47,8	1,72	0,54	54,1	1,73	0,67	57,0
II															
Ondiepe grondbewerking + stalmest	38,1	10,4	361	41,9	10,6	240	38,6	8,8	463	45,3	10,9	913	50,8	12,9	867
Diepe grondbewerking + kunstmest	21,7	8,8	353	18,6	7,9	175	23,9	9,9	504	36,8	14,1	1093	32,4	10,5	617
F-waarde	31,7**	1,5	0,01	51,6**	3,39	1,37	50,1**	0,82	0,30	13,30**	7,44**	5,87*	54,7**	5,17*	5,79*
$\sigma \bar{x}$	2,07	0,97	45,4	2,30	1,06	39,5	1,47	0,86	52,7	1,66	0,82	52,8	1,76	0,72	73,6

TABEL 36 *De invloed van een extra-bemesting van 25 en 50 ton compost per ha gedurende de jaren banen met een verschillende vruchtwisseling heen. Uitgangspunt: g*
c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l =

Bemestingen	Besmettingsgraad na 1944			Besmettingsgraad na 194		
	c	lc	l	c	lc	
25 ton compost/ha + kunstmest	Verloren gegaan			26,9	12,7	11
50 ton compost/ha + kunstmest				32,8	19,2	17
Kunstmest				25,5	14,2	11
F-waarde				4,14*	4,91*	4,
$\sigma_{\bar{x}}$				1,90	1,54	14

1

Op het op blz. 139 genoemde proefveld *Zavelgrond I* werden, dwars over de stroken met een verschillende vruchtwisseling heen, 2 behandelingen vergeleken, die vanaf 1944 elk jaar op dezelfde stroken toegepast werden, namelijk *Ondiep ploegen en ondergronden + stalmestbemesting* en *Diep ploegen + kunstmestbemesting.*
De invloed van de beide behandelingen op de aaltjes-populatie blijkt uit tabel 35.
Opvallend is, dat reeds na 1944, het eerste jaar dat de behandeling toegepast werd, en ook in alle volgende jaren, het aantal *cysten* bij de *Diepe grondbewerking + kunstmest* zeer betrouwbaar kleiner was dan bij de *Ondiepe grondbewerking + stalmest.* Dit is vrijwel zeker een gevolg van het verdelen van de aanwezige cysten door een dikkere laag tengevolge van de diepere grondbewerking. Bij het onderzoek van grondmonsters van de bovenste 20 cm van de bouwvoor (de diepe grondbewerking gaat 5–10 cm dieper) wordt dan een kleiner aantal cysten per 20 cc gevonden. Bij het aantal *levenskrachtige cysten* is dit verschil het eerste jaar ook zichtbaar, doch later niet meer, evenmin als bij het aantal *larven.* Dit is te verklaren, doordat de levende aaltjes op de met aardappelen beteelde veldjes, de zwaarbesmette dus, die het meeste bijdragen in de gemiddelde *levenskrachtige cysten-* en *larven*-concentratie, geregenereerd worden in de bovenste laag van de bouwvoor, waar de meeste wortels groeien. En aangezien de grondmonsters steeds genomen werden dadelijk ná het gewas en vóór een nieuwe grondbewerking, kunnen deze concentraties ondanks de verschillende grondbewerking ongeveer gelijk zijn. Het betrouwbaar grotere aantal *levenskrachtige cysten* en *larven* op de kunstmeststrook van blok II na 1947 kwam na een duidelijk beter aardappelgewas op deze strook dan op de met stalmest bemeste; het omgekeerde na 1948 kwam na een duidelijk zieker gewas. Deze betrouwbare verschillen in besmettingsgraad van de grond zullen dus ontstaan zijn als gevolg van verschillen in ontwikkeling van het aardappelgewas. In andere jaren traden geen duidelijke verschillen in ontwikkeling op.

De cijfers geven geen enkele aanwijzing voor een grotere afsterving van de aaltjes of een sneller verdwijnen van de lege cysten bij de als structuur-verbetering bedoelde *Ondiepe grondbewerking + stalmest.* In de jaren 1944 t/m 1948 zijn hier meer dan 130 ton stalmest per ha aangewend. Desondanks zijn de opbrengsten hier gemiddeld bijna even slecht geweest als op de onbehandelde veldjes, namelijk op blok I en II gemiddeld slechts 6 en 4 % hoger, terwijl de besmettingsgraad van de grond na deze 5-jarige behandeling eerder hoger dan lager was. Een zware organische bemesting heeft op dit proefveld dus noch de aaltjes kunnen verdrijven of terugdringen noch de schade kunnen verzachten.

2

Op het op blz. 143 genoemde proefveld *Dalgrond I* werden, weer dwars over de stroken

1949 op een aaltjes-populatie in dalgrond. De bemestingsstroken lagen dwars over tige b esmetting vóór het gewas 1944. Besmettingsgraad steeds per 20 cc grond
*= betrouwbaar bij het 95 %-punt **= betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Besmettingsgraad na 1946			Besmettingsgraad na 1947			Besmettingsgraad na 1948			Besmettingsgraad na 1949		
c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
48,4	15,7	711	57,7	11,0	704	49,2	8,5	564	60,1	12,9	552
46,4	17,5	816	40,5	7,6	432	46,7	9,8	583	53,1	12,4	493
37,4	13,9	810	32,4	6,3	385	39,4	9,2	524	50,1	12,3	484
2,49**	13,2**	1,67	81,72**	12,20**	7,14**	5,85*	1,57	0,38	3,11	0,14	1,09
1,65	0,49	57,2	2,02	0,97	91,3	2,09	0,51	48,2	3,64	1,14	45

met een verschillende vruchtwisseling heen, 3 wijzen van bemesting vergeleken, die vanaf 1944 elk jaar op dezelfde stroken toegepast werden, namelijk *25 ton compost/ha + kunstmest*, *50 ton compost/ha + kunstmest* en *Kunstmest*. De gebruikte compost was V.A.M.-compost of stadscompost van goede kwaliteit.
De grondbewerking was overal gelijk.
De resultaten van het jaarlijkse grondmonsteronderzoek zijn samengevat in tabel 36. De resultaten van najaar 1944, juist na de eerste behandeling, gingen door oorlogsomstandigheden verloren.

Eventueel aanwezige betrouwbare verschillen tussen de drie bemestingen wijzen hier steeds op een kleiner aantal *cysten* of een kleiner aantal *levenskrachtige cysten* en *larven* op de alleen met kunstmest bemeste strook. Dit is vrijwel zeker een gevolg van meer wortelvorming en dus meer vermeerderingskansen voor de aaltjes bij compostbemesting, hoewel de ontwikkeling van het aardappelgewas in geen van de jaren duidelijk beter is geweest dan op de alleen met kunstmest bemeste stroken. In 1949 was de knolopbrengst op de zwaar aangetaste veldjes met eenzijdige aardappelteelt bij de halve en de volledige compostbemesting zelfs 1,5 en 6 % lager dan bij de kunstmestbemesting; op de goed ontwikkelde veldjes met een ruime vruchtwisseling waren deze opbrengsten resp. 7,5 % en 15,5 % hoger dan bij de kunstmestbemesting.

Evenals bij de vorige proef blijkt, dat de zware organische bemestingen (± 150 respectievelijk ± 300 ton extra compost per ha van 1944 t/m 1949) de besmettingsgraad van de grond niet hebben gedrukt en de schade in het gewas niet hebben opgeheven of verzacht. Omgekeerd is zelfs de aanwijzing verkregen dat compostbemesting de aaltjesvermeerdering kan bevorderen zonder een beter aardappelgewas te hebben gegeven.

3

Op het op blz. 144 genoemde proefveld *Duinzandgrond 1* werden, weer vanaf 1944, 3 wijzen van bemesting vergeleken, die elk jaar op dezelfde veldjes toegepast werden, namelijk *Compost* (110 ton/ha + volledig kunstmest), *Stalmest* (75 ton/ha + volledig kunstmest), *Volledig kunstmest* (140 kg N + 140 kg P_2O_5 + 350 kg K_2O/ha). Elk van de drie bemestingen werd op 6 blokken van 1 are toegepast.
Alle jaren, met uitzondering van 1945, werden op alle veldjes aardappelen verbouwd, die alle jaren een misgewas gaven. De opbrengsten waren in de jaren 1944 en 1946 t/m 1949 achtereenvolgens bij de compostbemesting 92; 43; 52; 181 en 33 kg/are, bij de stalmestbemesting 149; 98; 140; 234 en 101 kg/are en bij de kunstmestbemesting 85; 52; ?; 148 en 59 kg/are.

De resultaten van het geregelde grondmonsteronderzoek blijken uit tabel 37. De jaren door is het aantal *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven* op de met kunstmest bemeste veldjes zeer betrouwbaar lager geweest dan op de organisch bemeste. Bij de stalmestbe-

TABEL 37

De invloed van drie verschillende bemestingen gedurende de jaren 1944 t/m 1949 op een aaltjespopulatie in duinzandgrond. Uitgangspunt: gelijkmatige besmetting vóór het gewas 1944

Besmettingsgraad steeds per 20 cc grond

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven

** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*

*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Bemestingen	Besmettingsgraden											
	Besmettingsgraad najaar 1944, na aardappelen			Besmettingsgraad najaar 1945, na wortelen			Idem, na het delven			Besmettingsgraad najaar 1946, na aardappelen		
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
Compost	18,9	11,3	1423	19,7	6,3	299	15,4	4,3	201	31,3	10,4	1066
Stalmest	19,2	11,2	1513	20,0	6,4	316	16,2	4,4	234	31,2	9,7	892
Kunstmest	16,6	9,3	1173	15,9	4,2	199	12,2	2,9	118	25,6	7,9	746
F-waarde	6,78**	7,84**	6,47**	21,5**	18,1**	10,5**	22,3**	12,0**	15,7**	27,1**	14,8**	11,54**
$\sigma \bar{x}$ . .	0,54	0,40	69,3	0,50	0,30	19,5	0,45	0,24	14,9	0,63	0,33	47,1

	Besmettingsgraad najaar 1946, na het delven			Besmettingsgraad najaar 1947, na aardappelen			Besmettingsgraad najaar 1948, na aardappelen			Besmettingsgraad najaar 1949, na aardappelen		
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
Compost	19,5	4,3	291	24,0	7,3	581	42,0	18,1	1710	50,8	16,2	855
Stalmest	18,4	3,6	229	21,8	6,6	595	37,9	13,8	1132	44,5	11,8	639
Kunstmest	15,9	2,9	176	17,9	4,8	342	30,6	12,8	1072	40,1	12,2	653
F-waarde	6,04**	10,56**	8,17**	7,6**	8,1**	7,3**	10,4**	11,3**	10,8**	13,7**	10,7**	8,7**
$\sigma \bar{x}$ . .	0,76	0,22	20,0	1,12	0,46	43,1	1,79	0,85	106,9	1,45	0,73	41,0

mesting is dit verschil ondanks duidelijk betere aardappelgewassen tenslotte verdwenen. Bij de compostbemesting is dit verschil steeds groter geworden, hoewel de aardappelgewassen gemiddeld niet beter ontwikkeld zijn geweest. Het gelijkmatig zieke gewas vóór het begin van de proef en de vele herhalingen bij de proef geven de waarborg, dat vóór de eerste behandeling geen systematische verschillen bestonden.

Bij voortzetting van de aardappelteelt op dit besmette duinzand-perceel is dus bij een zeer zware extra-bemesting met stalmest en compost (respectievelijk 450 en 660 ton/ha gedurende de jaren 1944 t/m 1949) een even zware aaltjesbesmetting gehandhaafd of een aanmerkelijk zwaardere besmetting opgebouwd dan bij bemesting met kunstmest. De gewassen aardappelen waren in alle jaren beter op de veldjes met stalmest, hoewel ook daar slechts misgewassen verbouwd konden worden.

Op een ander gedeelte van het onder 3 genoemde proefveld *Duinzandgrond 1* werden, eveneens gedurende de jaren 1944 t/m 1949, de onder 3 genoemde bemestingen vergeleken, waarbij nu na elk gewas aardappelen twee jaar onvatbare gewassen werden verbouwd.

Tabel 38 vermeldt de resultaten van het grondmonsteronderzoek. Na het eerste proefjaar blijken geen verschillen in besmettingsgraad aanwezig te zijn, na het tweede proefjaar ligt het aantal *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven* op de met kunstmest bemeste veldjes betrouwbaar lager dan op de organisch bemeste, misschien als gevolg van het omhoog spitten van meer ondergrond op de minder los gestapelde en dus dunnere bouw-

TABEL 38

De invloed van drie verschillende bemestingen gedurende de jaren 1944 t/m 1949 op een aaltjespopulatie in duinzandgrond. Uitgangspunt: gelijkmatige besmetting vóór het gewas 1944

Besmettingsgraad steeds per 20 cc grond

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven

** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*

*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Bemestingen	Besmettingsgraden											
	Besmettingsgraad najaar 1944, na onvatbare gewassen			Besmettingsgraad najaar 1945, na onvatbare gewassen			Idem, na het delven			Besmettingsgraad najaar 1946, na aardappelen		
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
Compost	16,7	4,2	161	9,7	2,3	87	10,1	2,5	102	19,2	7,9	990
Stalmest	17,4	4,8	223	11,1	2,5	119	10,7	2,6	121	19,2	7,9	924
Kunstmest	17,1	4,2	144	8,1	1,4	51	8,5	1,8	66	18,5	7,7	818
F-waarde	0,03	0,13	0,79	6,94**	8,59**	7,35**	2,67	3,90*	4,00*	0,08	0,05	1,32
$\sigma_{\bar{x}}$ . .	2,20	0,89	46,7	0,58	0,16	10,3	0,71	0,22	14,0	1,28	0,45	75,8

	Besmettingsgraad najaar 1946, na het delven			Besmettingsgraad najaar 1947, na onvatbare gewassen			Besmettingsgraad najaar 1948, na onvatbare gewassen			Besmettingsgraad najaar 1949, na aardappelen		
	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l	c	lc	l
Compost	9,3	3,1	440	8,8	1,8	112	8,2	2,0	107	17,3	8,0	402
Stalmest	9,0	2,8	355	6,9	1,4	93	6,6	1,6	67	16,9	6,1	298
Kunstmest	7,9	2,4	304	7,2	1,1	60	6,4	1,2	62	13,6	5,0	203
F-waarde	0,86	1,13	1,41	1,46	2,32	2,77	2,48	1,70	2,20	4,45*	5,54*	10,04**
$\sigma_{\bar{x}}$ . .	0,78	0,34	58,0	0,84	0,22	16,0	0,61	0,28	16,7	0,97	0,64	31,5

voor. De sterke daling van de aantallen cysten op het hele proefveld na 1945 vindt vermoedelijk zijn verklaring in een op alle veldjes in het voorjaar van 1945 uitgevoerde vrij diepe grondbewerking, waardoor de bovenlaag gemengd werd met minder zwaar besmette grond.

Van 1946 t/m 1948 zijn geen betrouwbare verschillen bij de verschillende bemestingen meer opgetreden, noch ten aanzien van de vermeerdering op het aardappelgewas 1946, noch ten aanzien van de afsterving der aaltjes en verdwijning der cysten, ondanks het handhaven van de verschillende bemesting in de jaren 1947 en 1948. Het aardappelgewas 1949 gaf een duidelijk sterkere aaltjesvermeerdering op de compost- en een iets sterkere aaltjesvermeerdering op de stalmestveldjes dan op de kunstmestveldjes. De knolopbrengsten waren in dezelfde volgorde 302 kg/are, 357 kg/are en 270 kg/are. Evenals bij de vorige proef heeft stalmest de grootste opbrengstvermeerdering en compost de grootste aaltjesvermeerdering gegeven.

Ook deze proef geeft dus geen enkele aanwijzing voor een snellere sanering van de grond bij een zeer zware extra-bemesting met compost of stalmest.

5

Op het proefveld *Zavelgrond 3* werden, gedurende de jaren 1944 t/m 1949, 4 verschillende bemestingen vergeleken, die elk jaar op dezelfde dwarsstroken toegepast werden, namelijk *Kunstmest*, *Kunstmest + kalk*, *Kunstmest + stalmest* en *Kunstmest + kalk + stalmest*.

Over al deze dwarsstroken heen werden tegelijkertijd 3 verschillende grondbewerkingen

TABEL 39 *De invloed van vier verschillende bemestingen en drie verschillende gr*

Besmettingsg

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = la

A. bemestingen

	Besmettingsgraad najaar 1944, na vlas			Besmettingsgraad najaar 1945, na zomergerst			Opbrengst aardappel-gewas in kg/are in 1946	Besmettingsgraad najaar 1946, na aardappelen		
	c	lc	l	c	lc	l		c	lc	
I.										
1. Kunstmest	31	5	90	25	3	50	220	30	8	2
2. Kunstmest + kalk . .	37	5	100	27	3	50	221	29	4	
3. Kunstmest + stalmest	30	5	140	23	2	20	221	24	3	
4. Kunstmest + kalk + stalmest	27	4	70	17	2	30	229	22	4	
F-waarde	4,15*	0,27	1,19	5,58**	4,82**	2,45		5,84**	3,50*	4
$\sigma \bar{x}$	2,0	0,9	27	1,9	0,4	9		1,6	1,2	33
II.										
1. Kunstmest	23	4	80	18	2	30	212	27	5	1
2. Kunstmest + kalk . .	28	5	110	25	3	40	212	27	5	1
3. Kunstmest + stalmest	27	6	150	21	2	30	212	22	3	
4. Kunstmest + kalk + stalmest	20	3	60	16	1	20	217	17	2	
F-waarde	2,97	3,47*	3,53*	4,91**	1,36	1,53		5,82**	4,20*	1
$\sigma \bar{x}$	2,1	0,7	20	1,7	0,5	8		1,9	0,7	23

B. Grondbewerkingen

I.										
Diep ploegen (22 cm) . .	24	3	50	19	2	30	226	19	4	
Ondiep ploegen (18 cm) .	32	6	150	24	2	30	224	24	4	
Ondiep ploegen + ondergronden (20 + 2 cm) .	38	5	90	26	3	40	220	36	7	2
F-waarde	15,9**	3,93*	5,04*	5,18*	0,50	0,60		38,3**	3,14*	7
$\sigma \bar{x}$	1,8	0,8	23	1,6	0,3	8		1,4	1,0	29
II										
Diep ploegen (22 cm) . .	29	5	120	25	3	40	219	24	3	
Ondiep ploegen (18 cm) .	28	5	120	20	2	20	215	23	4	
Ondiep ploegen + ondergronden (20 + 2 cm) .	16	4	70	15	2	20	205	23	5	1
F-waarde	16,2**	2,88	2,55	10,07**	3,64*	2,64		0,06	1,14	2
$\sigma \bar{x}$	1,8	0,6	17	1,5	0,5	7		1,7	0,6	20

vergeleken, die elk jaar op dezelfde lengtestrook toegepast werden, namelijk *Diep ploegen*, *Ondiep ploegen* en *Ondiep ploegen + ondergronden*.
De hele proef werd op hetzelfde perceel nog eens herhaald.

De resultaten van het grondmonsteronderzoek zijn vermeld in tabel 39 A en B, waarin tevens de opbrengsten van de aardappelgewassen zijn vermeld voor alle jaren, waarin aardappelen werden verbouwd.

De verschillende *bemestingen* hebben bij beide herhalingen van dit proefveld eerst verschillen veroorzaakt, die later weer verdwenen zijn. Na de eerste behandeling in het najaar van 1943 werd in 1944 vlas en in 1945 zomergerst verbouwd. De stroken *Kunst-*

werkingen gedurende de jaren 1944 t/m 1949, op een aaltjes-populatie in zavelgrond
:eds per 20 cc grond
*= betrouwbaar bij het 95 %-punt **= betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Opbrengst aardappel-gewas in kg/are in 1947	Besmettingsgraad najaar 1947, na aardappelen			Opbrengst aardappel-gewas in kg/are in 1948	Besmettingsgraad najaar 1948, na aardappelen			Opbrengst aardappel-gewas in kg/are in 1949	Besmettingsgraad najaar 1949, na aardappelen		
	c	lc	l		c	lc	l		c	lc	l
258	64	26	2630	106	64	26	1810				
285	63	21	2140	84	63	23	1570			Afgebroken	
308	49	19	1790	152	59	26	2010				
317	39	15	1710	137	51	21	1690				
	20,0**	10,2**	66,5**		14,6**	6,12**	3,05*				
	2,7	1,4	52		1,6	0,9	106				
283	47	19	1810	97	54	23	1590	129	56	14	621
238	49	20	1860	73	58	25	1630	112	58	13	608
279	37	12	1040	171	50	21	1670	171	56	14	693
307	24	9	890	196	41	18	1490	172	48	15	748
	18,5**	22,0**	14,4**		13,3**	7,16**	0,86		6,45**	0,56	1,40
	2,7	1,1	133		1,9	1,0	84		1,8	1,0	57
307	37	16	1520	124	48	21	1580				
294	56	21	2280	126	61	25	1910			Afgebroken	
276	67	24	2400	109	70	25	1810				
	42,9**	11,9**	113,0**		6,44**	8,13**	3,33**				
	2,3	1,2	45		1,4	0,8	92				
286	41	13	1250	140	47	19	1460	163	55	14	618
290	41	15	1340	142	52	23	1580	129	54	13	593
254	37	16	1620	122	53	23	1750	146	55	16	789
	0,92	4,49**	3,08*		2,86	8,34**	4,08**		0,06	4,14*	4,72*
	2,3	0,9	115		1,7	0,9	73		1,6	0,9	49

mest + stalmest en *Kunstmest + kalk + stalmest* waren bij de bemonstering najaar 1944 en najaar 1945 iets lichter besmet dan de andere stroken. Deze verschillen moeten een gevolg zijn van een verschil in besmettingsgraad vóór de aanvang van de proef en in geen geval van een verschil in afsterving van de aaltjes, aangezien vooral ook het aantal *cysten* verschilde. De monsters, die vóór 1944 werden genomen, gingen door oorlogsomstandigheden verloren. Opvallend is echter, dat de aardappelgewassen in 1946 en 1947 deze verschillen sterk vergrootten, terwijl de aardappelgewassen in 1948 en 1949 ze weer deden verdwijnen en zelfs omkeerden.
Bij een gelijke aardappelopbrengst in 1946 en bij een zelfs betere aardappelopbrengst in

1947 is de besmettingsgraad op de met stalmest bemeste stroken 3 en 4 bij beide herhalingen I en II duidelijk minder gestegen dan op de met kunstmest bemeste stroken 1 en 2. Dit zou verklaard kunnen worden uit een geringere wortel-massa van het aardappelgewas ondanks de betere opbrengst bij stalmestbemesting, hetgeen bij de relatief kleine verschillen van de bijna normaal ontwikkelde gewassen in 1946 en 1947 mogelijk kan zijn. Waarschijnlijker is echter, dat het kleinere aantal *larven* op de stalmeststroken, juist vóór het gewas 1946 respectievelijk 1947, de beperkende factor voor de vermeerdering is geweest en niét de ontwikkeling van het aardappelgewas. Een rekensom met de cijfers in tabel 39 leert, dat ook hierdoor de aanwezige verschillen in de besmettingsgraad najaar 1945 zich hebben moeten accentueren. Wanneer, in overeenstemming met blz. 29, ± 10 % van de larven het onder gunstige omstandigheden tot levenskrachtige cysten brengt en de aanwezige levenskrachtige cysten hierbij ten dele verdwijnen, dan zou theoretisch het aantal *levenskrachtige cysten* in de tabel van boven naar beneden geworden zijn bij *najaar 1946*: 5–8, 5–8, 2–4, 3–5 en 3–5, 4–7, 3–5, 2–3 en bij *najaar 1947*: 22–30, 8–12, 7–10, 7–11 en 11–16, 10–15, 5–8, 5–7. Deze cijfers zijn in vrij goede overeenstemming met de bij grondmonsteronderzoek gevonden cijfers en wijzen duidelijk in dezelfde richting; de afwijkingen kunnen zeker een gevolg van de normale techniek-fouten zijn, aangezien deze hier immers op elkaar gestapeld worden. Voor de aantallen *cysten* kan men eenzelfde berekening uitvoeren, alleen moet het percentage larven, dat het tot cyste brengt, weer volgens blz. 29, hoger geacht worden dan 10 %.
Najaar 1947 was de besmettingsgraad van de grond reeds weer zó groot geworden, dat bij het gewas 1948 niet meer het aantal aaltjes, doch de draagkracht van de plant de aaltjesvermeerdering beperkt moet hebben. Immers ± 2000 *larven* per 20 cc grond zou een vermeerdering van 200 *levenskrachtige cysten* per 20 cc of ± 500.000 per plant mogelijk maken, hetgeen de draagkracht van de plant ongeveer tien keer overschrijdt. De zo duidelijke verschillen op de verschillend bemeste stroken kunnen dus heel logisch worden verklaard als een gevolg van de geringe verschillen in besmettingsgraad in het najaar van 1945 en de accentuering van deze verschillen door de aardappelgewassen 1946 en 1947. Dat de aardappelgewassen in 1948 deze verschillen sterk verkleinden en in 1949 zelfs omkeerden, althans wat betreft de levende aaltjes, mocht worden verwacht als een gevolg van de relatief zeer veel betere ontwikkeling op de stalmeststroken, hoewel ook daar zeer slechte opbrengsten verkregen werden.
Dit proefveld geeft dus geen betrouwbare aanwijzing, dat stalmestbemesting en/of bekalking de afsterving van de aaltjes kan bevorderen of de vermeerdering kan remmen.

Ten aanzien van de *grondbewerking* geeft I vanaf de eerste behandeling een duidelijk kleiner aantal *cysten* op de diep bewerkte strook, hetgeen in volgende jaren ondanks beter ontwikkelde aardappelgewassen gehandhaafd blijft. Dit is, minder sprekend, eveneens het geval bij het aantal *levenskrachtige cysten* en *larven*.
Bij II is de diep bewerkte strook vermoedelijk oorspronkelijk het zwaarst besmet geweest. Na de eerste jaren is zij nog even zwaar, in latere jaren ondanks even goed of beter ontwikkelde aardappelgewassen, evenals bij I, lichter besmet dan de ondiep bewerkte stroken. Door het relatief veel betere aardappelgewas in 1949 verdwijnt dit verschil weer. Deze resultaten kunnen, als bij het op blz. 154 genoemde proefveld *Zavelgrond I*, geheel verklaard worden uit de menging van de cysten door een dikkere laag grond en uit de grotere aaltjesvermeerdering op relatief betere gewassen. De beste opbrengsten zijn gemiddeld verkregen bij de diepe grondbewerking.
Bij *alle drie* grondbewerkingen zijn echter bij voortgezette aardappelverbouw zeer hoge aaltjes-concentraties opgebouwd en zeer slechte knolopbrengsten verkregen.

6

Op een 7-tal besmette zavelgrondveldjes ter grootte van ½ tot enkele ares, genummerd

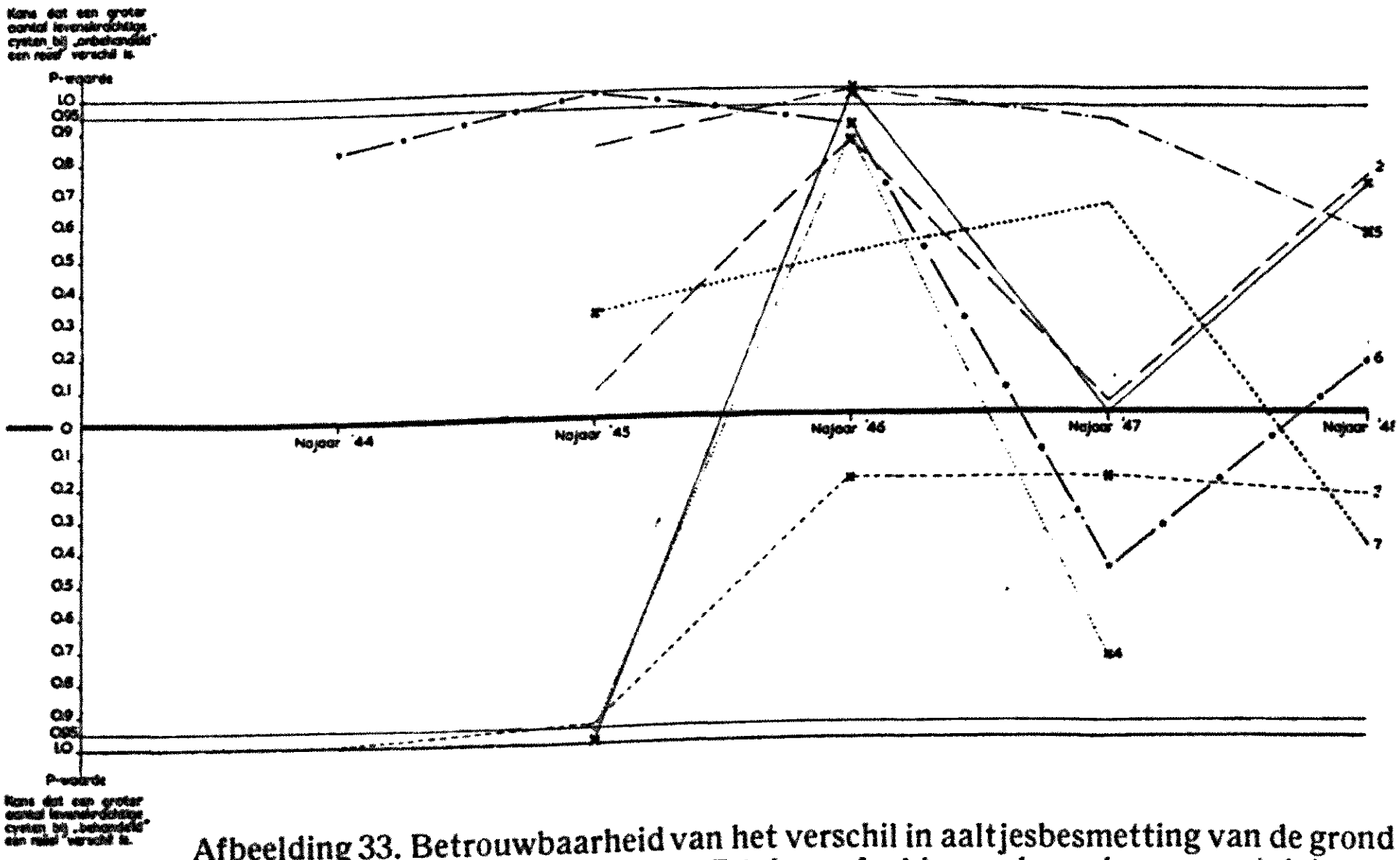
van 1 t/m 7, werd met ingang van najaar 1944 de ene helft „behandeld" (stalmest, groenbemesting, ondiep spitten), terwijl de andere helft „onbehandeld" bleef, d.w.z. op de normale wijze met kunstmest werd bemest en diep geploegd of diep gespit werd. De beide helften werden verder steeds op dezelfde wijze en met hetzelfde gewas beteeld. De besmettingsgraad najaar 1944, vóór de eerste behandeling, is slechts van no 3 en 6 bekend.

Na de eerste behandeling vertoonde het aardappelgewas op enkele van deze proefveldjes een duidelijk betere stand op de „behandelde" helft, b.v. bij no 1 en 4. Het jaar daarop was dit verschil echter verdwenen of zelfs omgekeerd.

Elk proefveld werd in vakjes van 10 m² verdeeld, terwijl elk najaar van elk der vakjes een grondmonster genomen werd. Het aantal monsters per proefveld per jaar varieerde van 6 tot 48. Van elk monster werden 2–6 bepalingen van 20 cc verricht, als regel door verschillende onderzoekers.

Voor elk van de proefveldjes is van elke bemonstering het verschil bepaald tussen het gemiddelde aantal *levenskrachtige cysten* van „behandeld" en „onbehandeld". In afbeelding 33 zijn de resultaten van alle 7 proefveldjes en alle jaren uitgezet. Hierbij is echter niet het *verschil* tussen de proefveld-helften, doch de *betrouwbaarheid* van deze verschillen weergegeven, namelijk de kans (P-waarde), dat een bepaald verschil reëel is en dus niet een gevolg is van onregelmatige verdeling van de aaltjes in de grond of toevalsschommelingen in de uitkomsten, berekend door middel van de t-test van Student. Elk verschil, wijzende op een groter aantal levenskrachtige cysten op „onbehandeld" is naar boven, elk verschil wijzende op een groter aantal levenskrachtige cysten op „behandeld" is naar beneden afgezet.

Voor elk proefveld zijn de uitgezette P-waarden van opeenvolgende jaren met elkaar verbonden, zodat elk van de gebroken lijnen voor een bepaald proefveld weergeeft: of „behandeld" dan wel „onbehandeld" het zwaarst besmet was na een bepaald seizoen, hoe betrouwbaar dit verschil was en hoe dit in de loop van de jaren is veranderd. De P-waarden van de bemonsteringen, welke vlak na een aardappelgewas vallen, zijn door een kruisje gekenmerkt.



Afbeelding 33. Betrouwbaarheid van het verschil in aaltjesbesmetting van de grond tussen „behandeld" en „onbehandeld" op een 7-tal proefvelden gedurende een aantal jaren.

Aangezien in de wiskunde P = 0,95 (het 95 %-punt) en hoger de norm is, waarbij de verschillen pas voldoende groot en voldoende betrouwbaar worden geacht om als reëel beschouwd te worden, wijzen slechts de punten buiten de beide lijnen P = 0,95 op betrouwbare verschillen.

Uit afbeelding 33 is het volgende te lezen.

Op no 1 blijkt in het najaar van 1945, dat, na een beter aardappelgewas, „behandeld" betrouwbaar zwaarder besmet is, hetgeen in het najaar van 1946, na een beter aardappelgewas op „onbehandeld", juist omgekeerd is. Sindsdien zijn geen betrouwbare verschillen meer opgetreden.

No 3 was in het najaar van 1944, en het najaar van 1945, na de verschillend diepe grondbewerkingen, op het ondieper bewerkte „behandeld" duidelijk zwaarder besmet, hetgeen later na de verbouw van aardappelen verdween, ondanks het iets betere aardappelgewas in 1946 en 1947 op „behandeld". Bij no 4 zien we hetzelfde.

Op no 5 werd, na het op beide helften ongeveer even goed ontwikkelde aardappelgewas 1946, in het najaar van 1946 een betrouwbaar zwaardere besmettingsgraad gevonden op het „onbehandelde" deel. De uitgangsbesmettingsgraad van dit „onbehandelde" deel moet echter vóór de proef ook reeds hoger zijn geweest. Betrouwbare verschillen traden na 1946 niet meer op.

Op de andere proefveldjes is ondanks de behandeling in geen enkel jaar een betrouwbaar verschil opgetreden.

Het stijgen van de lijnen van de 4 in 1946 met aardappelen beteelde proefveldjes bij de bemonstering najaar 1946 (zwaardere besmetting op „onbehandeld"), terwijl de gewassen in alle gevallen op beide objecten vrijwel gelijk ontwikkeld waren, zou er weer op kunnen wijzen, dat bij stalmestbemesting met een iets geringere wortel-massa een evengoed ontwikkeld gewas kan groeien, hetgeen dan gepaard kan gaan met een geringere aaltjesvermeerdering. De daling van de besmettingsgraad van al deze proefvelden het volgende jaar kan een gevolg zijn van de nadien uitgevoerde diepere grondbewerking op „onbehandeld". In 1948 werd deze diepe grondbewerking ook op de „behandelde" veldjes uitgevoerd, waarna werd bemonsterd, zodat dit verschil weer verdwijnt.

De conclusie is, dat met een 4-jarige „behandeling" met stalmest en goede bewerking geen duidelijk resultaat ten aanzien van de aaltjesbesmetting is bereikt. Najaar 1948 was op geen van de veldjes een betrouwbaar verschil aanwezig. Er werden weer aanwijzingen verkregen, dat stalmestbemesting een gewas soms kan redden, hoewel als gevolg daarvan de besmettingsgraad als regel zeer hoog opgevoerd wordt. Bij een even goed gewas lijkt de stalmestbemesting de aaltjesvermeerdering iets te drukken. Belangrijke verschillen, die het aardappelmoeheidsprobleem dichter bij een oplossing kunnen brengen, kwamen niet voor.

NABESCHOUWING EN CONCLUSIES

Uit de groot opgezette proeven, gesteund door een uitgebreid grondmonsteronderzoek, is gebleken, dat de thans ter beschikking staande organische meststoffen (stalmest, verschillende soorten compost, groenbemesting) en de verschillende wijzen van grondbewerking niet in staat zijn om de afsterving van de aaltjes en het verdwijnen van de cysten merkbaar te bespoedigen.

Er is geen sprake van, dat er door bemesting met stalmest, compost of groene mest op aardappelmoede grond een economisch rendabele aardappelverbouw gedreven kan worden bij handhaving van de eenzijdige teelt. Wel werd door deze organische bemestingen verschillende malen bij dezelfde bodembesmetting een beter aardappelgewas verbouwd, met als gevolg echter ook een sterke vermeerdering van de aaltjes. Dit betekent de ver-

schuiving van de fatale drempelwaarde van de bodembesmetting naar een hoger niveau en als regel slechts één misgewas minder van de reeks van misgewassen, die bij voortdurende eenzijdige aardappelteelt op besmet terrein volgen. Alleen bij het verbouwen van aardappelen op besmet terrein in een ruime wisselbouw, waarbij dus een hoge aaltjesconcentratie toch telkens wordt gedecimeerd voordat zij een aardappelgewas kan aantasten, blijkt vooral een stalmestbemesting het gewas dikwijls over de aantasting heen te kunnen helpen, waar anders misschien misgewassen zouden ontstaan.

De vermeerdering der aaltjes blijkt op zwaar besmette grond ongeveer evenwijdig te verlopen met de opbrengst van het aardappelgewas. Bijkomstige tendenzen, die op verschillende proefvelden tot uiting komen, zijn, dat compostbemesting bij dezelfde knolopbrengst *duidelijk meer* aaltjes en dat stalmestbemesting bij dezelfde knolopbrengst *iets minder* aaltjes aankweekt dan bij kunstmestbemesting, vermoedelijk doordat met een relatief iets groter respectievelijk iets kleiner wortelstelsel dezelfde ontwikkeling wordt bereikt.

Bovenstaande gegevens tonen dus aan, dat de bemesting en de bewerking van de grond geen oplossing kunnen geven voor het aardappelmoeheidsvraagstuk en dat men bij het zoeken naar een eventuele biologische bestrijding niet uit kan gaan van de ongedifferentieerde, in de practijk gebruikte organische meststoffen.

§6. HET GRONDMONSTERONDERZOEK OP AARDAPPELAALTJES

INLEIDING

De populatie-dichtheid in de grond, de grootte, de vorm en het drijfvermogen van de cysten maken het mogelijk om het aantal cysten van het aardappelaaltje, en daarna hun inhoud, door het onderzoeken van grondmonsters te bepalen. Hoewel vrij in de grond levende larven aan de bepaling ontsnappen, zijn er geen aanwijzingen, dat de uitkomsten van het grondmonsteronderzoek hierdoor onvoldoende representatief zouden worden, tenzij monsters worden genomen tijdens de groei van een aardappelgewas, op welk moment vele larven in de wortels en/of vrij in de grond aanwezig zullen zijn.
Bij grondmonsters, die genomen worden op het moment, dat geen vatbaar gewas wordt verbouwd, zal het aantal vrije larven vermoedelijk van geen betekenis zijn voor het beoordelen van het aaltjes-potentieel, temeer daar ze in elk geval vóór het volgende seizoen afgestorven zullen zijn. Het aardappelaaltje mist bovendien, in tegenstelling tot vele andere Heterodera's, een eierzak, waarin eieren gedeponeerd worden.
Het grondmonsteronderzoek kan de aanwezigheid van het aardappelaaltje aantonen tot een bepaalde minimum-concentratie en kan de grootte en samenstelling van de populatie bepalen, waardoor het geschikt is als middel ter bestudering, opsporing en bestrijding van de parasiet. Afhankelijk van de situatie en van de geprojecteerde bestrijdingsmaatregelen zal men in de verschillende landen de nadruk leggen op het onderzoek, op het opsporen en het geven van garanties voor de afzet van bepaalde landbouwproducten of op het geven van adviezen ten aanzien van de teelt van aardappelen en tomaten op besmette terreinen.

Eén blik in de literatuur over het grondmonsteronderzoek ter bepaling van Heterodera-populaties toont aan, dat er grondmonsters op het veld zijn genomen op zeer veel verschillende manieren en dat de wijze van onderzoek in het laboratorium even sterk varieert.

Reeds Baunacke (25) beschreef in 1922 het oproeren van grond in een bord met water en het stukdrukken van verzamelde cysten tussen 2 glasplaatjes als een methode, waarmee de boer zelf het besmet zijn van zijn bouwland met bietenaaltjes zou kunnen constateren en beoordelen. Het laboratorium-onderzoek voor het geven van adviezen werd

verricht aan 1 *l* grond, met behulp van enkele etage-zeven om de grond en de cysten zo goed mogelijk te scheiden.

Morgan (1925 (150)) schudde 20 cc grond op in een fles met een lange hals en goot het drijvend materiaal af op filtreer-papier, waarop de cysten werden geteld. Deze methode wordt thans nog gebruikt door de Advisory Entomologists (N.A.A.S.) te Yorkshire en Lincolnshire voor het geven van adviezen, zij het dat thans ook de gevuldheid der cysten wordt bepaald en dat 4 bepalingen aan 10 g respectievelijk 2 bepalingen aan 25 g grond van elk monster worden verricht. Een monster beslaat hierbij gemiddeld 10 acres en bestaat uit ± 50 steken met een grote boor, wegende in totaal ongeveer 2 kg.

Kemner (1929 (127)) roerde 100 cc grond op in een cylinder-glas met water. Het drijvende materiaal werd afgegoten en via een zevenstelsel op filtreer-papier gespoeld. De cysten werden op inhoud beoordeeld, door ze met naald en pincet onder een statief-loupe open te maken.

Fenwick (1940 (69)) ontwierp een apparaat, waarmee de cysten uit grotere hoeveelheden grond vrijwel quantitatief verzameld konden worden, zij het vermengd met lichte organische deeltjes van ongeveer dezelfde afmetingen. Door het laten bezinken van de cysten zijn ze later vrijwel zuiver te krijgen. Voor quantitatief onderzoek werd een bepaling aan $\frac{1}{2}$ pound = 227 g grond optimaal geacht, waarbij de verzamelde cysten in een speciaal bakje werden gerangschikt om met behulp van het binoculair te worden geteld. In Ulster wordt met behulp van deze Fenwick-kannen op vrij grote schaal, tot 12.000 monsters per jaar, qualitatief onderzoek uitgevoerd op het al of niet aanwezig zijn van het aardappelaaltje, als garantie voor de teelt van „Stock-Seed"-pootaardappelen. Per veld van 1 ha worden ± 50 steken genomen met een 5 cm wijde boor en op het veld gemengd, waarna 500 cc grond in een busje wordt ingezonden. Na drogen wordt 250 g afgewogen en door de kan gespoeld, waarna het verzamelde materiaal in een trechter wordt overgebracht, op filtreer-papier wordt opgevangen en onder het binoculair wordt beoordeeld.

Voor het bepalen van de cysten-inhoud werd door Fenwick de hypochloriet-methode ontwikkeld. De verzamelde cysten worden na 24 uur voorweken precies 4 uur behandeld met een zorgvuldig bereide en gestandaardiseerde, geregeld te verversen oplossing van calcium-hypochloriet. Bij juiste toepassing worden de wanden van de cysten en van de eieren juist opgelost, terwijl de vrijkomende larven intact blijven. De hierdoor ontstane larven-suspensie wordt met water aangevuld tot 500 cc en zorgvuldig gemengd, waarna met een druppeltoestel 10–40 even grote druppels opgevangen worden op een standaard-object-glas en afzonderlijk onder het microscoop op larven worden onderzocht. Indien men minstens 400 larven geteld heeft en indien verder alles precies volgens het voorschrift is geschied, kan men rekenen op een uitkomst, die tot op 10 % nauwkeurig is. Sinds kort blijkt deze methode ook in Engeland weer verlaten te zijn, omdat de resultaten sterk blijken te variëren met de toestand, waarin de cysten vóór het onderzoek hebben verkeerd. Bovendien zullen levenskrachtige eieren, waarin nog geen volgroeide larve ontstaan is, aan de bepaling ontsnappen.

Jones (1945 (125)), die zijn techniek fundeerde op een onderzoek naar het bietenaaltje, nam voor zijn proeven per 2 acre een monster, bestaande uit 50 steken met een 5 cm wijde boor ter diepte van 20 cm. Dit grote monster van ongeveer 5 kg werd in het laboratorium gezeefd, gemengd en gedroogd aan de lucht, waarna aan elk monster 10 bepalingen werden gedaan met 50 g luchtdroge grond. De cysten werden ongeveer volgens de methode van Morgan opgespoeld, verzameld op een vochtig object-glas, geteld en stukgedrukt met een tweede object-glas, waarbij het aantal „viable cysts" werd bepaald. Het aantal eieren en larven werd ongeveer als bij de methode van Fenwick bepaald door de larven onder het microscoop te tellen in 50 druppels, nadat de uitgedrukte eieren- en larven-massa via een druppeltoestel was gesuspendeerd en verdund. Bij deze opspoel-

methode zou ongeveer 30 % van de cysten aan de bepaling ontsnappen. Hij vond, dat levenskrachtige cysten en larven een ongeveer even goede maat waren voor het aaltjes-potentieel, hoewel juist bij deze normen beoordelingsfouten optraden bij het inschakelen van verschillende waarnemers.

Een moeilijkheid bij de werkwijzen van Fenwick en Jones is nog, dat gemengde besmettingen met verschillende cysten-vormende Heterodera's niet meer uiteengelegd kunnen worden, wanneer men de cysten van een monster „en masse" behandelt, ook niet al zou men de incidentele cysten van elkaar kunnen onderscheiden. Sinds 1942 zijn daarom Fenwick en Franklin begonnen om aan de hand van larve-metingen de Heterodera's te herkennen, hetgeen ook bij gemengde infecties eventueel aan de vorm van de frequentie-curven mogelijk kan zijn. Het voordeel van bovengenoemde werkwijzen, dat men de te onderzoeken monsters zonder bezwaar groot kan nemen, waardoor de betrouwbaarheid van de uitkomst stijgt, gaat echter door de omslachtige techniek ten dele weer verloren.

Het blijkt dus, dat een algemeen aanvaarde methodiek nog niet is gevonden. Gestreefd moet worden naar een eenvoudige, goedkope werkwijze, die een voldoend betrouwbare maat geeft van het in de grond aanwezige aaltjes-potentieel, onafhankelijk van de onderzoeker of van de omgeving, ook bij een gemengde besmetting met verschillende Heterodera's. Het zal bovendien steeds nodig zijn de techniek aan te passen bij het probleem, dat men er mee wil bestuderen.

DE MAATSTAVEN BIJ HET GRONDMONSTERONDERZOEK

Oudere onderzoekers gaven het aaltjes-potentieel dikwijls weer door het aantal cysten per bepaalde hoeveelheid grond. Bij twee monsters met hetzelfde aantal cysten kan het ene vrijwel alleen volle en het andere vrijwel alleen lege cysten bevatten, terwijl ook het gemiddelde volume van de cysten sterk kan variëren (zie blz. 22). Het aantal *levenskrachtige cysten* (= cysten met levenskrachtige eieren en larven = „viable cysts") is reeds een betere maat. Maar weer kan bij twee monsters met een gelijk aantal levenskrachtige cysten het ene meer levenskrachtige eieren en larven bevatten dan het andere. Het aantal *levenskrachtige eieren en larven* is dus weer een nauwkeuriger maat. Om tenslotte het aaltjes-potentieel exact weer te geven, zou men ook nog rekening moeten houden met verschillen in *agressiviteit*. Biologisch gezien stijgt de orde van nauwkeurigheid in de richting van de genoemde reeks. Daar echter in deze richting steeds meer handelingen verricht en daardoor foutenbronnen ingeschakeld worden, brengen technische fouten in deze richting de betrouwbaarheid van de bepaling weer omlaag.

Cysten

Het aantal cysten is de gemakkelijkst te bepalen maat. Door oproeren in water van het gevraagde grondmonster zijn de cysten gemakkelijk te zien, te verzamelen en te tellen.

Voor het quantitatief weergeven van het aaltjes-potentieel is deze maat slechts in enkele gevallen bruikbaar, namelijk bij jonge, juist opkomende populaties, en bij gebrek aan beter ook bij bemonstering tijdens de groei van een aardappelgewas, aangezien dan de andere normen, zoals levenskrachtige cysten en larven, door het groeiende gewas te sterk zijn beïnvloed.

Als regel is het aantal cysten als maat onbetrouwbaar, daar wel 10 tot bijna 100 % van de cysten uit lege doppen kan bestaan. Deze verteren weliswaar ook, doch er zijn aanwijzingen, dat ze een 8-tal jaren langer in de grond liggen dan de inhoud der cysten. In tabel 27 blijken in de strook *Nooit aardappelen* in het najaar 1944, dat is twee jaar na het laatste aardappelgewas, 17 lege + 6 levenskrachtige cysten per 20 cc grond aan-

wezig te zijn, terwijl er vier jaar later 10 lege + 2 levenskrachtige cysten waren. Van de 17 lege cysten zijn er dus in elk geval na vier jaar nog 6 over geweest. Bij de herhaling zijn er van 24 lege cysten na vier jaar in elk geval nog 10 over geweest.
In tabel 28 zijn er op de strook *Nooit aardappelen* twee jaar na het laatste aardappelgewas 9 lege + 12 levenskrachtige cysten en vier jaar later 16 lege + 1 levenskrachtige cyste aanwezig. Van de 9 oorspronkelijk aanwezige lege cysten waren er dus na vier jaar in elk geval nog 5 over.
De lege doppen waren dus na vier jaren ongeveer tot hun halve aantal teruggebracht en zouden wellicht na acht jaren tijd geheel zijn verdwenen.
Ook langs deductieve weg kan men tot dezelfde conclusie komen. Op den duur blijken concentraties van 10 en meer cysten per cm³ bouwvoor mogelijk te zijn (158, 160).
Hiervoor zijn minstens 10 aardappelgewassen nodig geweest, aangezien de vermeerdering per gewas zelfs bij zware aantasting gemiddeld niet meer dan 1 cyste per cm³ bouwvoor zal hebben bedragen (zie blz. 39). Daar de oudste cysten na twee aardappelgewassen wel leeg moeten zijn geweest (zie blz. 85), moeten deze minstens acht jaar als lege doppen in de grond hebben gelegen.

Voor qualitatief onderzoek naar het besmet of onbesmet zijn, is het aantal cysten of zelfs het aantonen van cysten voldoende. Wanneer men een terrein dan niet eerder ontsmet zou noemen, voordat al deze doppen zijn vergaan, heeft men een grote veiligheidsmarge.

Levenskrachtige cysten

Als levenskrachtige cysten worden beschouwd alle cysten, die één tot vele gezond uitziende, veerkrachtige, sterk licht-brekende eieren en larven bevatten. Stukgebroken, geknikte, donker gekleurde of aan elkaar gekleefde eieren en larven moeten als dood worden beschouwd. De beoordeling moet voor elke cyste afzonderlijk geschieden door stukdrukken onder het microscoop. Met behulp van een speciaal ontworpen drukglaasje (zie afbeelding 53) kan dit thans vlot geschieden, hetgeen een grote verbetering is van de oude methoden met een naald, tussen 2 object-glaasjes of tussen een dek- en een object-glaasje.

Het aantal levenskrachtige cysten is een zeer bruikbare maat gebleken voor het beoordelen van proefveldmonsters (125) en voor het geven van adviezen voor de teelt van vatbare gewassen op met Heterodera besmette grond (bietenaaltjesonderzoek van het Instituut voor Rationele Suikerproductie te Bergen op Zoom, aardappelaaltjesonderzoek van de National Agricultural Advisory Service in de Engelse aardappel-districten Yorkshire en Lincolnshire). Eventueel kan men trachten deze norm nog te verscherpen door de cysten op grond van hun gevuldheid een cijfer te geven en het totaal van deze cijfers als maat voor de besmettingsgraad te nemen.

Het bezwaar van bovengenoemde methode is, dat het levenskrachtig zijn met het oog moet worden beoordeeld aan nog niet uitgekomen eieren en aan in rusttoestand verkerende larven, waardoor men in twijfelgevallen afhankelijk is van het oordeel van de waarnemer. Hierbij kunnen grote „beoordelingsfouten" ontstaan, vooral bij monsters, waar men door een chemische of andere behandeling de aaltjes plotseling kan hebben gedood, zonder dat secundaire organismen nog de gelegenheid hebben gehad om omzettingen en verkleuringen in de dode larven te verwekken. Uit eigen waarneming is bekend, dat in gestoomde en in met sterke formaline doordrenkte grond de gedode larven in de cysten pas na enkele maanden zo duidelijk waren veranderd, dat dit bij massa-onderzoek door iedere waarnemer zonder bezwaar kon worden onderkend. In dergelijke gevallen zou misschien met succes een chemische „test of viability", bijvoorbeeld met jodium (33) of met een andere vitale kleurstof ingeschakeld kunnen worden, hetgeen bij gewoon routine-werk als regel te omslachtig is.

Bij populaties onder natuurlijke omstandigheden spelen deze twijfelgevallen niet een zo grote rol, dat daardoor deze maatstaf gevaarlijk zou worden, al kan onnauwkeurige waarneming hier toch een foute beoordeling veroorzaken. Het is daarom in elk geval bij proefveldonderzoek gewenst, dat van elk monster door verschillende waarnemers een bepaling wordt verricht. Dit kan de totale capaciteit zelfs ten goede komen, aangezien dan veel minder grond per bepaling genomen kan worden, zodat uiteindelijk zelfs met een onderzoek aan minder grond en dus minder cysten volstaan kan worden. Dit is vooral van belang, wanneer resultaten van op verschillende tijden uitgevoerde bemonsteringen vergeleken moeten worden, aangezien hierbij beoordelingsfouten door personeelswisseling of veranderd inzicht van dezelfde persoon als resultaten zouden worden gewaardeerd.

Levenskrachtige eieren en larven

Dit is de meest betrouwbare maat, die tot nu toe bereikt kan worden. De volgende methoden kunnen worden gevolgd.

1. De biologische methode van het uit de cysten lokken van de larven met wortelsecreten.

Voor massaal grondmonsteronderzoek, dat op elk moment moet kunnen geschieden, is deze methode onbruikbaar in verband met de omslachtigheid en langdurigheid van de bepaling en in verband met de variabiliteit door de invloed van de conditie der larven, door de invloed van het jaargetijde op het vrijkomen der larven en door de wisselvallige sterkte van het wortel-secreet.
Wanneer andere methoden falen, bijvoorbeeld bij proeven met ontsmettingsmiddelen, is zij echter zeer bruikbaar. Wanneer de „single cyst technique" toegepast wordt, wordt hierbij terloops ook het aantal levenskrachtige cysten bepaald.

2. Het maken van een suspensie van de inhoud van een groot aantal cysten en het tellen van de eieren en larven in een groot aantal druppels, volgens Fenwick of Jones.

Het vrijmaken van de larven door oplossen van de cyste-wand en de eischalen met chemische middelen, volgens Fenwick, blijkt nog te zeer onderhevig aan de invloed van de conditie der cysten, om betrouwbaar te kunnen zijn. Jones meldt als bezwaar van zijn methode het optreden van grote fouten bij het beoordelen van de eieren en larven, hetgeen op het oog moet geschieden. Beide methoden zijn ingewikkeld en eisen ervaren personeel.

3. Het stukdrukken van de verzamelde cysten onder het microscoop en het schatten van het aantal eieren en larven per cyste.

Fenwick passeerde deze methode met de motivering: „Methods based on the dissection of recovered cysts proved unduly tedious and time consuming". Met behulp van het drukglaasje van afbeelding 53 kan deze bepaling echter door iedereen vlot worden verricht, vooral wanneer de cysten met een penseel uit het water zijn genomen, dadelijk afzonderlijk op een object-glas zijn geplaatst en stukgedrukt worden voordat het water verdampt is. Overbodige handgrepen worden hierbij vermeden, terwijl de cysten de natuurlijke eenheden zijn, waarvan de naar buiten stromende larven-massa goed beoordeeld kan worden. Wel dienen de waarnemers geregeld „geijkt" te worden, om te voorkomen, dat men op een verkeerd niveau gaat schatten, terwijl evenals bij *levenskrachtige cysten* steeds gewaakt moet worden tegen het foutief beoordelen van de larven. Deze methode biedt echter grote voordelen: zij is eenvoudig, maakt het inschakelen van meer personen zonder bezwaar mogelijk, legt gemengde infecties gemakkelijk uiteen, geeft een individuele beoordeling van de natuurlijke eenheden en geeft tegelijkertijd *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven*, terwijl de capaciteit zeker niet geringer is dan van andere methoden.

Levenskrachtige eieren en larven, rekening houdende met hun agressiviteit

Het besmettings-potentieel moet in laatste instantie een maat zijn voor de hevigheid van de te verwachten aantasting, vooral waar het grondonderzoek uitgevoerd wordt voor het geven van adviezen. Hierbij speelt niet alleen het levenskrachtig-zijn van de aaltjes maar vooral ook hun reactie-snelheid en hun activiteit een rol.

Deze agressiviteit van de aaltjes zal slechts in een biologische test nagegaan kunnen worden en werd tot op heden nog nergens voor practische doeleinden bepaald. Hiervoor bestaan de volgende mogelijkheden.

1. Het bepalen van de snelheid, waarmee de larven de cysten verlaten bij stimulering in vitro met wortel-secreten van vatbare planten, evenals bij de reeds genoemde bepaling van het aantal levenskrachtige eieren en larven.

2. Het kweken van testplanten in besmette grond en het bepalen van het aantal binnengedrongen larven na een zekere tijd.

Deze fundamentele methode heeft echter nog te veel variabele en onbekende factoren om betrouwbare uitkomsten te kunnen geven en duurt te lang. Wel wordt zij gebruikt, indien alle andere methoden falen, bijvoorbeeld bij het stengelaaltje.

Voor het beoordelen van de agressiviteit zou men misschien a priori in de ouderdom en de gevuldheid van de cysten een aanwijzing kunnen vinden.

FUNDAMENTELE GEGEVENS

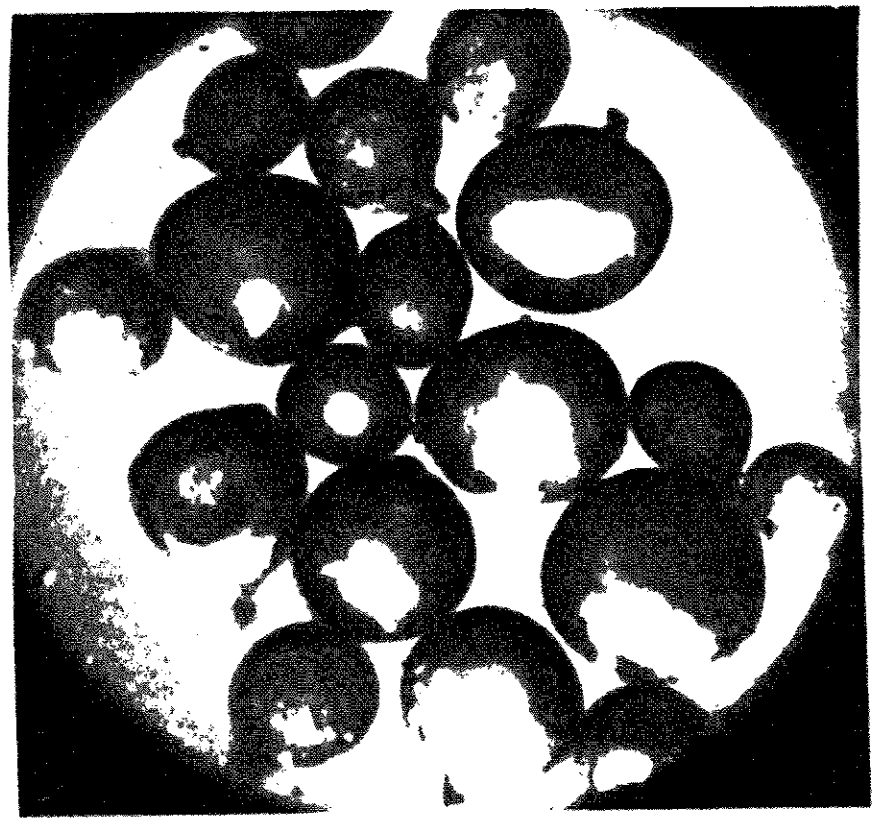
Het herkennen van de cysten van het aardappelaaltje bij grondmonsteronderzoek

Wollenweber (211) beschreef in 1923, hoe de cyste van het aardappelaaltje door haar afgerond lichaamsuiteinde duidelijk verschilde van de citroenvormige cysten met hun toegespitst lichaamsuiteinde van de andere toen bekende cysten-vormende Heterodera's.

Thorne (194) beschreef in 1928 de op tarwe in Saskatchewan levende *Heterodera punctata*, die ook cysten vormt met een afgerond lichaamsuiteinde, hoewel meer langwerpig van vorm dan het aardappelaaltje. Beide soorten zijn gekenmerkt door evenwijdige horizontale rijen van ragfijne stippen op de binnen- en buitenkant van de cyste-wand, hetgeen bij geen der andere cysten ooit geconstateerd is.

Franklin (85) onderscheidde in 1940 de Heterodera-cysten in twee macroscopisch en microscopisch goed te onderscheiden groepen: het *ronde* type, waartoe het aardappelaaltje en de door haar eveneens in Engeland (80) geconstateerde *H. punctata* behoorde en het *citroenvormige* type, waartoe alle andere tot nu toe bekende cysten-vormende Heterodera's behoren. Een gemakkelijk hanteerbaar verschilpunt tussen de beide soorten cysten met afgeronde lichaamsvorm is de meer ovoïde vorm en het aanwezig zijn van twee duidelijk zichtbare lichaamsopeningen bij *H. punctata*, tegen de bijna bolronde vorm en het aanwezig zijn van slechts één goed zichtbare lichaamsopening bij het aardappelaaltje (86).

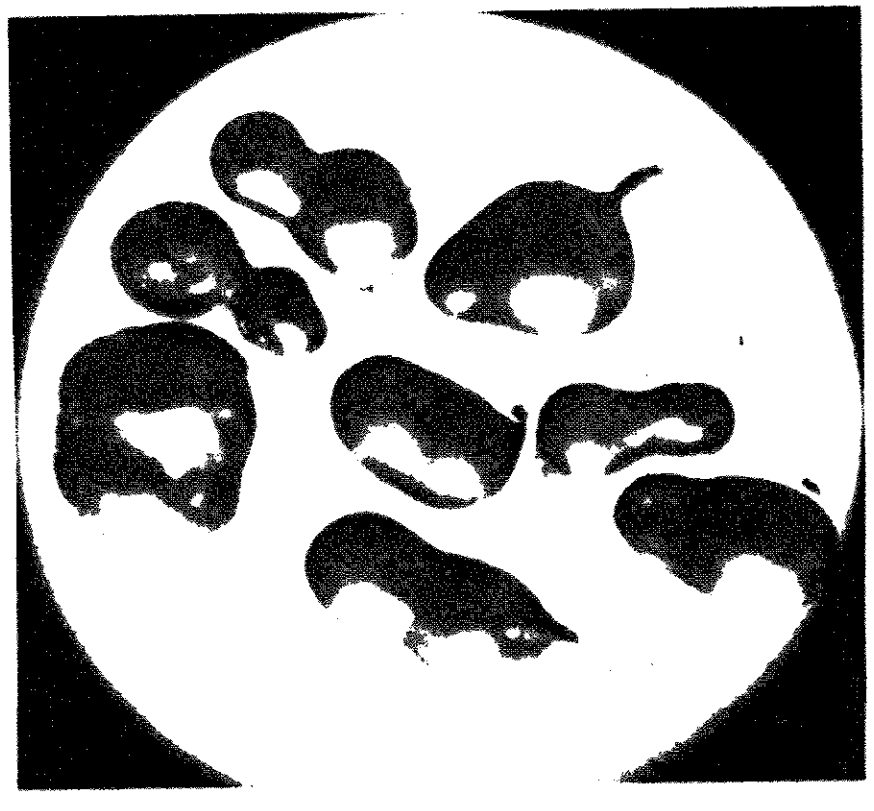
Bij het microscopiseren van een aantal cysten-populaties van aardappelmoede terreinen in Nederland werden geen populaties ontdekt, die door een afwijkende vorm niet dadelijk als aardappelaaltjes herkend zouden worden. Binnen verschillende populaties kwamen zeer sporadisch echter afwijkende vormen voor, zoals die in afbeelding 37 zijn weergegeven, namelijk ongeveer 1 op de 1000 cysten. Het zijn vermoedelijk aaltjes met een uitgezakte lichaamswand. Ze hebben de normale wandtekening en bevatten levenskrachtige larven. Deze misvormingen zijn niet erfelijk, aangezien de uit zo'n cyste gelokte larven bij onderlinge paring slechts normaal gevormde nakomelingen geven. Slechts bij zeer hoge uitzondering zou men in een monster één cyste kunnen aantreffen van een afwijkende lichaamsvorm, zodat een aardappelaaltjes-populatie, zelfs waar het één enkele cyste betreft, zo goed als nooit aan de diagnose behoeft te ontsnappen.



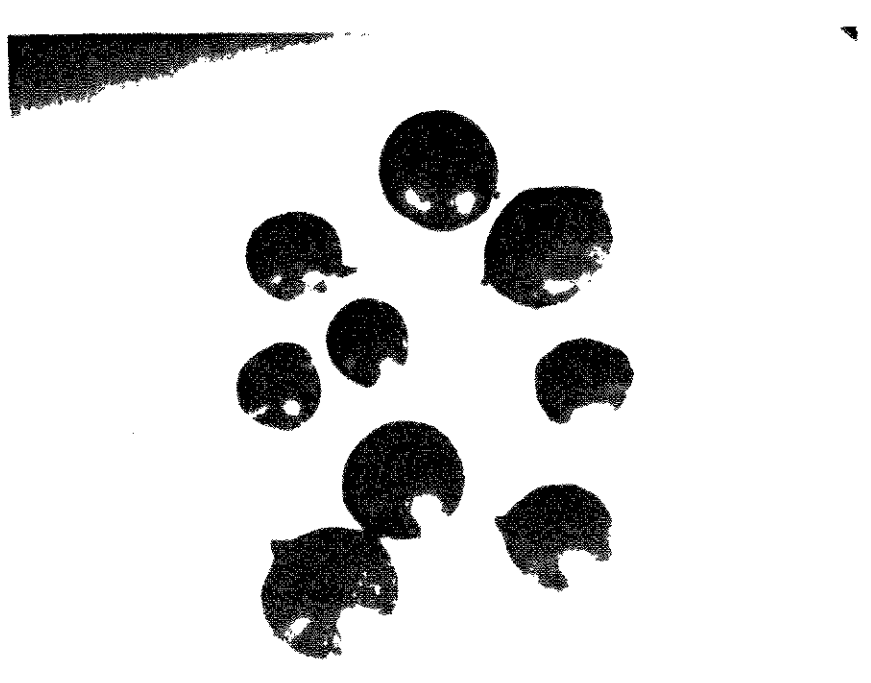
Afbeelding 34. Natuurlijke cysten-populatie van het aardappelaaltje, *Heterodera rostochiensis*. 7 × Vergr. ± 20 ×.

Afbeelding 35. Natuurlijke cysten-populatie van het grassenaaltje, *Heterodera punctata*. Vergr. ± 20 ×.

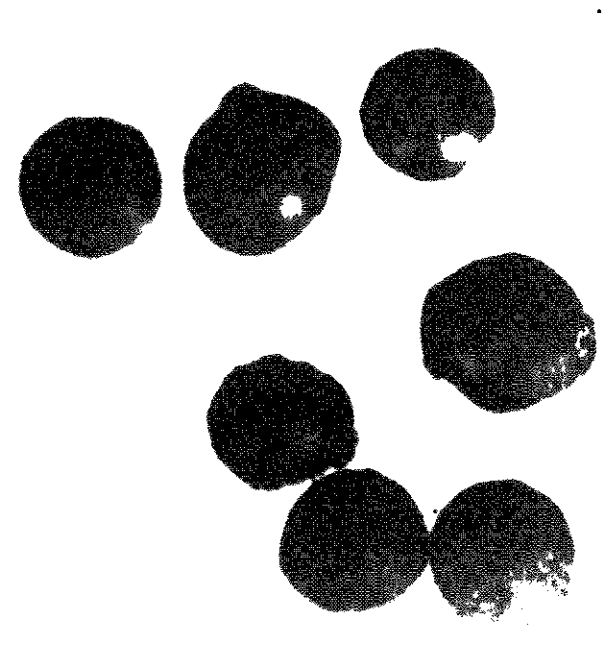
Afbeelding 36. Natuurlijke cysten-populatie van het erwtenaaltje, *Heterodera göttingiana*. Vergr. ± 20 ×.



Afbeelding 37. Sporadisch voorkomende, afwijkende vormen van het aardappelaaltje. Vergr. ± 20 ×.



Afbeelding 38. „Microcysten". Vergr. ± 20 ×.



Afbeelding 39. Op cysten van het aardappelaaltje gelijkende, roodbruine bolletjes van onbekende herkomst. Vergr. ± 20 ×.

Bij het onderzoek van ongeveer 200.000 grondmonsters, verspreid over Nederland genomen ten behoeve van het geven van garanties aan pootaardappelen en bloembollen, en voor opsporing van eventuele aardappelmoeheidshaarden, werden herhaaldelijk citroenvormige cysten van verschillende aaltjes gevonden, terwijl in diezelfde gebieden geen enkel aardappelaaltje of met aardappelaaltje te verwarren lichaampjes voorkwamen. *H. punctata*, die vrij algemeen voorkomt in oud grasland, blijkt op ons bouwland zeer sporadisch te zijn (1 : 30.000) en bovendien gemakkelijk te herkennen (vergelijk afbeelding 34, 35 en 36). De „microcysten" van Triffitt (205*a*) komen hier en daar voor, doch geven geen moeilijkheden voor een goed geïnstrueerde waarnemer (afbeelding 38), evenmin als de in afbeelding 39 weergegeven, sporadisch optredende roodbruine bolletjes ter grootte van een cyste, echter steeds zonder hals en steeds zonder inhoud. De door Steiner (188) vermelde cyste-vorm op *Polygonum*-species, die in Amerika voorkomt en bij oppervlakkige waarneming op het aardappelaaltje moet lijken, komt in Nederland vrijwel zeker niet voor. Van belang is, dat in geen der populaties citroenvormige cysten, waaronder bietenaaltjes, haveraaltjes, klaveraaltjes, erwtenaaltjes en dauwnetelaaltjes, vormen aangetroffen werden met een afgeronde lichaamsvorm zoals bij het aardappelaaltje. De door sommige onderzoekers vermelde en ook in het handboek van Filipjev en Schuurmans Stekhoven genoemde „ronde" vormen van *H. galeopsidis*, *H. cacti* en *H. humuli* zullen vrijwel zeker alle als citroenvorm te herkennen zijn geweest bij nauwkeurig en van alle kanten bekijken van de cysten onder het binoculair. De door Adam (1, 77) getekende en ook in bovengenoemd handboek afgebeelde „ronde" cysten van *H. cacti* zijn bijvoorbeeld alle cysten, waarvan niet de caudale verheffing doch de hals ontbreekt of juist niet te zien is. Ook het microscopiseren van enkele duizenden cysten van 5 populaties van het bietenaaltje, het haveraaltje en het klaveraaltje bracht geen ronde vormen naar voren.

Het blijkt dus mogelijk om een uit een grondmonster gewonnen cyste van het aardappelaaltje zonder meer als zodanig te herkennen. Vooral de typische hals en de wandtekening (en bij stukdrukken de cyste-inhoud) wijzen onmiskenbaar op Heterodera-cysten. De afgeronde cyste-vorm sluit alle citroenvormige cysten zonder meer uit, terwijl de bolvorm van de cysten en, in een twijfelgeval, het aanwezig zijn van slechts één duidelijke terminale lichaamsopening *H. punctata* uitsluit. Wanneer men één ronde cyste met één terminale lichaamsopening vindt, menen we deze zonder enige twijfel als aardappelaaltje te mogen beschouwen. Dit is voor het aardappelaaltje in tegenstelling met Filipjev en Schuurmans Stekhoven (77), die over de cyste-vorm als kenmerk van Heterodera's in het algemeen zeggen dat „to be sure one should examine a large number of cysts". Bij navraag bleek, dat deze uitspraak niet op eigen waarneming berustte, doch op generalisatie van de opmerkingen van andere auteurs. Opgemerkt zij, dat het voorkomen van één cyste van het aardappelaaltje van een bovendien afwijkende vorm een zeer grote zeldzaamheid moet zijn. Een afwijkende cyste komt slechts 1 op de 1000 voor, terwijl slechts in ongeveer 1 % van de besmette percelen één enkele cyste voor zal kunnen komen (aangezien immers de besmetting per monster van 200 cc kan variëren van één tot enkele honderden cysten). Wanneer men bovendien 1 % besmette percelen aanneemt, dan zou misschien $^1/_{1000} \times {}^1/_{100} \times {}^1/_{100} = 1$ op de 10.000.000 grondmonsters één afwijkend gevormde cyste van het aardappelaaltje bevatten, welke als zodanig over het hoofd gezien zou kunnen worden.

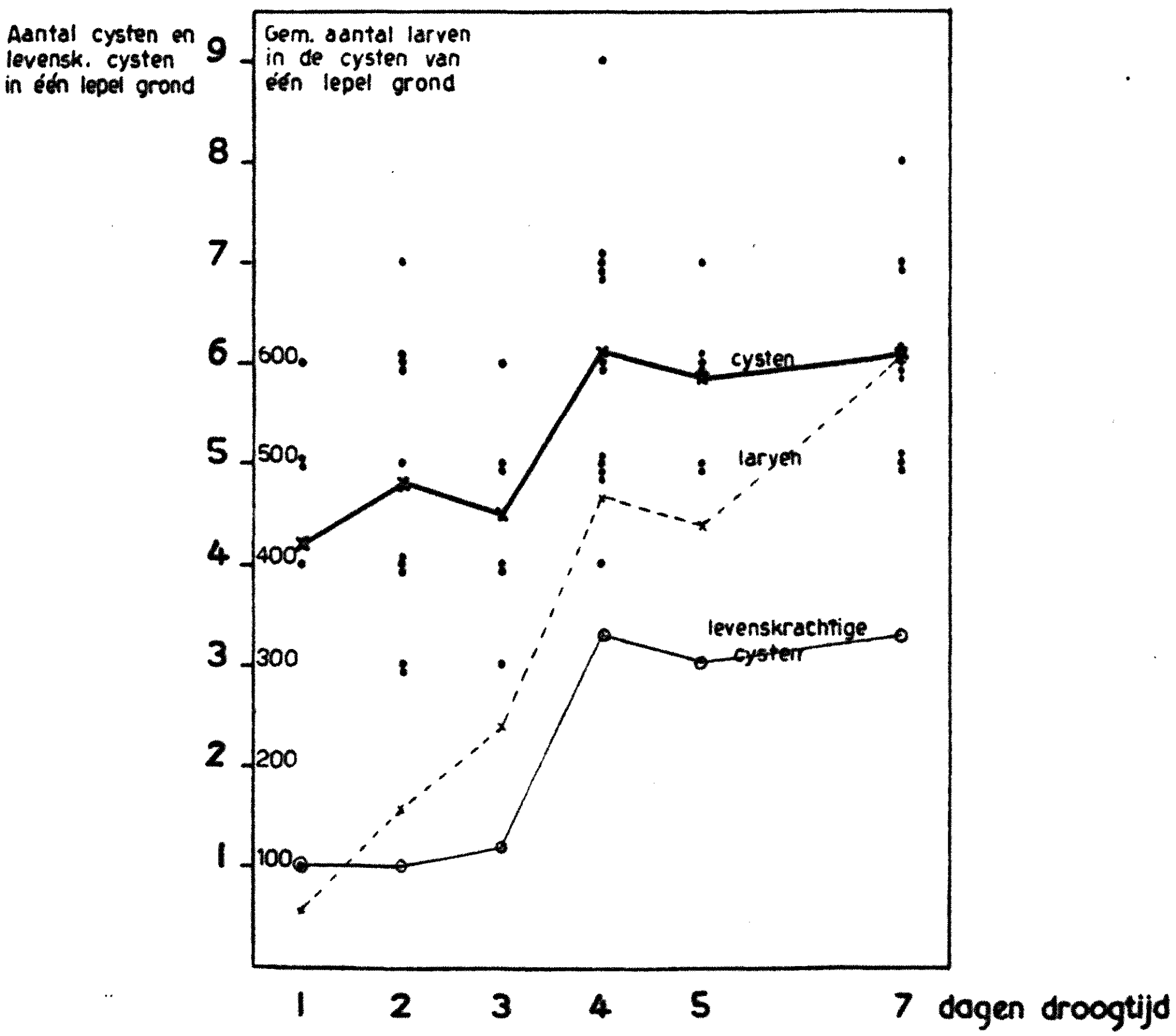
Dus 1 op 10.000.000 keren zou een besmet monster fundamenteel over het hoofd gezien moeten worden, terwijl het besmet noemen bij afwezigheid van aardappelaaltjes, voor zover we thans weten, niet voor behoeft te komen. Diagnostisch kan het beoordelen van een grondmonster op aanwezigheid van het aardappelaaltje dus met 100 % zekerheid gebeuren.

Het drogen van grondmonsters in verband met het drijfvermogen van de cysten

Baunacke (25) verzamelde in 1922 reeds Heterodera-cysten uit een grondmonster door de grond in water op te roeren en het drijvende materiaal af te romen. Velen na hem constateerden, dat volgroeide, bruine cysten in water kunnen drijven en zij hebben hiervan gebruik gemaakt bij het verzamelen ervan en het onderzoek van grondmonsters. In hoeverre de grond hierbij gedroogd moet worden en in hoeverre de cysten hierbij quantitatief uit de grond verzameld kunnen worden, is nog slechts onvolledig nagegaan.

Het is bekend, dat onvolgroeide, nog wit- en geelgekleurde cysten vrijwel zonder uitzondering in water zinken. Ontijdig van de wortels geschudde exemplaren blijven maandenlang deze neiging tot zinken vertonen, ook al is de cyste-wand ondertussen bruin verkleurd en al worden ze gedroogd. Ze bevatten dan als regel slechts enkele levenskrachtige eieren of larven. Op natuurlijke wijze volgroeide cysten zijn echter grotendeels gevuld met eieren en larven, waarnaast een luchtholte overblijft. Deze „rijpe", bruine cysten zullen, wanneer zij uit luchtdroge grond worden verzameld en de holte in de cyste dientengevolge met lucht en niet met water is gevuld, vrijwel quan-

Gem. aantal	cysten	4.2	4.8	4.5	6.1	5.8	6.1
	levensk. c.	1	1	1.2	3.3	3	3.3
	larven	56	153	242	465	438	602
Aantal bepalingen		5	10	6	12	6	11



Afbeelding 40.

titatief drijven. Na enkele uren gaan zij zinken, doordat de luchtholte geleidelijk aan gevuld raakt met water.
Bij het onderzoeken van grondmonsters van besmette proefvelden met spoel-apparaten, waarbij door een opwaartse stroom ook zinkende cysten verzameld worden, werden slechts zelden cysten op de bodem van de bij het beoordelen gebruikte kommen ontdekt, tenzij deze monsters genomen waren tijdens de groei van een aardappelgewas.
Indien in een na het groei-seizoen genomen grondmonster toch een zinkende cyste gevonden werd, dan was dat steeds een gescheurde, lege dop of een geparasiteerde cyste, die geheel gevuld was met een samengekleefde, dode eier-massa of met schimmelweefsel. Er is dus geen aanleiding om hieraan aandacht te schenken, zolang het monster genomen is ná het aardappelgewas. Bij bemonstering tijdens de groei van een aangetast aardappelgewas of bij onrijp rooien van het gewas zal een deel van de cysten in het grondmonster aan de bepaling kunnen ontsnappen. Dit betreft dan echter steeds de onvolgroeide cysten met weinig larven.

Het verzamelen van cysten uit vochtige grond is door Fenwick (69) nagegaan. Uit zeer natte grond kon slechts een klein percentage, bij 10–20 % water kon 40–70 % en bij 5–10 % water kon ongeveer 70 % van het aantal cysten uit luchtdroge grond door drijven verzameld worden.
Bij een eigen proef werd een hoeveelheid vochtige, besmette duinzandgrond aan de lucht te drogen gezet, totdat het, na 11 dagen, luchtdroog was. Tijdens het drogen werden dagelijks een aantal mengmonstertjes van 10 cc in water gebracht en opgeroerd, waarna de drijvende cysten verzameld en op inhoud beoordeeld werden. De resultaten zijn in afbeelding 40 samengevat. Het aantal drijvende cysten blijkt door het drogen van de grond met ongeveer 50 % te stijgen. Bij vochtige grond blijken de levenskrachtige cysten met grote aantallen larven niet te drijven en dus niet te worden gevonden.

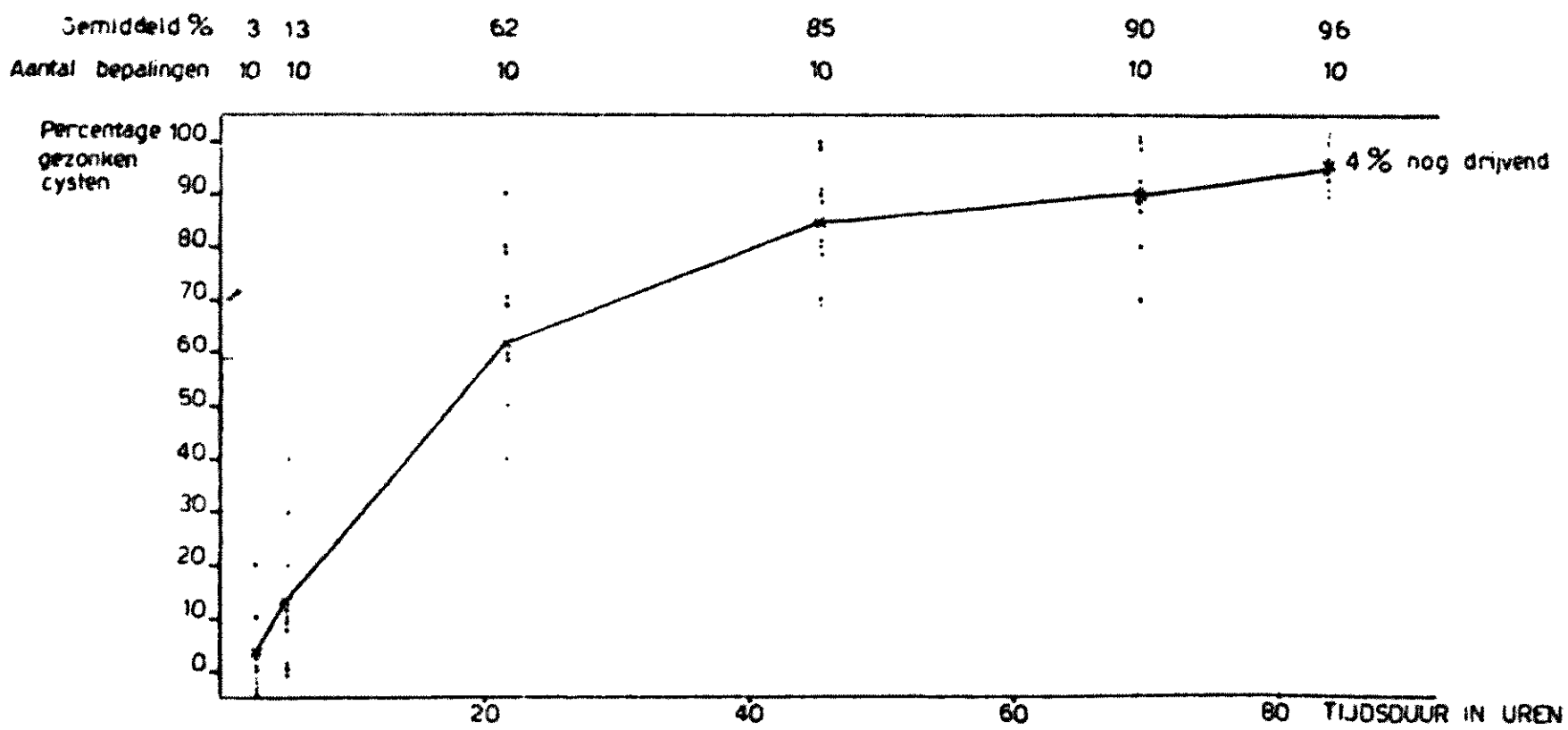
Ook onderstaande proeven verschaffen gegevens over bezinkingssnelheid en drijfvermogen van de cysten van het aardappelaaltje.

a) 10 reageer-buizen werden elk voorzien van 10 uit droge grond verzamelde, drijvende cysten. Periodiek werd, na krachtig schudden van de buizen, nagegaan hoeveel cysten er nog dreven, terwijl telkens de inhoud der gezonken cysten werd bepaald. De resultaten zijn in de afbeelding 41 A samengevat. Afbeelding 41 B geeft de resultaten van een herhaling van de proef. Het blijkt, dat de eerste cysten binnen enkele uren gezonken waren, dat binnen een etmaal de helft was gezonken, terwijl de rest geleidelijk volgde in nog eens twee etmalen. Goedgevulde cysten zonken gemiddeld het eerst.

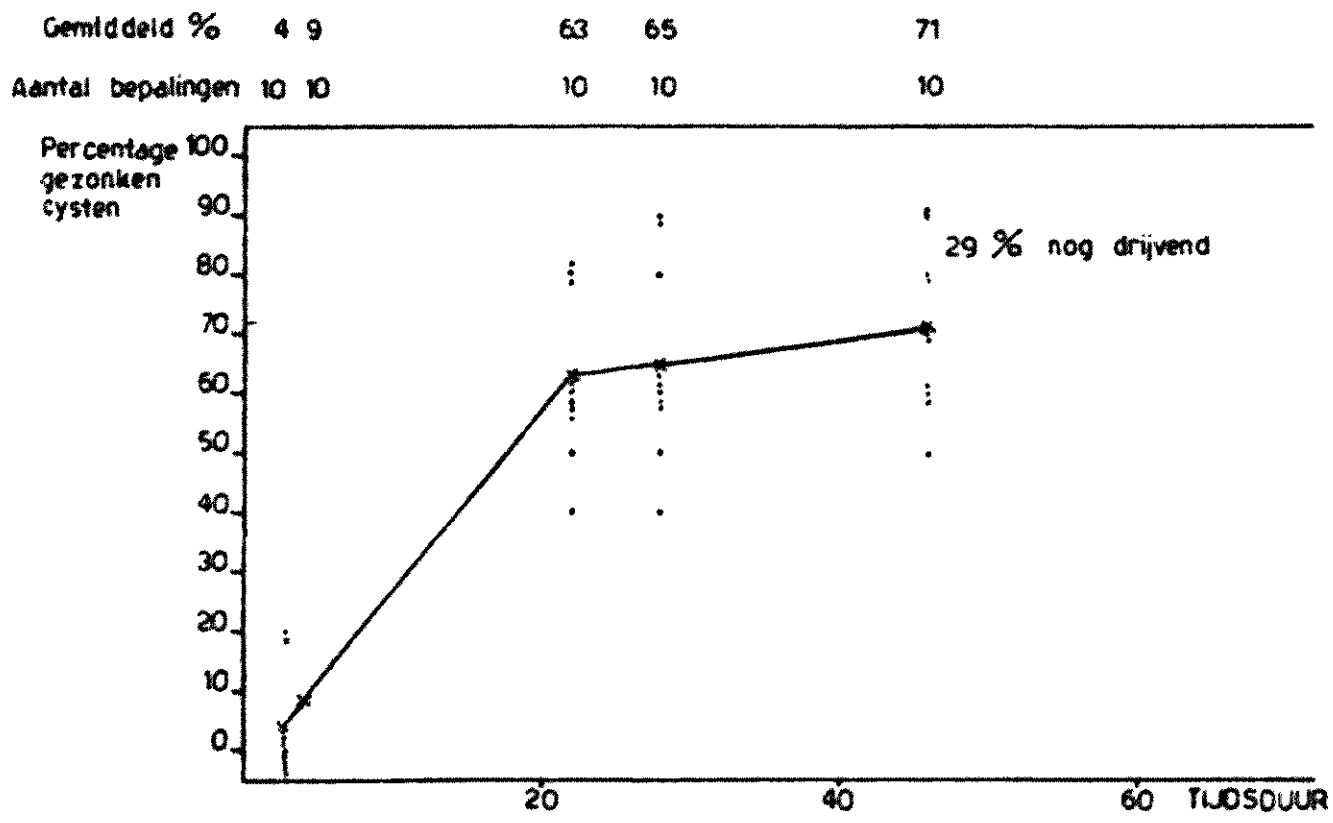
b) Bij een tweede proef werd van 100 uit droge grond opgespoelde cysten nagegaan het na enige tijd zinken in een reageer-buis met water en het weer drijven na enige tijd drogen op filtreer-papier bij kamer-temperatuur. De proef geschiedde in duplo. In afbeelding 41 C is voor elk van de herhalingen het verband tussen de tijd en het percentage in water gezonken cysten uitgezet. Het resultaat is bij benadering gelijk aan dat van de vorige proef. Van de in water gezonken cysten bleek ongeveer 90 % binnen 2 uur drogen aan de lucht zijn drijfvermogen herkregen te hebben. Goedgevulde cysten, die het snelst zinken, krijgen ook het snelst hun drijfvermogen terug. Lege cysten blijken als regel het langst te blijven drijven, tenzij ze gescheurd zijn; zijn ze eenmaal gezonken, dan krijgen ze hun drijfvermogen niet spoedig terug.

c) Bij een door 10 personen tegelijkertijd uitgevoerde proef werden gezonken cysten onder een bureau-lamp te drogen gelegd. Binnen 5 minuten hadden 5 cysten alle hun drijfvermogen teruggekregen, hetgeen in water eerst na vele uren weer verloren ging.

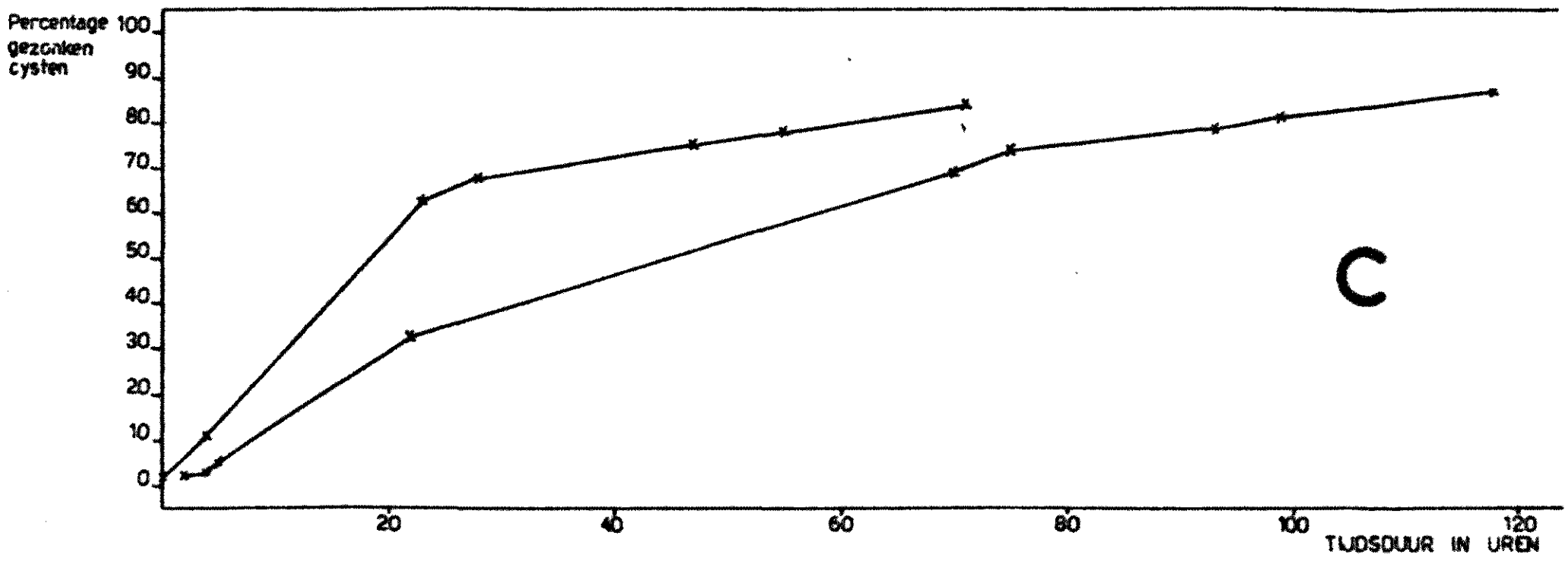
Het blijkt dus, dat drijvende cysten na enkele uren beginnen te zinken en na enkele dagen vrijwel alle gezonken zijn; omgekeerd dat gezonken cysten na enkele minuten sterk en na enkele uren matig drogen hun drijfvermogen terug hebben gekregen. Goedgevulde cysten zinken het eerst en herwinnen ook het snelst hun drijfvermogen, vermoedelijk



A



B



C

Afbeelding 41. Het verband tussen de tijd en het percentage in water gezonken cysten.

als gevolg van hun kleine luchtholte. Grondmonsteronderzoek moet dus aan droge grond geschieden, doch verwacht mag worden, dat luchtdroog voldoende zal zijn. Tevens blijkt, dat men een in water gebracht monster wel een uur, doch geen dag kan laten staan, zonder het resultaat van het onderzoek in gevaar te brengen.

d) Door drijfnatte grond werden 30 kleine fijnmazige kaasdoek-zakjes, elk met 20 cysten, gemengd. Alle cysten waren te voren in water bezonken. De grond werd geleidelijk, in de loop van enkele weken, gedroogd. Zijn vochtigheid werd af en toe bepaald, terwijl op hetzelfde moment telkens van 2 of 3 zakjes werd bepaald, hoeveel procent van de cysten uit elk van de zakjes reeds weer in water bleef drijven.

Deze proef werd tegelijkertijd uitgevoerd met zavelgrond, met duinzand en met dalgrond. Aangezien bij dalgrond I het aantal zakjes met cysten ontoereikend was, werd deze proef herhaald met andere, minder natte grond (dalgrond II).

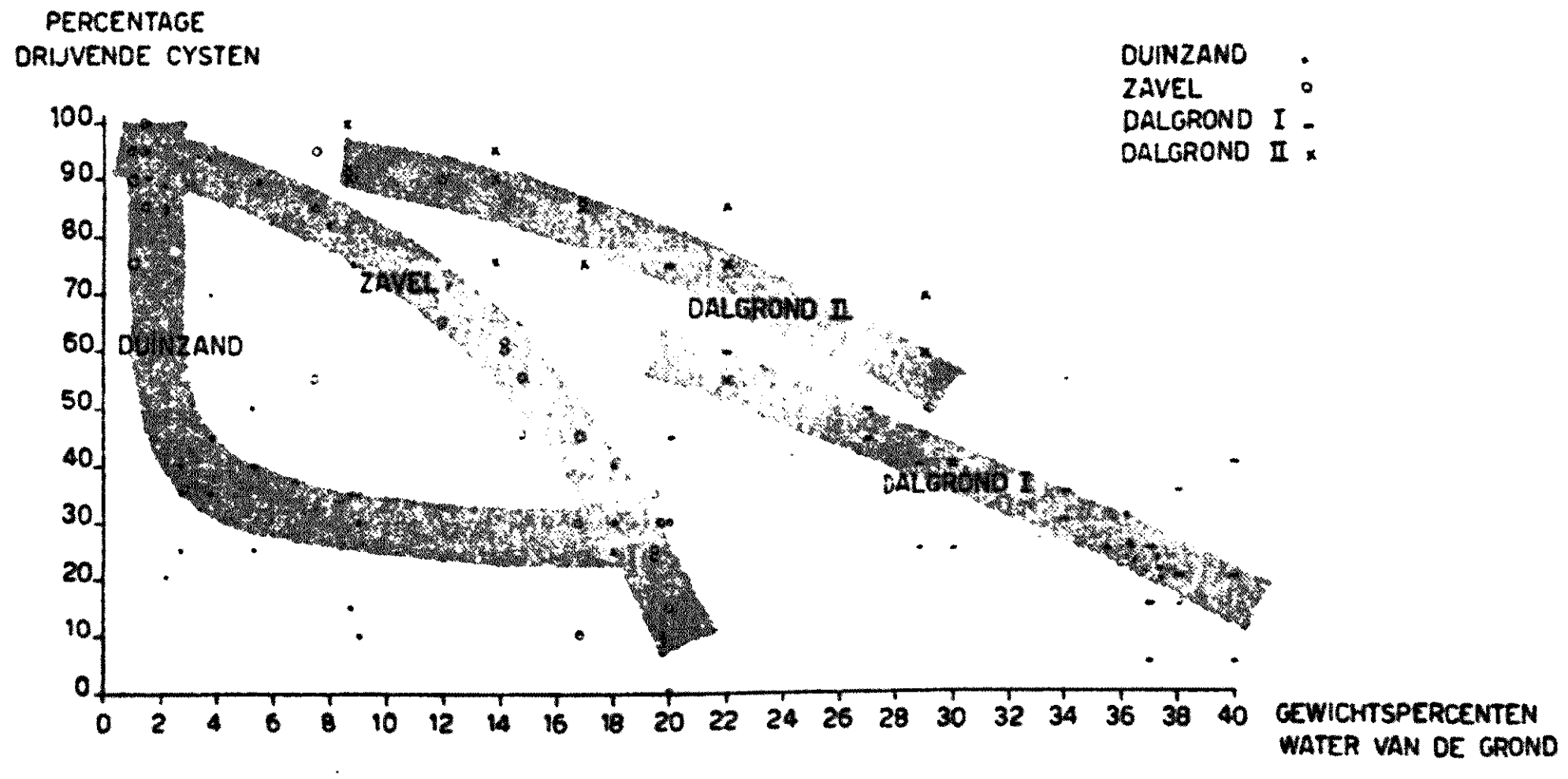
De resultaten zijn samengevat in afbeelding 42. Voor elk van de grondsoorten is door de waarnemingspunten een vloeiende kromme baan gelegd van enige breedte, die de invloed van het droog-proces duidelijk en voldoende betrouwbaar weergeeft. Elk van de banen omvat meer dan de helft van de bijbehorende waarnemingspunten en bijna alle gemiddelde waarden, wanneer de waarnemingen van op hetzelfde moment geopende zakjes worden samengevat.

Het blijkt, dat uit alle grondsoorten in zeer natte toestand nog 20–30 % van de cysten gaat drijven. Bij duinzand stijgt dit percentage eerst zeer langzaam en daarna, tussen 4 en 1½ % vochtigheid, zeer snel tot bijna 100 %.

Bij zavelgrond stijgt het percentage drijvende cysten voortdurend, echter blijkbaar des te langzamer naar mate de grond droger wordt, hetgeen in overeenstemming is met het goed vochthoudend vermogen van deze grond. Bij 8 % vochtigheid drijft reeds 80 % van de cysten, terwijl beneden de 2 % weer bijna 100 % wordt bereikt. Hetzelfde zien we bij de dalgrond met zijn grote water-capaciteit, waar bij ongeveer 17 % vochtigheid 80 % en bij ongeveer 8 % vochtigheid bijna 100 % van de cysten gaat drijven.

De percentages drijvende cysten hebben betrekking op het oorspronkelijk aantal in de zakjes gebrachte cysten, waarvan er enkele tijdens de handelingen van de proef kunnen zijn verdwenen. Ze kunnen dus in werkelijkheid iets hoger zijn. Uit de proef kan dus *niet* geconcludeerd worden, dat 100 % drijvende cysten niet bereikt kan worden.

De gegevens tonen aan, dat bij het grondmonsteronderzoek deze monsters ge-



Afbeelding 42. Het verband tussen de vochtigheid van het grondmonster en het percentage drijvende cysten bij verschillende grondsoorten.

droogd hadden moeten worden tot beneden 2 % voor duinzand, 4 % voor zavelgrond en 12 % voor dalgrond.
Empirisch bleek ons, dat dit bij kleine monsters van ongeveer ½ kg zonder bezwaar in 1 à 2 dagen wordt bereikt in een droogkast met goede ventilatie en 30 °C, zelfs door de wand van papieren grondmonsterzakjes heen.

Grootte en samenstelling van het grondmonster

De populatie-dichtheid van het aardappelaaltje bepaalt in hoofdzaak de minimumgrootte van het te onderzoeken monster; de verdeling in de grond bepaalt de wijze waarop het monster genomen moet worden.

Uit tabel 14 is gebleken, dat aardappelmoeheidsverschijnselen voorkomen bij uiteenlopende besmettingsgraden, met als uitersten ongeveer $^1/_{10}$ en 10 cysten per cm^3 bouwvoor. Als regel beginnen de eerste verschijnselen, zodra de cysten-concentratie meer dan 1 per cm^3 bouwvoor bedraagt. Zodra het ziektebeeld optreedt zal een gemiddeld monstertje van enkele cm^3 grond dus reeds cysten bevatten.

Bij *quantitatieve* bepalingen, voor advies-werk of op zwaar besmette proefvelden, zal het monster voldoende groot moeten zijn om toevallige verschillen bij het nemen, het prepareren en het onderzoeken zover uit te schakelen, dat de gewenste graad van nauwkeurigheid wordt bereikt. Verder zal echter de bepaling met een zo klein mogelijke hoeveelheid grond moeten worden verricht, omdat het quantitatief verzamelen en op inhoud beoordelen van de cysten meestal meer tijd vergt, naar mate meer cysten aanwezig zijn. Hierbij wordt dus gezocht naar de bepaling aan de kleinste hoeveelheid grond, die nog voldoende nauwkeurige resultaten geeft, al zal het in het laboratorium binnengebrachte monster wel groter kunnen zijn.

Bij het *qualitatieve* onderzoek wordt, omgekeerd, gestreefd naar het grootste monster, dat nog rationeel en rendabel verwerkt kan worden, om ook een lichte aaltjesbesmetting nog aan te kunnen tonen. De grootte wordt beperkt door de mogelijkheid om het monster nog te kunnen verwerken bij de bestaande techniek en door het wel of niet rendabel zijn van de stijgende kosten bij het nemen, het transport en het onderzoek. Bij op grote schaal uitgevoerd routine-onderzoek zal niet meer dan enkele honderden cc grond ineens verwerkt kunnen worden, omdat bij grotere monsters de gebruikelijke zeven verstopt en de kommen of filters moeilijker te beoordelen worden door verontreiniging met organische deeltjes, waardoor eventuele cysten weer moeilijker te vinden worden. Vooral turfrijke gronden geven deze bezwaren.
Twee biologische factoren spelen een belangrijke rol bij het bepalen van de grootte van dit monster.
In de eerste plaats het aanvankelijk meestal pleksgewijze optreden van de aaltjesbesmetting, waardoor men tot een vrij groot monster respectievelijk veel monsters per perceel wordt gedwongen om voldoende zekerheid te hebben, dat ook grond van de besmette plek wordt verkregen. In de tweede plaats de grote vermeerderingssnelheid van het aaltje, die het groter maken van het gemiddelde monster snel onrendabel maakt. Wanneer men de aanwezigheid van een in opbouw zijnde aaltjes-populatie één jaar vroeger wil aantonen, zal men het grondmonster daarvoor 10 × zo groot moeten nemen, in verband met de vermeerderingsfactor 10. Zie afbeelding 4.

Om bij het eigen grondmonsteronderzoek zo doelmatig mogelijk te kunnen werken, werden de populatie-dichtheid en de verdeling van de aaltjes in de grond nader bestudeerd. Bij de opzet van de proeven werd gebruik gemaakt van de gegevens, die Ahlberg (2) publiceerde over de horizontale verspreiding en Kemner (127) en O'Brien & Prentice (158) publiceerden over de verticale verspreiding van het aardappelaaltje, evenals van de uitvoerige studie van Jones (125) met betrekking tot de grondslagen van het grondmonsteronderzoek op bietenaaltjes.

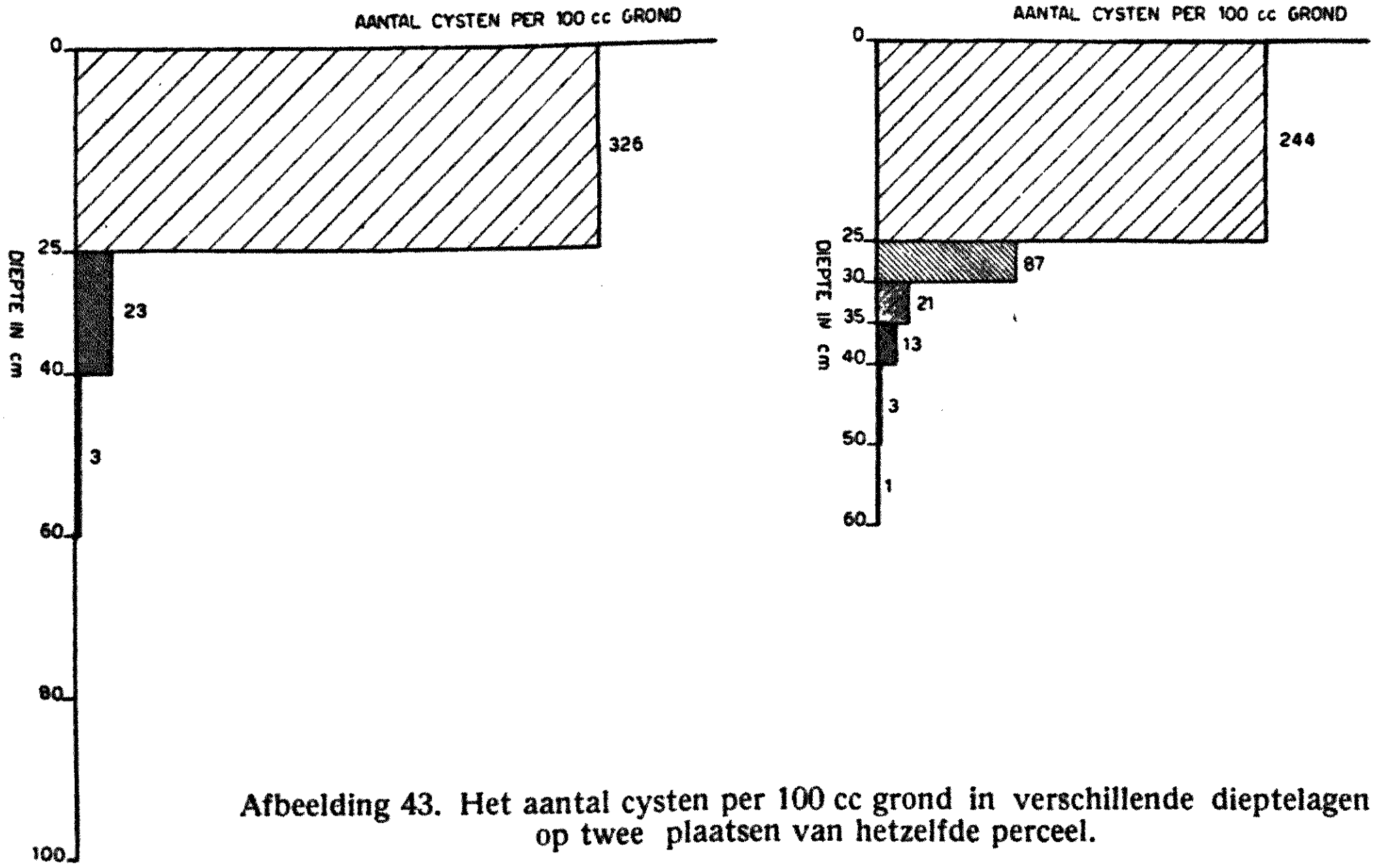
a) Verschillen in cysten-concentratie in verticale richting in de grond

In een zwaar ziek veld werden twee kuilen gegraven, van 100 en 60 cm diep. Uit de zijwanden werden op verschillende diepten grondmonsters genomen. De *cysten*-concentratie (gemiddeld aantal cysten per 100 cc grond hier) in verschillende lagen is in afbeelding 43 weergegeven.
Vrijwel alle cysten bleken in de bouwvoor, die ongeveer 25 cm diep was, geconcentreerd te zijn. Een grondmonster, gestoken ter diepte van de bouwvoor, zal hier dus vrijwel de gehele aaltjes-populatie vertegenwoordigen.

Om na te gaan, in hoeverre binnen de bouwvoor nog verschillen in verticale richting in *cysten*-concentraties bestaan, werden 12 verschillende besmette practijk-velden onderzocht tijdens of kort na de verbouw van een aardappelgewas. Op elk veld werd op twee plaatsen een verticale kolom bouwvoor van 1 dm² doorsnede verdeeld in lagen, namelijk van 0–1, 1–5, 5–10, 10–15, 15–20, 20–25 en 25–30 cm diepte. Elk veld leverde zo twee series van 7 monsters, die alle afzonderlijk werden onderzocht. De bijbehorende *cysten*-concentraties zijn vermeld in tabel 40.

Duidelijk treedt weer de sterke daling van de *cysten*-concentratie onder de bouwvoor op, hetgeen hier het beste blijkt bij de velden met een ondiepe bouwvoor, namelijk IV, X, XI en XII. Verder blijkt in het algemeen de *cysten*-concentratie in de middenlaag van de bouwvoor, van 5–15 cm, hoger te zijn dan in de bovenste en onderste laag. Nog duidelijker is dit het geval bij de *levenskrachtige cysten*. De gemiddelden van tabel 40 tonen dit duidelijk aan, vooral wanneer het enigszins uit de toon vallende veld no V uitvalt. Dit moet een gevolg zijn van het feit, dat een aardappelgewas op deze diepte de meeste wortels en dus ook de meeste nieuwe cysten vormt.
Het rooien der aardappelen en ondiepe grondbewerking kunnen als gevolg hebben, dat de zwaarst besmette grond boven komt (no VIII en X). Vooral de laag 0–1 cm zou door het afschudden van opgetrokken planten zwaar besmet kunnen worden (no XII). Diep ploegen kan de zwaarst besmette lagen omlaag en een lichtbesmette laag boven brengen (no IX).

De kans op het vinden van cysten bij onderzoek van een bepaalde hoeveelheid grond



Afbeelding 43. Het aantal cysten per 100 cc grond in verschillende dieptelagen op twee plaatsen van hetzelfde perceel.

TABEL 40

De cysten-concentratie (gemiddeld aantal cysten per 20 cc grond) in lagen op verschillende tijdens of kort na een aardappelgewas. Tussen haakjes is het bijbehorende aantal levenskrachtige krachtige cys

Lagen op verschillende diepte	Velden											
	I Zavelgrond, na rooien		II Zavelgrond, na rooien		III Rivierklei, juist voor het rooien		IV Zavelgrond, na rooien en ploegen		V Zavelgrond, juist voor het rooien		VI Zavelgron rooien en p	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	
0–1 cm . . .	26 (3)	17 (1)	15 (1)	24 (1)	49 (4)	65 (10)	15 (10)	8 (4)	75 (19)	66 (26)	1 (0)	
1–5 cm . . .	25 (0)	16 (1)	49 (21)	22 (6)	60 (9)	72 (10)	19 (8)	27 (15)	220 (67)	78 (26)	3 (2)	
5–10 cm . . .	35 (6)	21 (0)	34 (18)	49 (16)	115 (42)	126 (58)	31 (17)	47 (25)	92 (21)	78 (22)	2 (1)	
10–15 cm . . .	55 (9)	35 (3)	31 (15)	51 (28)	92 (37)	85 (31)	35 (20)	27 (15)	113 (30)	77 (23)	1 (1)	
15–20 cm . . .	59 (7)	35 (4)	21 (6)	53 (24)	76 (38)	56 (9)	3 (2)	8 (4)	86 (18)	77 (21)	4 (2)	
20–25 cm . . .	47 (2)	43 (6)	9 (2)	14 (9)	20 (1)	33 (4)	0 (0)	1 (0)	81 (24)	75 (26)	3 (2)	
25–30 cm . . .	19 (1)	12 (0)	9 (2)	4 (0)	6 (1)	15 (2)	0 (0)	0 (0)	65 (14)	71 (21)	1 (0)	

van een mengmonster is het grootst, wanneer de steken juist tot voorbij de zwaarst besmette lagen worden geplaatst, dus 15–20 cm diep. Wanneer echter om technische redenen slechts tot 6 cm diep gestoken zou worden, zouden hieruit voor het qualitatieve onderzoek geen grote bezwaren voortvloeien. Alleen in grensgevallen zou de kans toenemen dat geen cysten worden gevonden, namelijk ongeveer evenredig met het kleiner worden van de *cysten*-concentratie in de bovenste lagen alleen.
Voor een quantitatief onderzoek zal het steeds nodig zijn om een monster samen te stellen uit steken ter diepte van de bouwvoor, temeer omdat hierbij het aantal *levenskrachtige cysten* van belang is.

b) Verschillen in cysten-concentratie in horizontale richting op hetzelfde veld

De horizontale verschillen in *cysten*-concentratie worden hoofdzakelijk bepaald door twee biologische factoren, namelijk het aanvankelijk als regel pleksgewijze optreden van de aaltjesbesmetting en de ongelijkmatige verdeling van de aardappelwortels in de grond.

Het aanvankelijk pleksgewijze optreden van de aaltjesbesmetting is één van de grootste bezwaren bij het nemen van grondmonsters op grote percelen. Afbeelding 44 demonstreert de verspreiding van de aaltjes op een ernstig besmet veld, afbeelding 45 op een veld, waar voor de eerste keer één kleine zieke plek van 2 m doorsnede werd gevonden.
De velden werden verdeeld in 56 vakjes van 1 are respectievelijk 54 vakjes van $\frac{1}{2}$ are, waarna van elk vakje de gemiddelde *cysten*-concentratie (aantal cysten per 200 cc) werd bepaald.

Op het ernstig besmette veld blijkt de cysten-concentratie hoog en de verspreiding van de cysten over het hele veld vrij regelmatig te zijn. Temeer daar de cijfers ook de toevalsverschillen van de bepaling omvatten.

Op het licht besmette veld blijken slechts 10 van de 54 vakjes per 200 cc grond cysten te bevatten. In de 54 monsters van 200 cc werden in totaal 38 cysten gevonden. Een goed gemengd monster van het hele perceel zou dus per 200 cc $^{38}/_{54}$ cysten moeten bevatten, hetgeen wil zeggen dat er grote kans bestaat, dat het monster onbesmet zou worden bevonden. Dit demonstreert duidelijk de grens van het qualitatieve grondmonsteronderzoek.
Bij dit onderzoek zal het aantal steken per monster in overeenstemming moeten zijn met de grootte en het aantal van de plekken, die men als regel aantreft bij een opko-

)aald op 12 practijk-velden (I t/m XII), telkens op twee verschillende plaatsen (a en b), steeds 'meld. De standaardafwijking van elke afzonderlijke waarde is voor cysten ± 8 % en voor levens- % van deze waarde

Velden												Gemiddelde	Gemiddelde als veld no V uitvalt
VII avelgrond, na rooien en cultivateren		VIII Zavelgrond, na rooien en cultivateren		IX Zavelgrond, na rooien en ploegen (25 cm diep)		X Dalgrond, na rooien en ondiep ploegen		XI Dalgrond, na rooien		XII Dalgrond, na rooien			
a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b		
(1)	4 (3)	47 (38)	46 (32)	5 (1)	10 (3)	32 (22)	14 (6)	51 (17)	41 (8)	8 (5)	4 (1)	26 (9)	22 (8)
(4)	6 (4)	30 (24)	28 (16)	5 (1)	14 (6)	25 (18)	24 (16)	50 (11)	39 (8)	2 (1)	1 (1)	34 (12)	24 (8)
(3)	8 (5)	5 (2)	27 (16)	12 (9)	15 (7)	11 (6)	29 (18)	54 (15)	46 (5)	2 (0)	1 (0)	35 (13)	31 (12)
(4)	7 (4)	17 (14)	32 (18)	53 (24)	41 (16)	6 (2)	29 (24)	40 (7)	40 (3)	5 (3)	2 (1)	37 (14)	31 (13)
(1)	2 (1)	30 (24)	31 (17)	33 (13)	41 (27)	3 (0)	5 (2)	40 (9)	29 (9)	2 (0)	1 (1)	29 (10)	25 (9)
(1)	1 (0)	18 (15)	3 (2)	17 (7)	24 (16)	1 (1)	1 (0)	11 (2)	6 (2)	0 (0)	0 (0)	17 (5)	12 (3)
(0)	0 (0)	2 (1)	1 (1)	2 (1)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	2 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	9 (2)	3 (0,5)

mende aaltjes-populatie. Het aantal steken moet zó groot zijn, dat met voldoende zekerheid ook een kleine aaltjesplek wordt geraakt, terwijl elke steek voldoende groot moet zijn om cysten te kunnen bevatten. Aangezien men hier heeft te maken met zichtbaar zieke plekken van enkele meters, d.w.z. duidelijk besmette plekken van ± 10 m doorsnede, zal men de steken *in geen geval* verder uiteen moeten plaatsen dan 10 m, wil men de eerste plekken kunnen vinden.

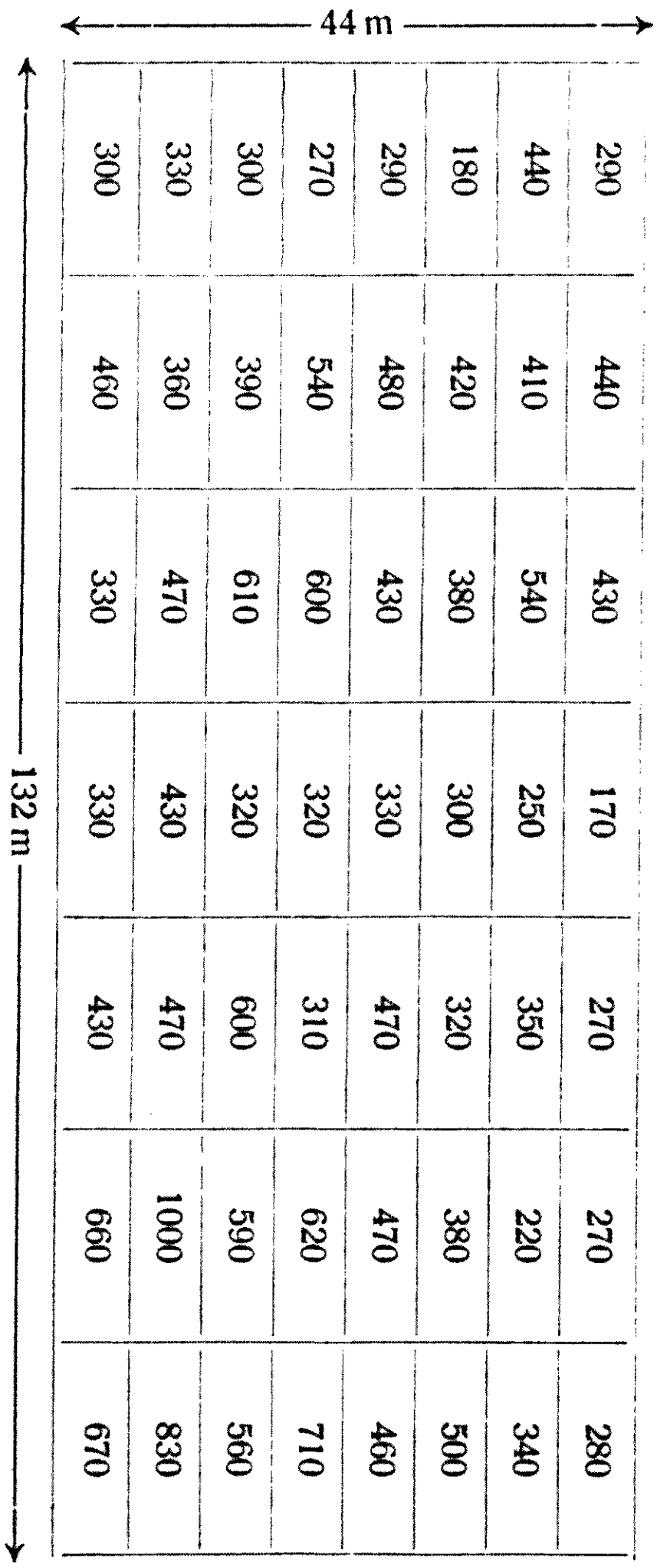
Het quantitatieve grondmonsteronderzoek behoeft meestal niet veel rekening te houden met het pleksgewijze optreden van de aaltjesbesmetting, aangezien het als regel plaats vindt op gelijkmatig zieke proefvelden of zwaar en dus vrij gelijkmatig zieke practijk-velden.

Om na te gaan in hoeverre de plaats van de aardappelstammen van invloed zou zijn op de verdeling van cysten in de grond, werd op twee velden vlak na het rooien van een aardappelgewas een onderzoek ingesteld. Van een ernstig besmet perceel dalgrond, waar reeds enkele jaren aardappelmoeheid optrad, werd een veldje van 5 × 2 m² in 250 vierkante vakjes van 4 dm² verdeeld. In het centrum van elk vakje werd één steek ter diepte van de bouwvoor met een 3 cm wijde boor geplaatst. Van elke steek werd door 2 bepalingen het aantal *cysten* bepaald per 20 cc grond, evenals het bijbehorende aantal *levenskrachtige cysten* en *larven*. De proef werd herhaald op een licht besmet perceel zavelgrond. De verdeling van de *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven* blijkt uit afbeelding 46 en 47.

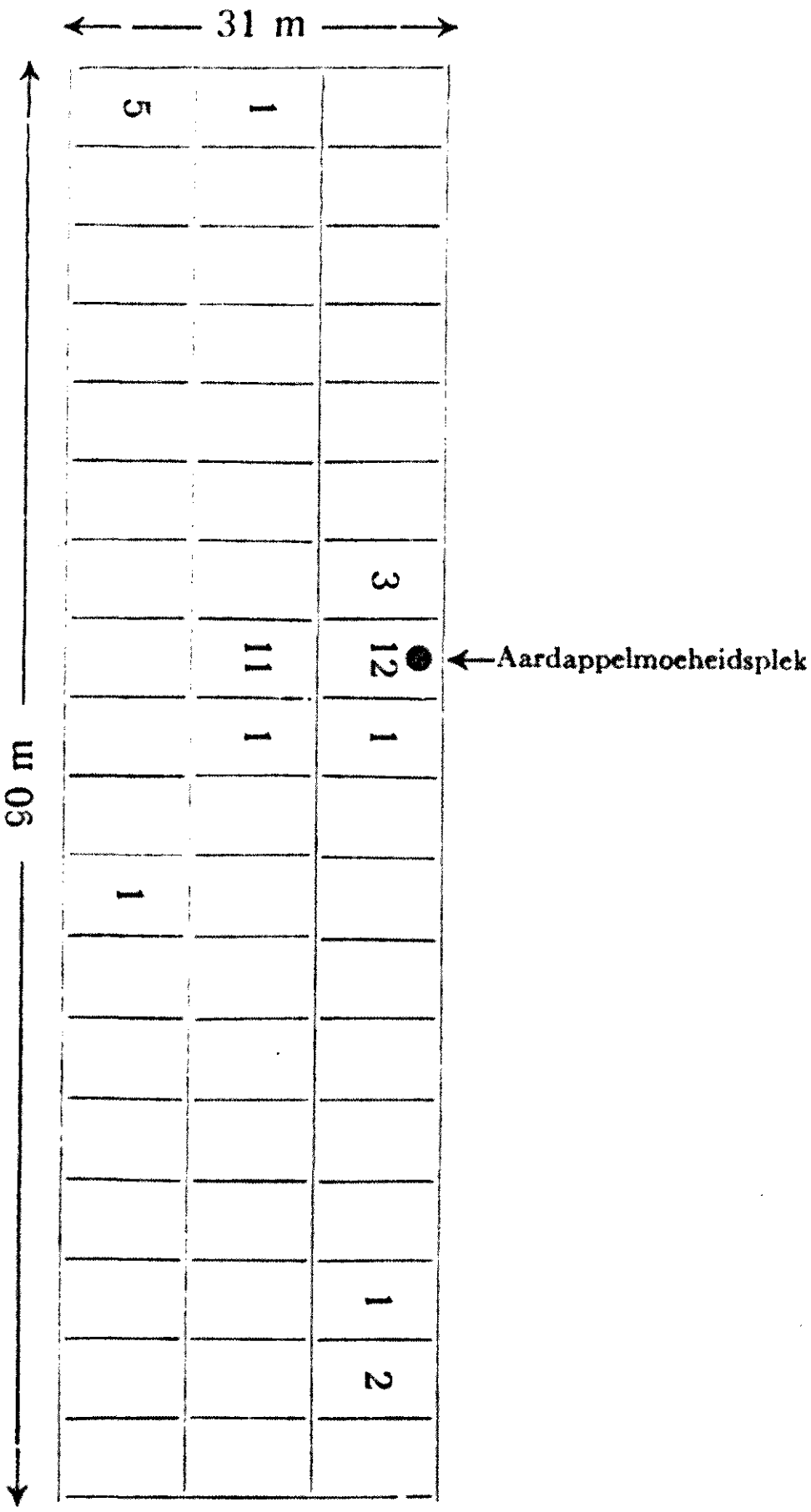
Op beide velden waren de aardappelen gepoot in vierkantsverband op ongeveer 50 cm afstand. Bij geen van beide is de plaats van de vroegere stammen of rijen echter met zekerheid te lezen uit de aantallen *cysten*, *levenskrachtige cysten* of *larven*.

Op het doorgeziekte dalgrond-perceel bleek elk van de 250 steken per 20 cc grond een aantal *cysten* te bevatten, variërende van 8–63. Het gemiddeld aantal van alle steken was 32, de standaardafwijking van de enkele steek 9,1, d.w.z. 28 % van het gemiddelde. Op het licht besmette zavel-perceel bleken 119 van de 250 steken per 20 cc grond helemaal geen *cysten* te bevatten; het aantal *cysten* varieerde van 0–8. Het gemiddeld aantal van alle steken was hier 1,11, de standaardafwijking van de enkele steek 1,53, d.w.z. 138 % van het gemiddelde.

Een mengmonster van 25 steken zou, bij ideale menging, nog een standaardafwijking van $\frac{28}{\sqrt{25}} = 5{,}6$ % geven bij de zwaar besmette en van $\frac{138}{\sqrt{25}} = 27{,}6$ % bij de lichtbe-



Afbeelding 44. De cysten-concentratie (gemiddeld aantal cysten per 200 cc grond) op 56 vakjes van een ernstig besmet veld.

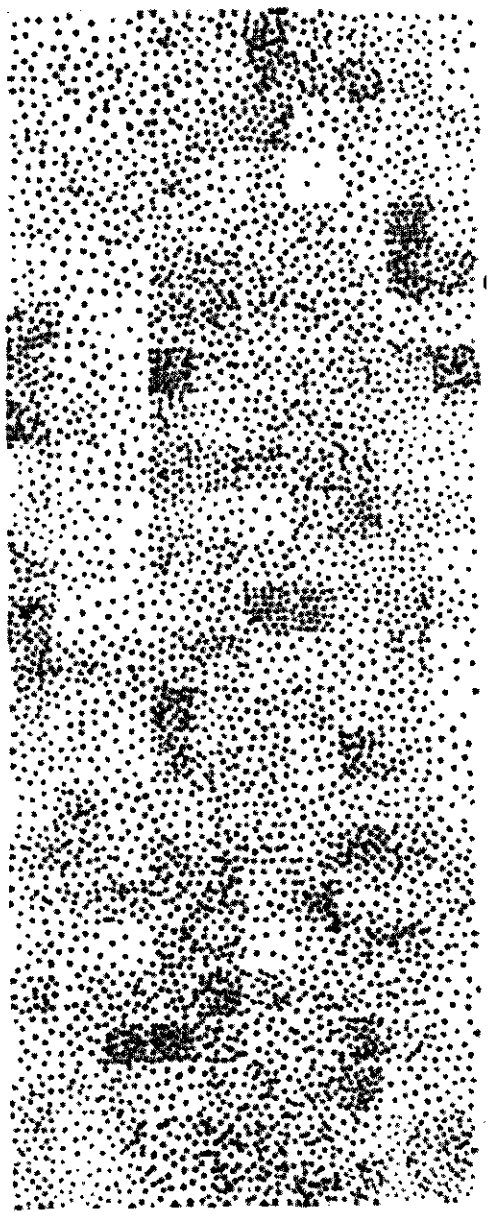


Afbeelding 45. De cysten-concentratie (gemiddeld aantal cysten per 200 cc grond) op 54 vakjes van een veld, waar voor het eerst één kleine aardappelmoeheidsplek optrad.

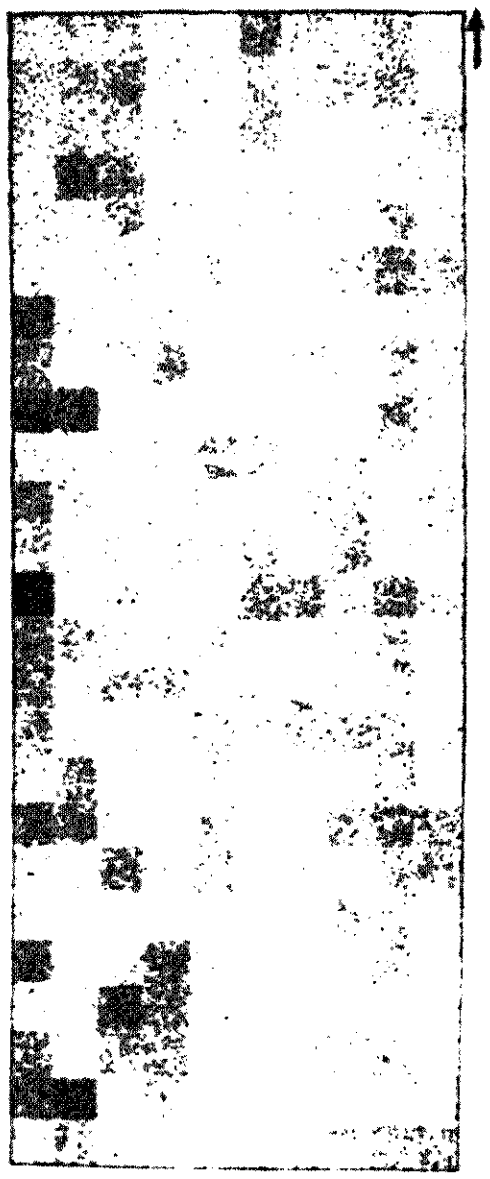
smette grond. Bij *levenskrachtige cysten* en bij *larven* bleken deze afwijkingen nog meer geaccentueerd (bij *larven* respectievelijk zelfs 13,8 % en 47 %).

Uit de proef blijkt dus, dat na het rooien van het gewas de plaats van de aardappelstammen niet duidelijk meer te lezen is uit de cysten-verdeling in de grond.
Ook blijkt, dat op de ernstig besmette grond elke steek per 20 cc cysten zou bevatten, terwijl dit op de licht besmette grond bij meer dan de helft van de steken niet het geval zou zijn.
Tenslotte blijkt duidelijk, dat een grondmonster altijd aanmerkelijk zal afwijken van de werkelijke gemiddelde besmettingsgraad van de grond, ook al wordt het samengesteld uit een groot aantal steken, als gevolg van de ongelijkmatige verdeling. Dit is vooral het geval op licht besmet terrein.

Cysten
(1 stip = 300)

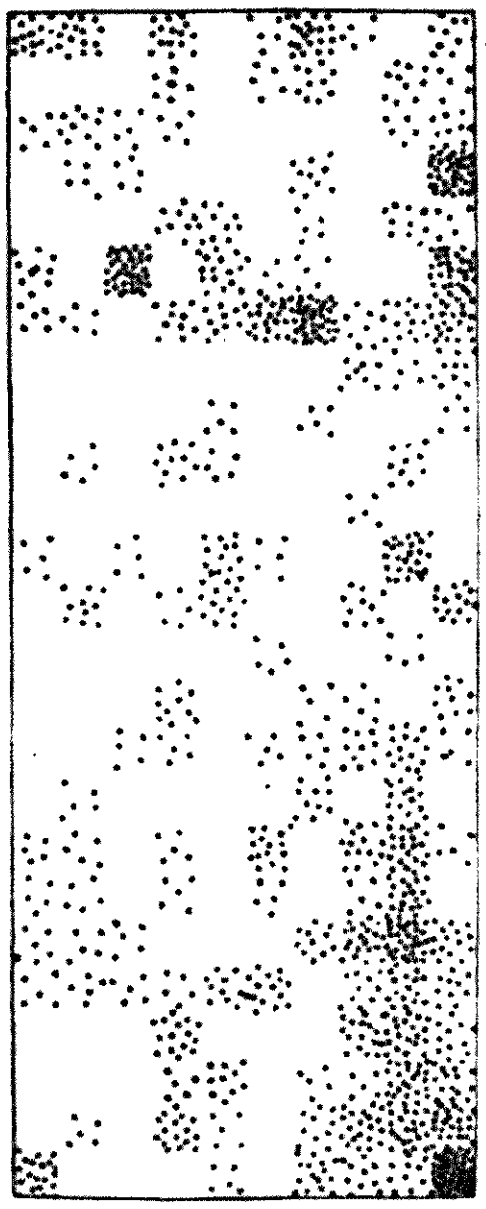


Levenskrachtige cysten
(1 stip = 150)

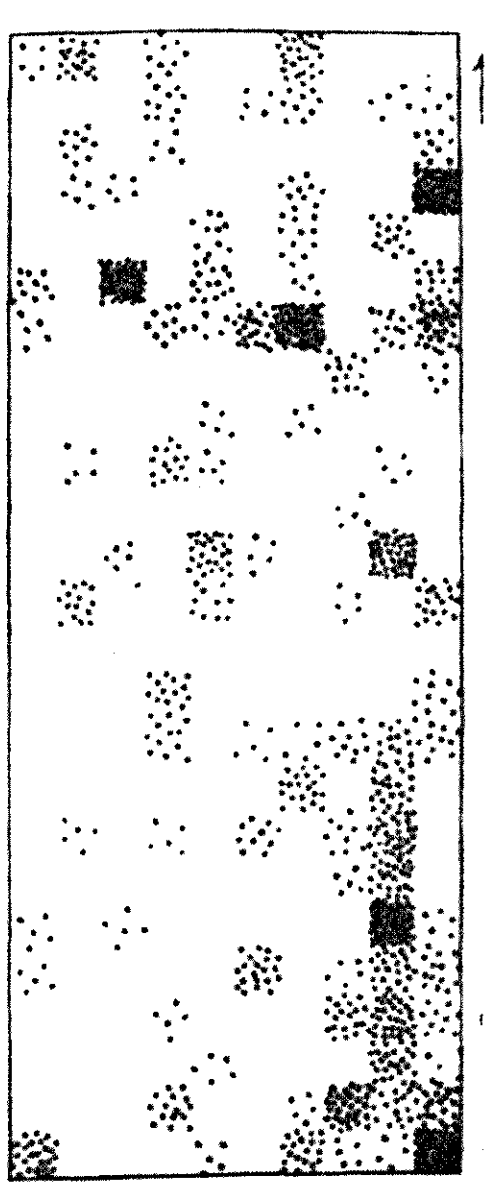


Larven
(1 stip = 1500)

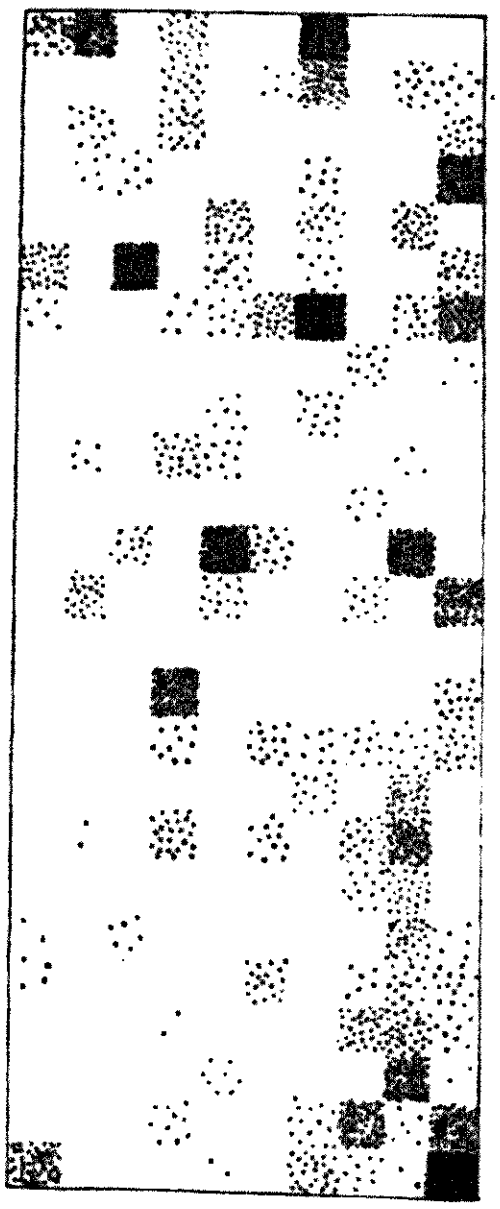
Afbeelding 46. De concentratie van cysten, levenskrachtige cysten en larven in 250 steken, regelmatig verspreid geplaatst op een veldje van 5 2 m² op ernstig besmette dalgrond.



Cysten
(1 stip = 80)



Levenskrachtige cysten
(1 stip = 40)



Larven
(1 stip = 2000)

Afbeelding 47. De concentratie van cysten, levenskrachtige cysten en larven in 250 steken, regelmatig verspreid geplaatst op een veldjes van 5 2 m² op licht besmette zavelgrond.

60 cm

60 cm

6	5	9	15	5	7	9	4	15	22	3	4	9	6	9	18	7	5	8	-
4	1	2	4	3	6	2	7	10	2	4	7	9	5	4	4	2	15	22	23
6	6	5	7	16	3	7	6	4	2	7	5	8	10	8	5	6	3	11	10
1	6	2	3	5	7	10	8	3	3	5	4	6	10	8	11	5	6	4	9
2	3	5	4	9	8	2	4	5	6	3	7	9	10	4	9	2	25	6	8
3	2	6	2	5	6	7	9	7	8	12	6	4	6	4	4	7	5	2	8
4	6	6	14	6	6	7	6	6	3	3	9	4	4	4	2	3	6	9	6
1	-	2	4	7	10	10	6	15	4	5	2	2	2	2	6	7	15	50	5
1	2	4	4	6	9	5	6	4	8	4	1	4	5	6	5	5	10	5	15
11	2	4	7	6	2	4	5	4	8	7	5	1	10	5	-	2	7	7	5
19	5	6	4	7	8	2	7	6	3	6	10	4	6	6	2	2	4	4	11
5	3	4	5	6	16	3	10	6	5	7	12	2	6	3	10	3	6	6	4
4	5	6	9	4	4	7	11	4	6	3	7	10	8	12	7	4	11	3	6
3	3	4	3	4	8	9	3	8	3	6	7	4	6	9	7	5	14	17	4
5	5	3	8	2	15	7	11	1	2	3	5	6	3	6	5	5	2	4	3
2	3	11	10	7	4	4	2	7	1	3	5	7	10	8	8	3	4	3	10
3	3	4	8	5	2	3	4	8	7	6	4	4	2	7	8	2	7	3	9
3	5	6	4	5	3	6	10	10	3	4	10	3	2	7	8	10	10	7	3
2	3	6	4	-	13	11	7	7	9	4	7	4	6	5	10	1	6	6	3
3	5	7	4	13	50	5	20	7	2	5	7	8	9	4	17	4	5	2	5

Afbeelding 48. Het aantal cysten in 400 steken van ongeveer 5 cc grond, op regelmatige afstanden genomen van een oppervlakte van 60 × 60 cm² op een aardappelmoeheidsplek op dalgrond.

Om de onregelmatige verdeling van de cysten op zeer korte afstanden in nieuwe aardappelmoeheidsplekken nader te bezien, werden een voor het eerst optredende plek op dalgrond en een voor het eerst optredende plek op zavelgrond onderzocht op een moment, dat het aardappelgewas reeds afgestorven, doch nog niet gerooid was. Op elke plek werd een vakje van 60 × 60 cm² afgezet, waarin regelmatig verspreid telkens 400 prikken werden genomen met een 5 cm lange boor van 1 cm doorsnede. De ongeveer 5 cc grond werd van elke prik afzonderlijk op *cysten* onderzocht; de resultaten blijken uit afbeelding 48 en 49.

Bij de plek op dalgrond bleken 4 van de 400 prikken geen cysten te bevatten; het aantal varieerde van 0 tot 50. Het gemiddeld aantal cysten van alle steken was 6,3. Bij

60 cm

60 cm

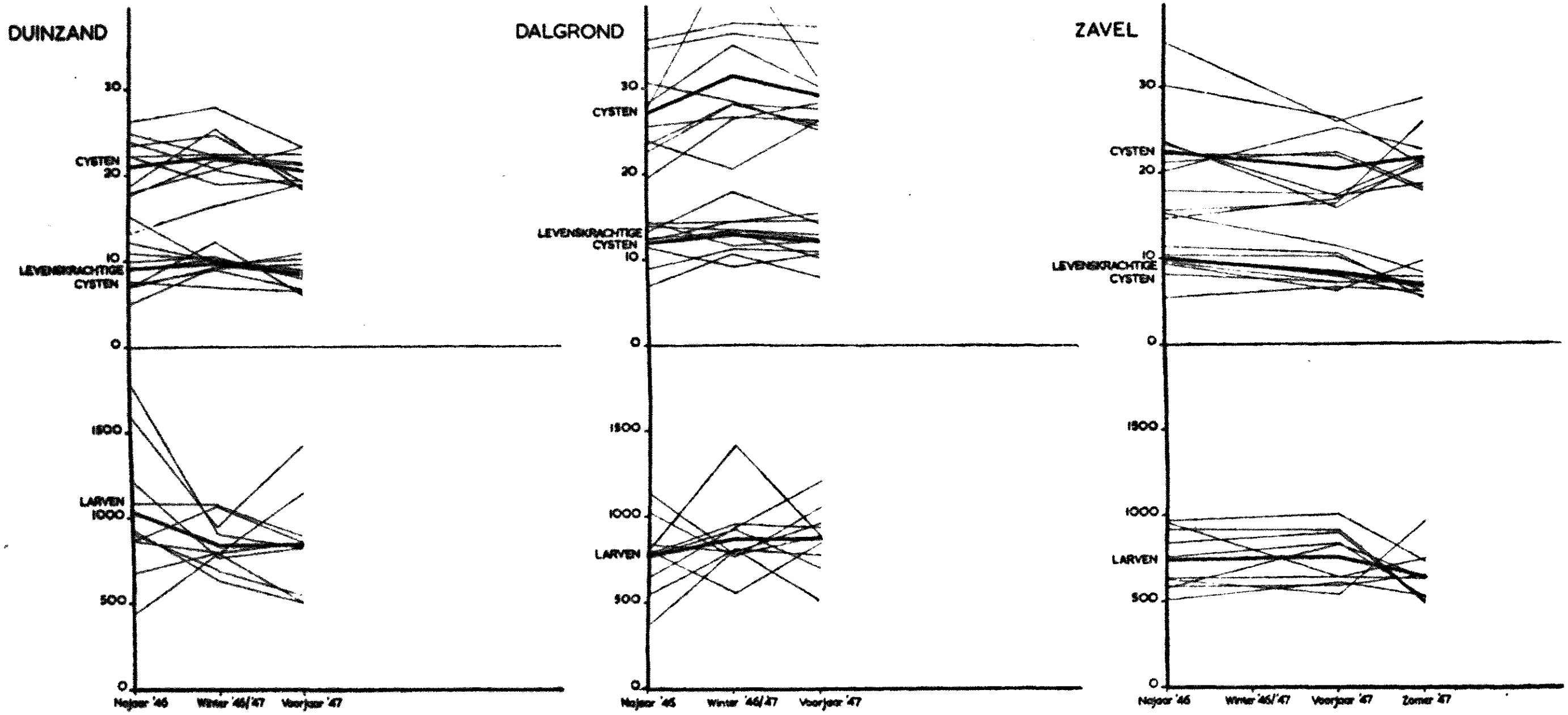
1	1	2	3	9	2	3	8	10	15	22	6	11	18	4	6	2	2	3	-
3	4	1	-	2	5	16	47	46	26	10	11	36	2	14	28	1	2	2	2
1	3	3	6	18	17	5	22	37	23	18	8	14	10	3	5	9	3	-	-
2	1	7	3	17	13	46	15	30	45	44	48	20	42	16	8	2	1	3	1
2	2	3	5	10	17	19	39	37	82	28	33	20	-	36	22	12	2	-	1
8	6	3	1	2	12	58	26	45	84	55	28	17	2	6	8	3	3	-	5
-	-	-	3	18	20	34	76	28	36	29	14	15	1	6	48	7	6	-	-
3	-	19	4	1	5	12	61	21	19	28	12	22	20	7	1	3	-	5	-
3	2	6	8	2	3	6	9	36	12	15	17	13	6	5	11	2	2	-	2
4	1	1	2	31	16	6	5	11	74	2	8	20	7	-	-	3	2	-	-
1	7	17	8	11	44	2	42	21	38	-	1	6	5	2	3	7	-	-	-
-	23	2	-	3	10	6	1	8	-	2	12	7	3	1	-	1	1	-	-
1	1	2	-	3	3	4	3	-	-	-	-	1	6	2	3	6	8	2	5
2	1	6	12	10	2	16	1	3	2	3	1	1	-	2	-	4	5	3	1
4	5	8	1	7	13	3	3	2	-	-	2	1	6	-	1	2	1	1	-
-	12	2	2	1	2	2	5	-	2	1	-	6	5	3	1	9	4	2	2
1		7	-	8	6	2	2	2	4	1	1	12	3	5	3	4	4	-	1
-	-	10	2	3	7	-	-	1	2	21	7	5	4	6	4	3	4	-	4
-	3	9	8	2	2	2	4	5	4	6	3	4	4	6	5	1	-	-	1
4	-	3	5	-	3	1	2	4	2	2	2	2	5	1	4	5	3	1	5

Afbeelding 49. Het aantal cysten in 400 steken van ongeveer 5 cc grond, op regelmatige afstanden g
nomen van een oppervlakte van 60 × 60 cm² op een aardappelmoeheidsplek op zavelgrond.

de plek op zavelgrond bevatten 57 van de 400 prikken geen cysten; het aantal cysten varieerde van 0 tot 84. Het gemiddeld aantal cysten van alle steken was 8,6.

Aangezien op beide plekken de monsters genomen zijn na het uitgegroeid zijn van het aardappelgewas, waarin de zieke plek voorkwam, moet de cysten-populatie, die de ziekteverschijnselen veroorzaakte, nog veel ijler en onregelmatiger verdeeld zijn geweest dan hier is weergegeven.

Afbeelding 49 toont duidelijk de plaats van de aardappelstam van het juist gepasseerde seizoen aan. Wanneer deze stam, ongeveer het vetomlijnde gedeelte, uit het schema gelicht wordt, ziet men een verdeling, waarbij men in 57 van de 310, d.w.z. in 18 % van de prikken geen cysten zou vinden. Een bemonstering in het voorjaar, die deze voor het



Afbeelding 50. Het aantal cysten, levenskrachtige cysten en larven bij bemonstering in het najaar, de winter en het daaropvolgende voorjaar. 3 percelen van verschillende grondsoorten. 10 monsters per perceel, waarvan de dikke lijn het gemiddelde resultaat weergeeft.

eerst optredende plek had willen voorspellen, had dus rekening moeten houden met een cysten-verdeling in de grond, die in elk geval zo ijl en onregelmatig was als deze laatste. Hetgeen dus wil zeggen, dat men de steken niet kleiner dan ongeveer 5 cc moet nemen, omdat anders de kans te groot wordt, dat men aaltjesplekken passeert, ook al komt er een steek van deze plek in het monster terecht.

Uit de genomen proeven zijn de volgende voorwaarden voor een doelmatig grondmonsteronderzoek te destilleren.

Voor het *quantitatieve* onderzoek zal het grondmonster samengesteld moeten worden uit een groot aantal steken, ook zelfs bij afwezigheid van pleksgewijze verschillen in ziektebeeld in het gewas. Bij 25 steken kan het monster nog wel 5–30 % afwijken van het gemiddelde van het veld ten aanzien van de *cysten*-concentratie. Naar mate het veld lichter besmet is, is de afwijking groter. Ten aanzien van *levenskrachtige cysten* en *larven* zijn de afwijkingen nog groter. Het is waarschijnlijk, dat het geringe resultaat van vele proeven op basis van grondonderzoek de jaren door grotendeels geweten moet worden aan de gebrekkige monstername met veel te weinig steken.

Voor het *qualitatieve* onderzoek zal men de steken in geen geval verder uiteen moeten plaatsen dan 8 m, om de eerste aardappelmoeheidsplekken te kunnen raken, en zullen de steken in elk geval 5 cc groot moeten zijn om met voldoende zekerheid cysten te kunnen bevatten. Aangezien het verwerken van meer dan 250 cc grond in één keer technisch bezwaarlijk wordt, zullen de monsters hoogstens uit 50 steken kunnen bestaan, dus hoogstens een oppervlakte van $^1/_3$ ha kunnen beslaan, vooropgesteld dat het hele monster in één keer wordt verwerkt.

Het tijdstip van bemonstering

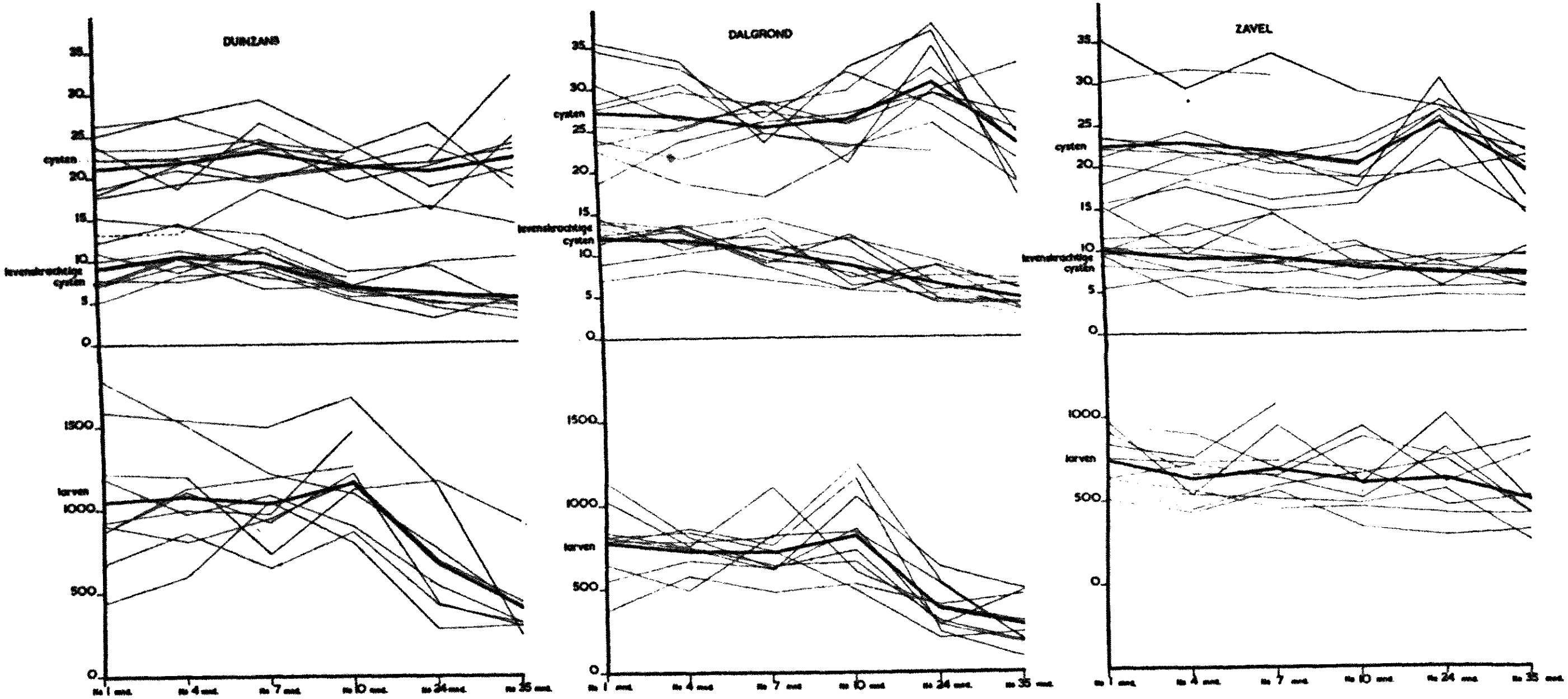
Op blz. 89 wordt aangetoond, dat de besmettingsgraad van de grond tijdens de groei van een aardappelgewas sterke wijzigingen ondergaat. Verondersteld wordt, dat de daling van de besmettingsgraad tijdens de verbouw van niet vatbare gewassen grotendeels plaats vindt tijdens het zomer-seizoen, omdat de aaltjesvijanden dan actief geacht worden. Als geschikte periode voor het vaststellen van de besmettingsgraad zou dan het winterhalfjaar overblijven.

Om na te gaan in hoeverre ook 's winters de besmettingsgraad daalt, werden van drie velden telkens 10 grondmonsters genomen in het najaar van 1946, gedurende de zeer strenge winter 1946/1947 en in het voorjaar van 1947. Grondmonsteronderzoek door dezelfde onderzoeker leerde, dat zowel het aantal *cysten*, *levenskrachtige cysten* als *larven* vrijwel op peil bleef. Zie afbeelding 50.
Bemonstering in het najaar bleek dus in deze gevallen ongeveer gelijkwaardig te zijn met die in de winter en het daaropvolgende voorjaar.

De duurzaamheid der monsters

De in de herfst genomen grondmonsters van de hierboven genoemde drie percelen, 10 van elk perceel, werden in het laboratorium luchtdroog bewaard gedurende 35 maanden. Periodiek werden door dezelfde onderzoeker bepalingen verricht aan deze monsters. De resultaten zijn samengevat in afbeelding 51.

Het blijkt, dat langdurige bewaring van de droge monsters niet de minste invloed heeft gehad op het aantal *cysten*. Het aantal *levenskrachtige cysten* en het aantal *larven*, visueel beoordeeld door stukdrukken van de cysten onder het microscoop, begon eerst na 10 maanden te dalen.
Ter contrôle werden in het najaar van 1949 met de cysten activeringsproeven ingezet, waarbij aantallen larven werden geloosd, die goed overeenkwamen met de in de grafieken vermelde aantallen.



Afbeelding 51. Het aantal cysten, levenskrachtige cysten en larven in hetzelfde grondmonster na 1, 4, 7, 10, 24 en 35 maanden luchtdroog bewaren. 3 grondsoorten. 10 monsters van elke grondsoort, waarvan de dikke lijn het gemiddelde resultaat weergeeft.

Het gedurende 10 maanden luchtdroog bewaren van grondmonsters levert dus geen gevaar op voor de resultaten.

HET QUANTITATIEVE GRONDMONSTERONDERZOEK

Doel

Het quantitatieve grondmonsteronderzoek wordt toegepast ter bestudering van de invloed van verschillende vruchtwisselingen, bemestingen en behandelingen op de aaltjes-populatie in de grond en, in het buitenland, ook voor het maken voor voorspellingen omtrent de groei van het aardappelgewas op besmette terreinen. Als regel betreft het zwaar besmette grond met meer dan 1 cyste per cc, zodat met bepalingen aan kleine hoeveelheden grond kan worden volstaan en men vrijwel geen rekening behoeft te houden met het pleksgewijze optreden van de eerste symptomen van aardappelmoeheid.

Techniek

De door ons toegepaste techniek is als volgt. Het voor quantitatief onderzoek bestemde grondmonster wordt samengesteld uit 25 tot 50 steken ter diepte van de bouwvoor. Gebruik wordt gemaakt van een zeer smalle boor (1 cm wijd), om het trekken van een klein mengmonster uit een groot monster op het land overbodig te maken.
Het monster, ongeveer 500 cc grond, wordt in het laboratorium tot luchtdroog gedroogd, fijngerold met een houten rol om regelmatige menging mogelijk te maken en gemengd met de hand. Te ver ingedroogde kleimonsters moeten eerst in vochtige atmosfeer weer hun hardheid verliezen.
Van elk monster worden 2 of meer (al naar de vereiste nauwkeurigheid) bepalingen verricht aan 20 cc grond, zo mogelijk door verschillende personen. De afgemeten 20 cc grond wordt gestort in een witte, porseleinen schaal van ongeveer 20 cm wijdte, met voet en met glooiende rand. De grond wordt tot een papje aangeroerd met water om het drijven van droge kiezeldeeltjes in de oppervlaktelaag te vermijden, waarna de grond in meer water opgeroerd wordt. De nu, als regel langs de rand van de kom, drijvende cysten worden één voor één met een fijn penseel opgepakt, op object-glaasjes gelegd en onder de kleine vergroting van het microscoop bekeken, stukgedrukt met een drukglaasje en op inhoud beoordeeld, waarna voor elke cyste het aantal levenskrachtige eieren en larven wordt genoteerd. Afbeelding 52 toont het instrumentarium, dat nodig is voor het quantitatieve onderzoek, afbeelding 53 het bovengenoemde drukglaasje.

Capaciteit

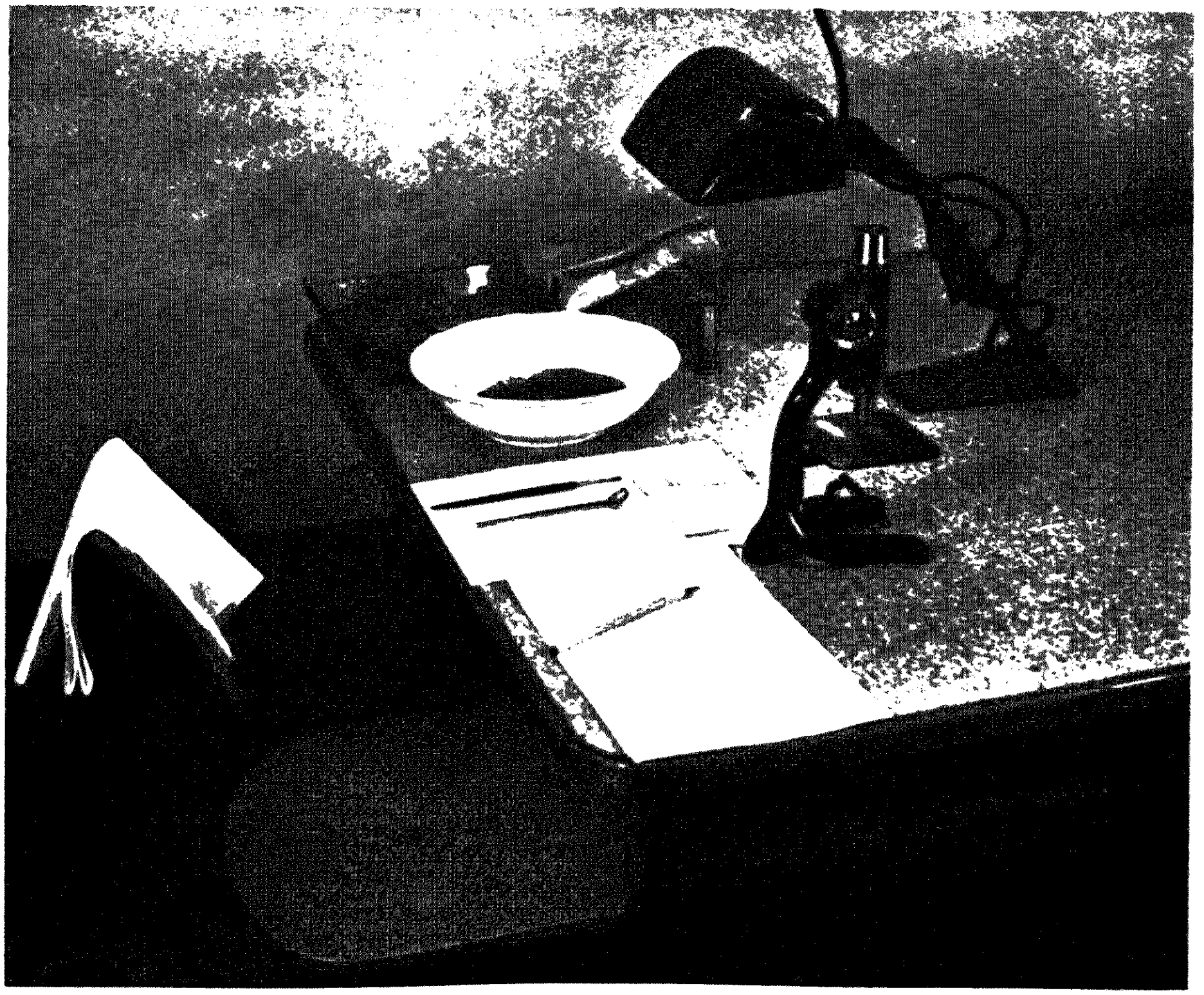
De dag-capaciteit per persoon bij deze wijze van onderzoek is 15–20 bepalingen aan normaal besmette grond, in totaal 300–400 cysten, mede afhankelijk van de grondsoort en bijmenging van andere cysten of op cysten gelijkende lichaampjes.

Betrouwbaarheid van de verschillende handelingen, proefondervindelijk bepaald

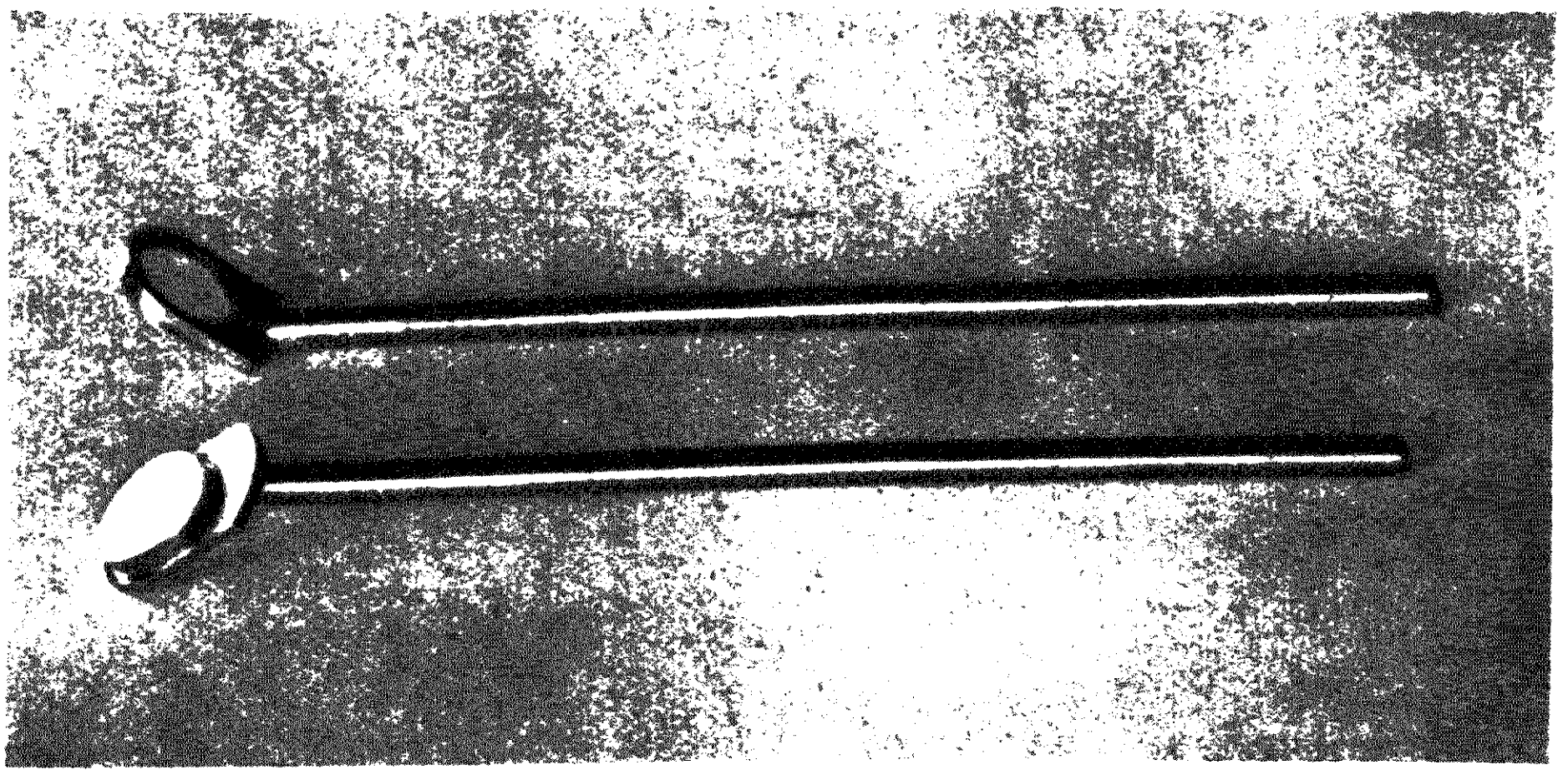
a) Het nemen van het monster

Het nemen van het monster blijkt bij het quantitatieve onderzoek een belangrijke bron van fouten te kunnen zijn, vooral wanneer weinig steken worden genomen en wanneer uit een groot monster op het veld een klein mengmonster wordt getrokken.

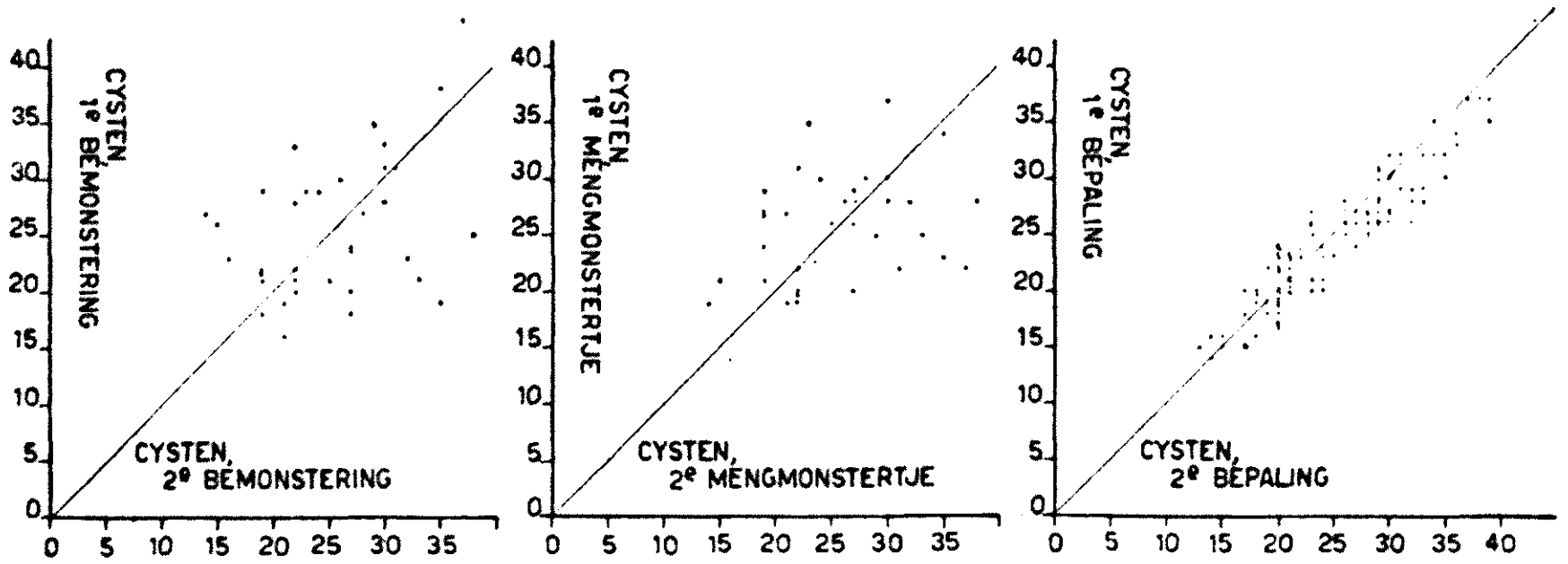
Afbeelding 54 A demonstreert de grote verschillen tussen twee gelijkwaardig geachte mengmonstertjes, getrokken uit twee na elkaar op hetzelfde veldje genomen grote monsters, voor 35 duinzandveldjes. Op elk veldje van 10 m^2 werd een groot monster van 40 steken tot 20 cm diepte met een $2\frac{1}{2}$ cm wijde boor genomen. De cysten-concentratie van alle monstertjes werd bepaald door dezelfde persoon; gelijkwaardig geachte monster-



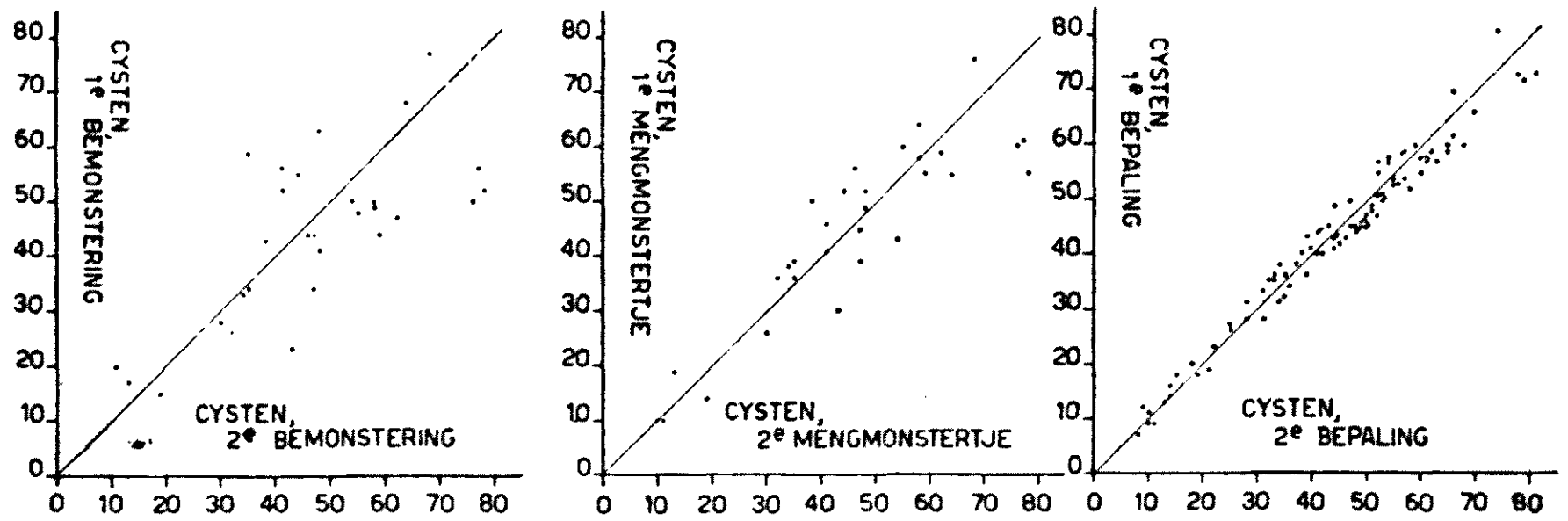
Afbeelding 52. Instrumentarium van het quantitatieve grondmonsteronderzoek.



Afbeelding 53. Drukglaasje voor het beoordelen van de inhoud van de cysten.
$^{2}/_{3}$ ware grootte.



54 A (35 paren) 54 B (35 paren) 54 C (105 paren)



55A (30 aren)p 55 B (30 paren) 55C (90 paren)

Afbeelding 54 en 55. Correlatie tussen de aantallen cysten bij gelijkwaardig geachte paren bepalingen. Bij elke grafiek geeft elke stip de uitkomsten weer van één paar bepalingen. Naar mate de uitkomsten van de partners, uitgezet langs de X-as en de Y-as, dichter bij elkaar liggen, ligt de stip dichter bij de getrokken diagonaal-lijn. De breedte van de stippenwolk is een maat voor de invloed van toevallige fouten op de uitkomsten.

tjes werden steeds tegelijkertijd onderzocht, terwijl van elk monstertje 2 bepalingen aan 20 cc grond werden verricht.
Afbeelding 54 B toont aan, dat de verschillen bijna even groot zijn, wanneer uit elk van de 35 grote monsters telkens twee gelijkwaardig geachte mengmonstertjes worden getrokken.
Afbeelding 54 C toont voor alle 3 series van 35 monsters gezamenlijk aan, dat deze verschillen niet een gevolg zijn van de laboratorium-bepaling, aangezien de verschillen tussen 2 herhalingsbepalingen van hetzelfde monster naar verhouding steeds klein zijn geweest.
Afbeelding 55 demonstreert hetzelfde voor 30 dalgrondveldjes van telkens 1 are.

De gegevens wijzen er dus op, dat de grote verschillen tussen gelijkwaardig geachte monsters voornamelijk een gevolg zijn van het trekken van mengmonstertjes uit grotere monsters op het land. Zij zijn hier in geen geval een gevolg van het laboratoriumonderzoek.

Tabel 41 geeft het resultaat van een proefbemonstering van 30 dalgrondveldjes van 1 are, waar op 5 verschillende wijzen grondmonsters werden genomen, namelijk door verschillende personen, met verschillend wijde boren en verschillend aantal steken. Alle steken werden 15 cm diep geplaatst; het eventuele trekken van kleine mengmonstertjes uit grote monsters werd nauwkeuriger verricht dan bij normaal routine-werk het geval zal zijn. Aan alle monsters werden door dezelfde persoon 4 bepalingen verricht; alle monsters van hetzelfde veldje werden ongeveer tegelijk onderzocht.

TABEL 41
Het resultaat van 5 verschillende wijzen van bemonstering op 30 verschillende dalgrondveldjes. Het verschil tussen de 5 werkwijzen werd door een „analysis of variance" bepaald (kolom 1), evenals de standaardafwijking binnen elk van de vijf series (kolom 2)

	Verschillende wijzen van bemonstering	Gemiddeld aantal cysten per 20 cc van alle 30 monsters 1	Standaardafwijking van het enkele monster, bij 4 bepalingen per monster 2
1	Persoon A, 2½ cm wijde boor, 40 steken . .	45,3	8,4 = 19 %
2	Persoon A, 2½ cm wijde boor, 40 steken . .	42,6	5,8 = 14 %
3	Persoon A, 2½ cm wijde boor, 10 steken . .	47,2	9,3 = 20 %
4	Persoon B, 1¾ cm wijde boor, 40 steken . .	42,5	6,0 = 14 %
5	Persoon B, 1 cm wijde boor, 40 steken . .	44,1	7,9 = 18 %
		F = 1,24 $\sigma_{\bar{x}}$ = 1,75	

De uitkomsten van de vijf wijzen van bemonstering verschillen gemiddeld niet betrouwbaar (F = 1,24, terwijl eerst bij F = 2,46 het 95 %-punt bereikt zou zijn). De standaardafwijking binnen elke serie varieert van 14–20 %: zij geeft de totale betrouwbaarheid weer van het gehele onderzoek, namelijk het nemen van het monster + het laboratorium-onderzoek met 4 bepalingen per monster. Bemonstering met een smalle en zeer smalle boor blijkt hier iets nauwkeuriger geweest te zijn dan bemonstering met een wijde boor. Dit zal nog meer het geval zijn bij stijvere gronden en bij minder nauwkeurige menging van de grote monsters. Gebruik van de smalle boor geeft dus, doordat het trekken van mengmonsters overbodig wordt, arbeidsbesparing en minder risico voor mengfouten.

b. Het laboratorium-onderzoek

Het laboratorium-onderzoek omvat het *mengen* van het monster en het *afmeten* van

een bepaalde hoeveelheid grond, het *verzamelen* van de cysten en het *beoordelen* van hun larveninhoud.

Wanneer van een monster door dezelfde persoon 2 bepalingen worden verricht, liggen de aantallen *cysten* als regel niet ver uitéén. Deze verschillen zijn relatief groter bij de bijbehorende aantallen *levenskrachtige cysten* en weer groter bij de aantallen *larven*, doordat telkens een foutenbron meer ingeschakeld wordt. Afbeelding 56 geeft dit weer voor een serie monsters van zandgrond, voor een serie van dalgrond en voor een serie van kleigrond.

Wanneer meer personen een bepaling aan hetzelfde monster verrichten, komen dikwijls behalve toevallige fouten, die iedereen maakt, systematische verschillen tussen deze personen voor. Dit is in hoofdzaak een gevolg van systematische verschillen bij het afmeten van de hoeveelheid grond (voor *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven*), bij het beoordelen van de cysten op levenskrachtigheid (voor *levenskrachtige cysten* en *larven*) en bij het schatten van het aantal larven per cyste (voor *larven*).

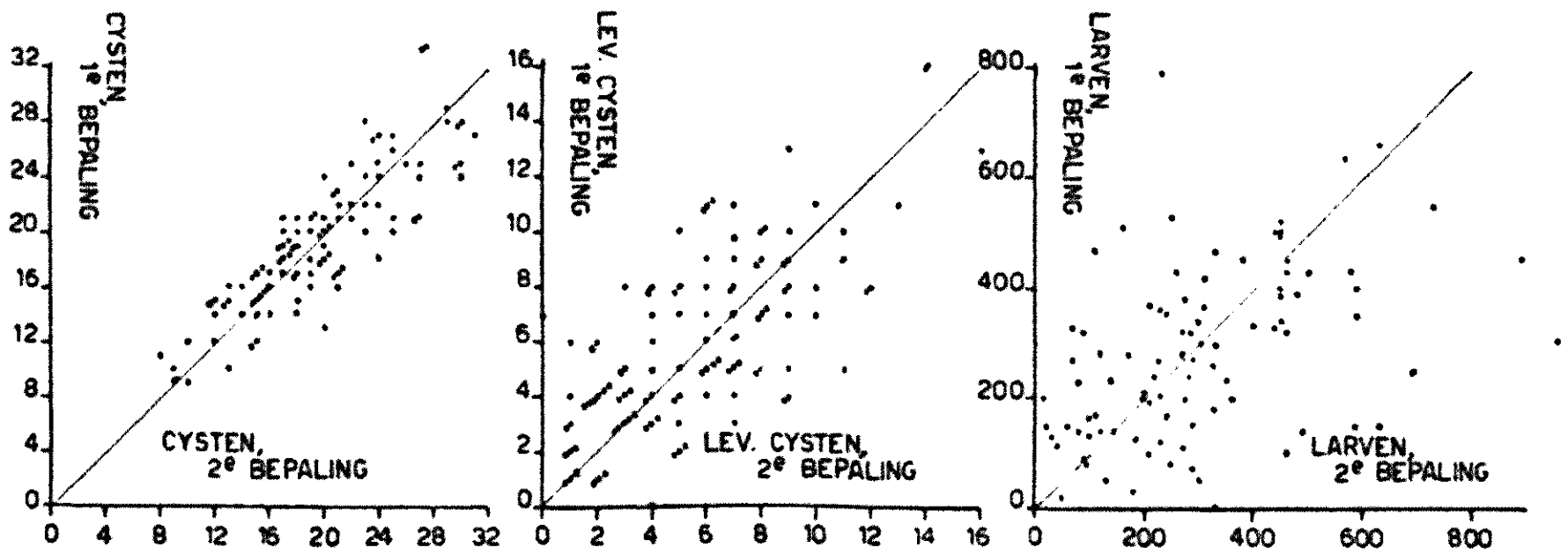
Tabel 42 geeft de resultaten van het onderzoek weer van een 5-tal monster-series

TABEL 42

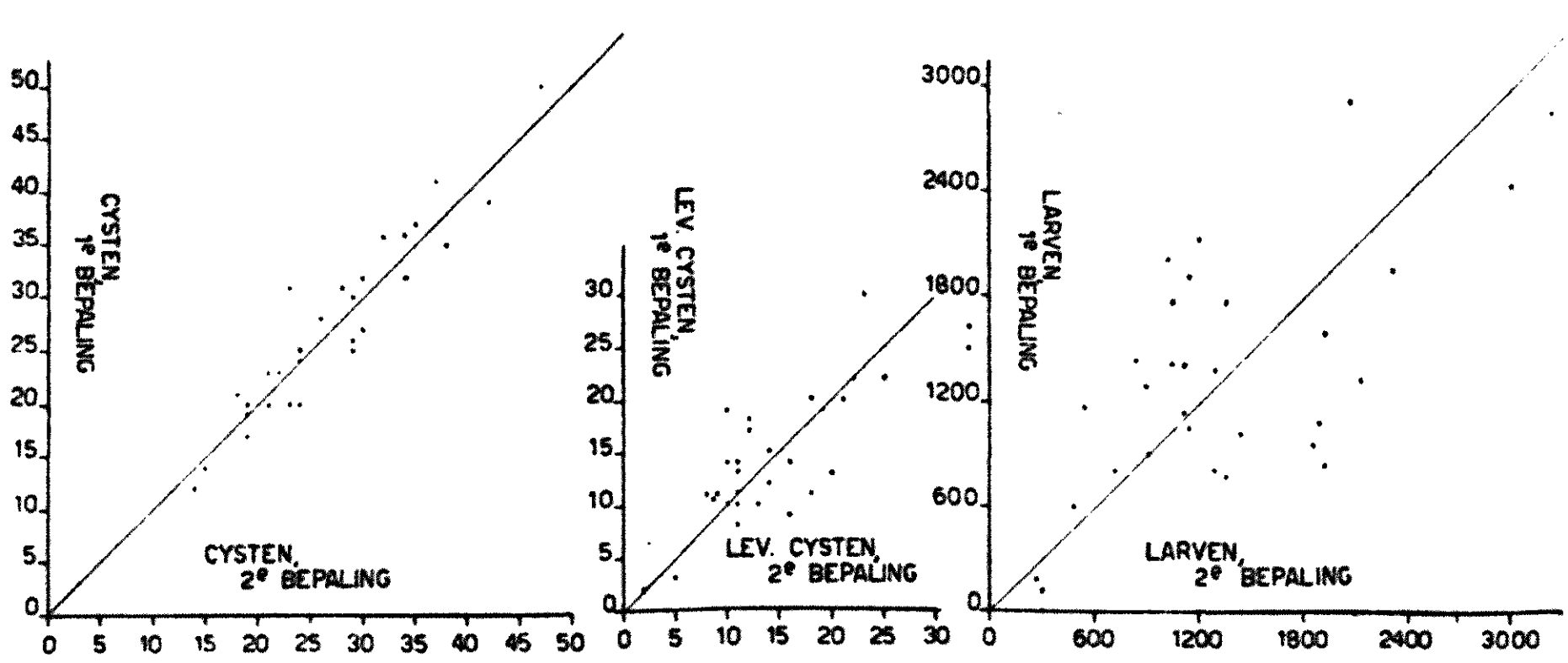
De resultaten van het onderzoek van verschillende monster-series (1, 2 enz.), waarbij aan elk monster één bepali verricht werd door verschillende personen (A, B enz.). Uitkomsten steeds per 20 cc grond

c = cysten, lc = levenskrachtige cysten, l = larven
** = betrouwbaar bij het 95 %-punt*
*** = betrouwbaar bij het 99 %-punt*

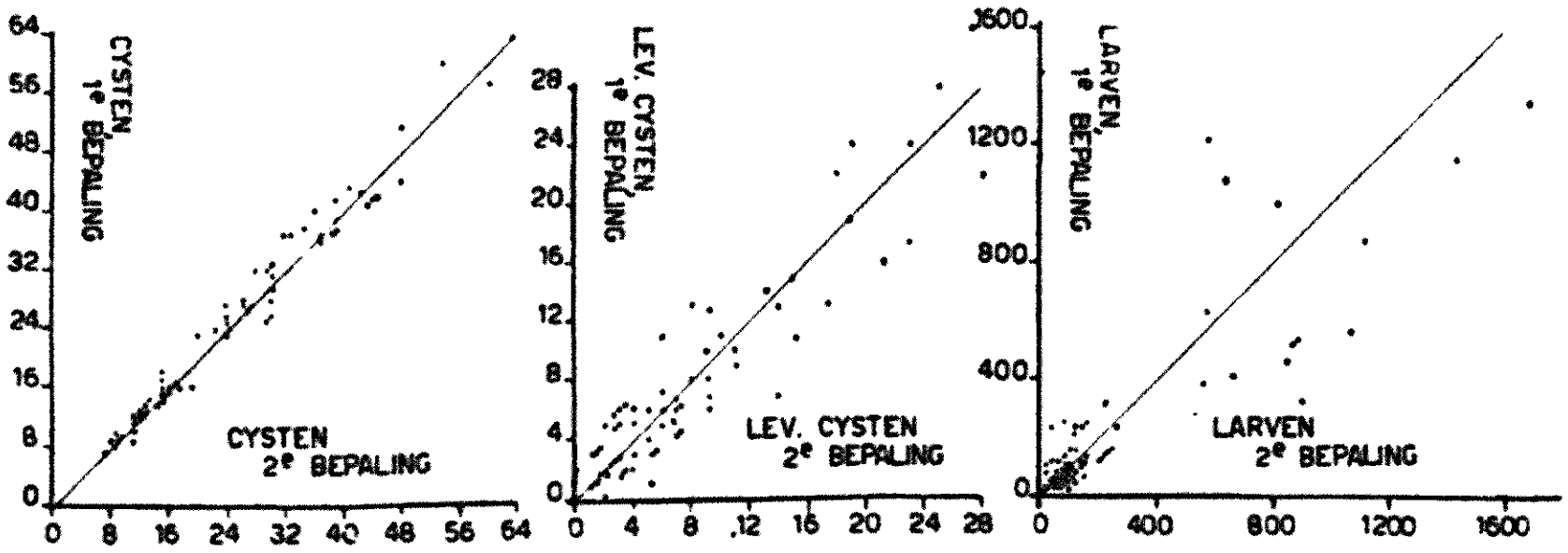
Monster-series		Personen, die per monster één bepaling verrichtten								F-waarde	$\sigma_{\bar{x}}$ (Standaard-afwijking van de gemiddelden per persoon, in % van het algemeen gemiddelde)	σ (Standaard-afwijking va de enkele bep ling, wannee alle systemat sche invloede uitgeschakel zijn, in % v het algemee gemiddelde)
		A	B	C	D	E	F	G	H			
1. 30 monsters, 3 personen	c	34,2	35,5	35,3						0,68	3	14
	lc	14,5	19,3	21,0						15,0**	5	26
	l	1108	1085	1850						21,8**	7	38
2. 48 monsters, 3 personen	c	53,5	53,2	57,3						4,16*	2	14
	lc	13,9	14,4	13,5						0,46	5	33
	l	804	597	563						10,9**	8	56
3. 30 monsters, 3 personen	c	68,9	64,1	71,1						4,08*	3	16
	lc	17,8	14,1	15,1						5,60**	5	29
	l	734	543	635						3,52*	8	44
4. 80 monsters, 2 personen, elk met 2 afzonderlijke series	c	62,1	64,1	57,5	57,8					3,7*	3	25
	lc	36,0	36,6	22,9	21,6					44,5**	4	38
	l	3114	3132	2941	2804					0,95	5	48
5. 8 monsters, 4 personen, elk met 2 afzonderlijke series	c	25,8	24,3	31,0	29,3	31,1	31,1	38,1	38,5	12,76**	5	13
	lc	12,8	14,5	11,4	11,4	14,3	15,4	13,5	14,3	1,20	10	28
	l	1371	1362	1334	1357	1146	983	1078	1371	1,10	12	35
Gemiddeld	c											16,4
	lc											30,8
	l											44,2



Zandgrond
(100 paren)



Dalgrond
(30 paren)



Zavelgrond
(64 paren)

Afbeelding 56. Correlatie tussen de aantallen cysten, resp. levenskrachtige cysten resp. larven van twee gelijkwaardige bepalingen, die telkens door dezelfde persoon van hetzelfde monster zijn verricht.

(1, 2 enz.), waarvan aan elk monster één bepaling verricht werd door verschillende personen (A, B enz.). Per serie werd een wiskundige analyse toegepast, waarbij de gemiddelde uitkomst van elke persoon werd berekend, met de F-waarde als maatstaf voor de betrouwbaarheid van de verschillen tussen deze personen en met de standaardafwijking van de enkele bepaling (σ) als maat voor de toevalsfouten, die elke persoon maakt.

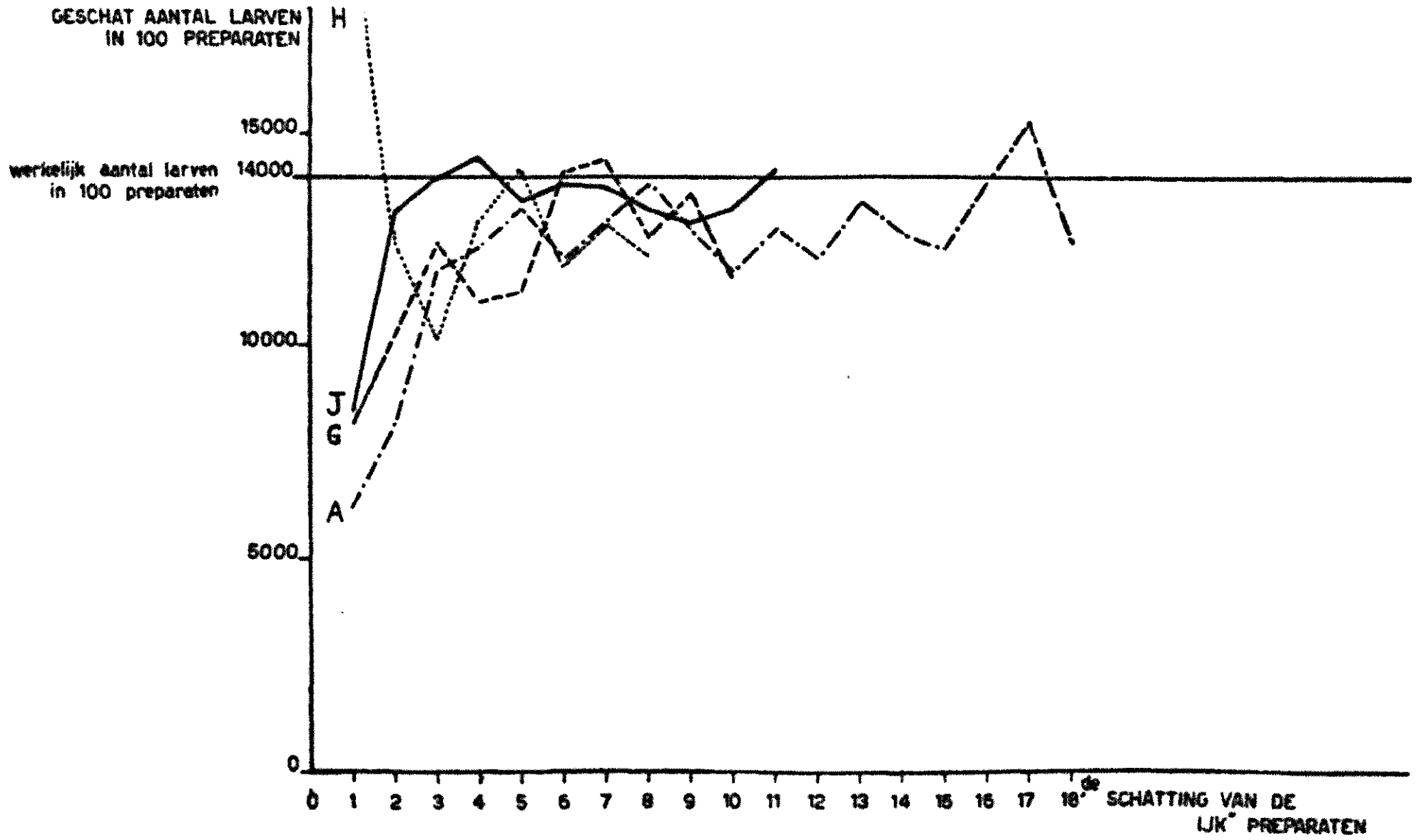
Duidelijk blijkt, dat bij één enkele bepaling per monster van 20 cc grond een vrij grote standaardafwijking optreedt, namelijk gemiddeld volgens tabel 42:
16 % voor het aantal *cysten*, 31 % voor het aantal *levenskrachtige cysten* en 44 % voor het aantal *larven*.
Wanneer men een gehele serie monsters door dezelfde persoon laat onderzoeken, behoeft men voor het maken van vergelijkingen binnen die serie alleen met deze fouten-marge rekening te houden. Duidelijk blijkt echter, dat men voor het verkrijgen van nauwkeurige uitkomsten altijd vele bepalingen zal moeten verrichten. Bij n herhalingen zijn deze standaardafwijkingen $\frac{1}{\sqrt{n}} \times$ zo groot. Daarnaast blijkt echter een persoonlijke invloed van de onderzoeker aanwezig te zijn, die als regel voor het aantal *cysten* matig, voor het aantal *levenskrachtige cysten* en *larven* vrij groot zijn kan.
Wanneer dus de resultaten van één serie monsters, behalve onderling, vergeleken moeten worden met de resultaten van andere jaren en/of de resultaten van andere onderzoekers, dan zal men deze persoonlijke invloed moeten nivelleren, door van de gehele serie een bepaling te laten verrichten door 3–4 onderzoekers. Bovendien kunnen na elke serie de personen met afwijkende resultaten zichzelf soms corrigeren, aangezien deze systematische afwijkingen altijd in verband staan met een verkeerde handelwijze of het inzicht van de persoon.

De systematische verschillen tussen verschillende personen worden kleiner dan in het voorafgaande is vermeld: door de hoeveelheid grond van de bepaling te wegen of automatisch af te meten, door goede instructies ten aanzien van de beoordeling van de levenskrachtigheid van de cysten en door het schatten van het aantal larven bij elke onderzoeker geregeld te controleren met behulp van permanente preparaten met een bekend aantal larven.

Tabel 43 geeft voor 4 grondsoorten aan welke verschillen er optreden, wanneer 6 personen telkens 20 cc grond afmeten met hetzelfde koperen maatje, dat juist tot de rand gevuld dient te worden. Elke persoon vulde het maatglaasje 10 × uit elk van de 4 monsters, terwijl de hoeveelheid grond tot in grammen nauwkeurig werd gewogen.

TABEL 43 *Gewicht in grammen van 20 cc grond als gemiddelde van 10 metingen, verricht door 6 verschillende personen, bij 4 verschillende grondsoorten*

Personen	Gondsoorten				
	Duinzand	Zandgrond	Dalgrond	Kleigrond	Gemiddeld
A	29,2	24,3	21,4	24,3	24,80
B	29,5	24,2	21,2	24,2	24,78
C	29,5	23,9	20,8	24,0	24,55
D	29,5	24,3	21,1	23,9	24,70
E	29,2	24,4	20,9	24,5	24,75
F	31,8	26,2	22,8	25,6	26,60
F-waarde . .	26,5**	29,0**	26,4**	17,9**	93,4**
$\sigma_{\bar{x}}$	0,19	0,15	0,14	0,15	0,080
$\sigma_{\bar{x}}$	0,613	0,485	0,452	0,462	0,507

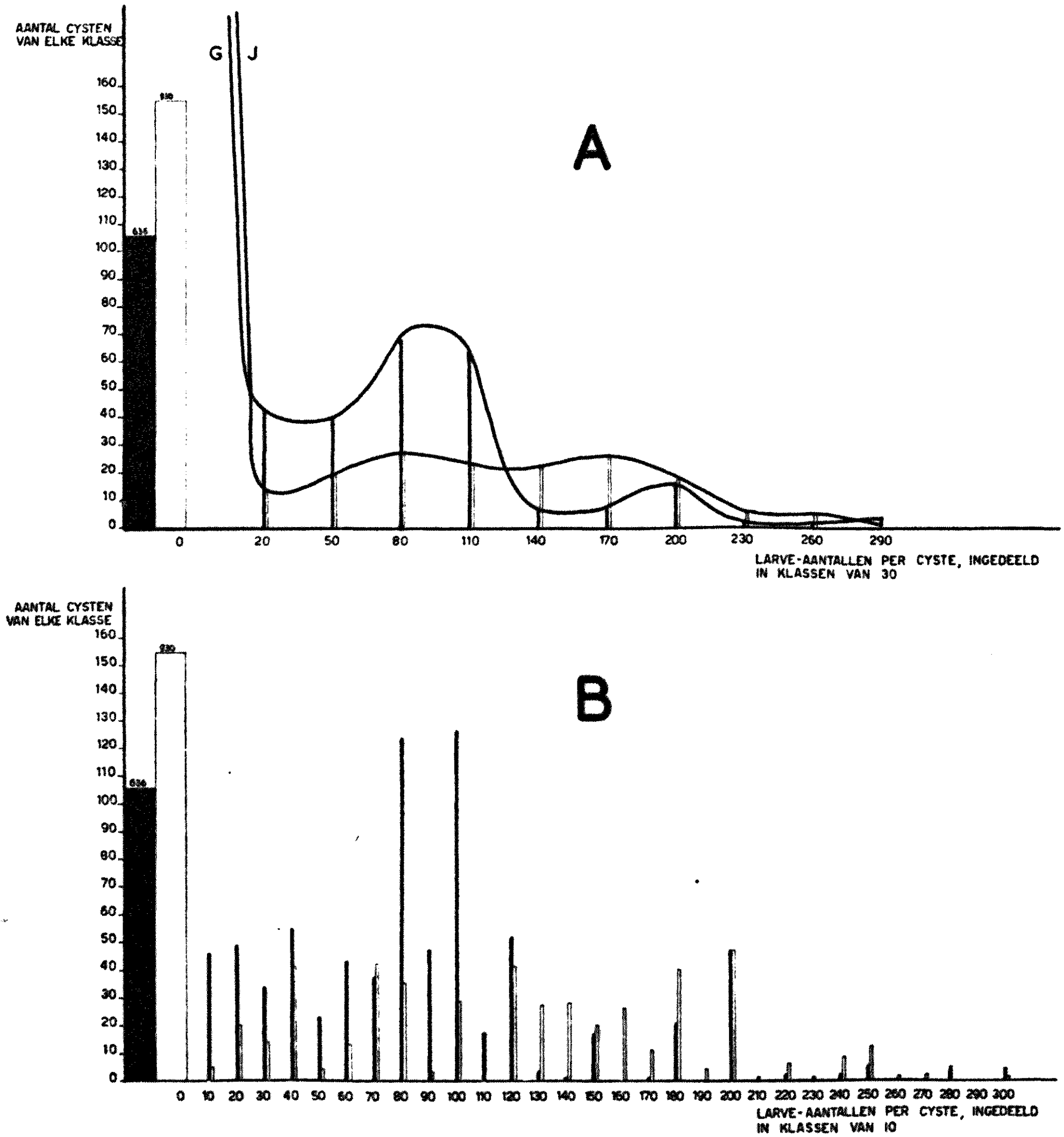


Afbeelding 57. Het geschatte aantal larven in 100 permanente ,,ijk"-preparaten bij opeenvolgende schattingen, volgens 4 verschillende personen.

Duidelijk blijkt, dat deze systematische verschillen zeer groot kunnen zijn, namelijk ongeveer 8 % tussen de beide uiterste personen C en F. Aangezien de toevalsverschillen bij elk van de grondsoorten veel kleiner zijn, namelijk ongeveer 2 %, zal men het afmeten kunnen handhaven, echter met bijzondere voorschriften ten aanzien van het vullen, vooral het aanstampen van de maatjes. De systematische verschillen in aantal cysten bij verschillende personen in tabel 42 kunnen voor een groot deel verklaard worden uit het ontbreken van voldoende voorschriften hieromtrent.

Ter contrôle op het beoordelen van de cysten-inhoud werden 100 preparaten met een stukgedrukte cyste in Canada-balsem gemaakt. Periodiek beoordeelt elke onderzoeker de hele serie in enkele minuten, waarbij de aantallen gaaf uitziende (in dit geval weliswaar dode) larven worden geschat en genoteerd. Een analyse van het resultaat maakt correctie van het oordeel over bepaalde cysten mogelijk en ontneemt aan het schatten een deel van het subjectieve karakter.
Afbeelding 57 toont het resultaat van het ,,ijken" van 4 personen, die bij de eerste schattingen onbekend waren met de aard van het werk. Na enkele beurten blijkt het geschatte aantal larven van alle preparaten, dus gemiddeld, steeds minder dan 20 % af te wijken van het werkelijke, getelde aantal.
De afbeeldingen 58 A en B tonen aan, dat niet alleen de som van de aantallen larven van de gehele serie van belang is, doch ook de individuele aantallen. De afbeeldingen geven weer de frequentie-verdeling van de larven-aantallen per cyste van dezelfde aaltjespopulatie, volgens de schattingen van twee personen, G en J, die volgens de ijk-preparaten gemiddeld even hoog zouden schatten (zie afbeelding 57). G blijkt alle cysten met een geringe inhoud leeg genoemd te hebben en er tevens bepaalde voorkeursgetallen, bijvoorbeeld 80, 100, 120, 200, op na te houden, terwijl J juist deze getallen angstvallig vermijdt. In werkelijkheid zal de verdeling in elk geval vloeiend moeten zijn en voor beiden gelijk.

In de voorgaande tabellen van dit hoofdstuk (tabellen 15*a* t/m 39) wezen in 36 ge-



Afbeelding 58. De frequentie-verdeling van de larvenaantallen per cyste van dezelfde aaltjes-populatie, volgens de schattingen van 2 personen, G en J.

vallen zowel het aantal *levenskrachtige cysten* als het bijbehorende aantal *larven* op het afwezig zijn van een reëel verschil in aaltjes-concentratie, hetgeen blijkt uit het feit dat de F-waarden van de „analysis of variance" bij beide onbetrouwbaar zijn.
Een reëel verschil blijkt in vrijwel alle gevallen door beide maatstaven even scherp en betrouwbaar gemeten te zijn, hetgeen blijkt uit tabel 44. Hierin is elke F-waarde, die voor één der beide maatstaven wijst op een betrouwbaar verschil, vergeleken met de F-waarde van de andere maatstaf. In 38 gevallen was de betrouwbaarheid van de uitkomst volgens beide maatstaven gelijk; in 10 gevallen gaf *levenskrachtige cysten* een hogere en in 3 gevallen een lagere F-waarde dan *larven*. Hoewel *larven* biologisch een nauwkeuriger maat is dan *levenskrachtige cysten*, blijkt de grote standaardafwijking van de eerste ondanks alle voorzorgen dit voordeel weer op te heffen. Beide maatstaven zijn in onze proeven ongeveer even goed geweest.

TABEL 44

Vergelijking van de betrouwbaarheid van het aantal levenskrachtige cysten en het aantal larven als maatstaf voor verschillen in aaltjes-concentratie

* = *betrouwbaar bij het 95 %-punt*
** = *betrouwbaar bij het 99 %-punt*

Volgens tabel no	F-waarde		Volgens tabel no	F-waarde	
	Levenskrachtige cysten	Larven		Levenskrachtige cysten	Larven
15*a*	17,7 **	35,5 **		12,0 **	15,7 **
21	4.30**	2,15*		14.8 **	11.54**
22	3,00*	3,18*		10,56**	8,17**
	27,2 **	12,8 **		8,1 **	7,3 **
27	14,9 **	34,4 **		11,3 **	10,8 **
	36,2 **	51,7 **		10,7 **	8,7 **
	17,5 **	16,3 **	38	8,59**	7,35**
	11,5 **	7,0 **		3,90*	4,00*
	18,0 **	10,4 **		5,54*	10,04**
	21,0 **	18,9 **	39	3,47*	3,53*
	91,0 **	79,7 **		4,82**	2,45
	72,5 **	161,1 **		3,50*	4,75**
	42,9 **	28,4 **		4,28*	1,98
	67,8 **	43,6 **		10,2 **	66,5 **
28	25,8 **	17,0 **		22,0 **	14,4 **
	86,9 **	67,6 **		6,12**	3,05*
	334,5 **	177,2 **		7,16**	0,86
	181,8 **	162,7 **		3,93*	5,04*
35	10,6 **	0,00		3,64*	2,64
	7,44**	5,87*		3,14*	7,08**
	5,17*	5,79*		11,9 **	113,0 **
36	4,91*	4,78*		4,49**	3,08*
	13,2 **	1,67		8,13**	3,33**
	12,20**	7,14**		8,34**	4,08**
37	7,84**	6,47**		4,14*	4,72*
	18,1 **	10,5 **			

Conclusies

De bovenbeschreven laboratorium-methode voor quantitatief grondmonsteronderzoek is eenvoudig en doelmatig. De capaciteit is niet kleiner dan van andere tot nu toe bekende methodes, terwijl naast elkaar steeds de aantallen *cysten*, *levenskrachtige cysten* en *larven* worden verkregen. De betrouwbaarheid wordt vergroot door de eenvoud van de methode (waardoor eventuele foutenbronnen eenvoudig van aard en gemakkelijk te herkennen zijn), doordat alle cysten individueel worden beoordeeld (hetgeen van belang is, zodra aardappelaaltjes naast andere Heterodera's voorkomen) en doordat het aantal bepalingen van elk monster zonder bezwaar naar wens kan worden vergroot. De grootste bezwaren liggen in het visueel moeten beoordelen van de levenskrachtigheid van de cysten en in het moeten schatten van de hoeveelheden larven, doch dezelfde bezwaren treden in dezelfde mate bij elke tot nu toe bekende methode op, terwijl ze daar als regel minder goed zijn te ondervangen. Voor vergelijking binnen dezelfde serie monsters kan één onderzoeker bij 4 bepalingen aan 20 cc per monster resultaten bereiken, die voor *cysten* tot op 8 %, voor *levenskrachtige cysten* tot op 15 % en voor *larven* tot op 22 % nauwkeurig zijn. Voor vergelijking van de resultaten met die van andere jaren en/of andere onderzoekers is het nodig de persoonlijke invloed te nivelleren door van de gehele serie een bepaling te laten verrichten door 3–4 onderzoekers. Grotere nauwkeurigheid dan bij 4 bepalingen per monster zal men als regel beter bereiken door *meer gelijkwaardige monsters* (= veldjes) te nemen dan door *meer*

bepalingen per monster, aangezien het nemen van het monster dan een grotere foutenbron is dan het laboratorium-onderzoek. Wanneer bij vergelijkende proeven elk object op 3–4 verspreid liggende veldjes voorkomt, van elk veldje 1 monster genomen wordt en per monster 3–4 bepalingen door verschillende personen worden verricht, dan is volgens de voorgaande tabellen van dit hoofdstuk de variatie-coëfficiënt (standaardafwijking van het gehele onderzoek in procenten van de gemiddelde uitkomst): 5–26, gem. 12 % voor *cysten*; 6–44, gem. 20 % voor *levenskrachtige cysten*; 4–55, gem. 27 % voor *larven*. Deze variatie-coëfficiënten blijken hoger naar mate de proefvelden lichter besmet zijn en naar mate de verdeling van de aaltjes onregelmatiger is. Een grotere nauwkeurigheid dan 5 % is zelfs op zwaar en gelijkmatig besmette velden niet gemakkelijk te verkrijgen.

Dank zij het quantitatieve grondmonsteronderzoek is inzicht verkregen in de vermeerderingssnelheid van het aaltje, de dynamiek van de besmettingsgraad, het ontstaan van de plekken, de draagkracht van het aardappelgewas en het effect van verschillende chemische bestrijdingsmiddelen, gewassen, bemestingen en behandelingen op de aaltjespopulatie. Daarnaast heeft het de basis gelegd voor het eventueel geven van adviezen ten aanzien van de teelt van vatbare gewassen op besmette grond.

HET QUALITATIEVE GRONDMONSTERONDERZOEK

Doel

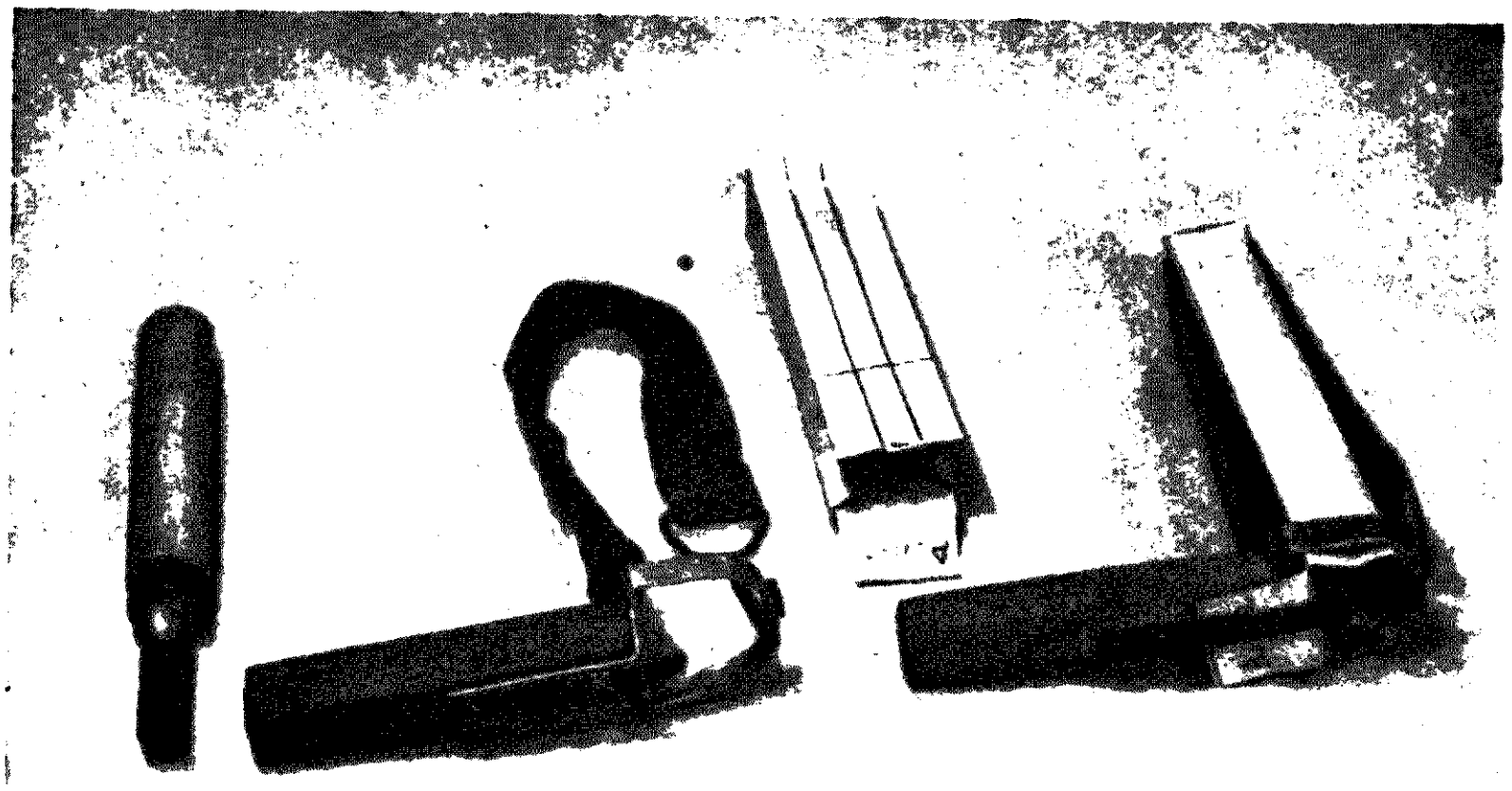
Het qualitatieve grondmonsteronderzoek beoogt de opsporing van het aardappelaaltje in zó geringe concentratie, dat het aan het gewas nog niet te vinden is, of op een zodanig tijdstip, dat het constateren aan het aardappelgewas onmogelijk is, bijvoorbeeld tijdens de verbouw van onvatbare gewassen, tijdens de winter of aan meegevoerde grond of producten. Ook het negatieve resultaat kan van waarde zijn als aanbeveling of export-garantie.

Als bij alle monsteronderzoek geldt het bezwaar, dat het monster slechts een klein deel omvat van het universum, dat het vertegenwoordigt. In dit geval kan *wel* een enkele cyste in het monster, echter *niet* een enkele cyste in het betreffende perceel aangetoond worden. Deze fundamentele restrictie is bij het opsporen en keren van deze nieuwe parasiet een bezwaar, dat echter klein wordt, doordat slechts op een beperkt aantal velden een juist niet aantoonbare aaltjes-populatie voor kán komen, namelijk op die velden, waar een eerste infectie plaats heeft gehad en waar tevens een zo eenzijdige teelt van aardappelen of tomaten is gedreven, dat deze enkele cysten zich voortdurend hebben kunnen vermeerderen. Het grondmonsteronderzoek kan in elk geval een aaltjesconcentratie aantonen, die enkele honderden malen kleiner is dan bij ziekte in het gewas, terwijl het systematisch en op elk tijdstip uitgevoerd kan worden. Vooral voor landen als Nederland, waar opsporing van de eerste haarden noodzakelijk en het geven van garanties ten aanzien van de agrarische export mogelijk en gewenst is, is dit qualitatieve onderzoek van belang.

Techniek

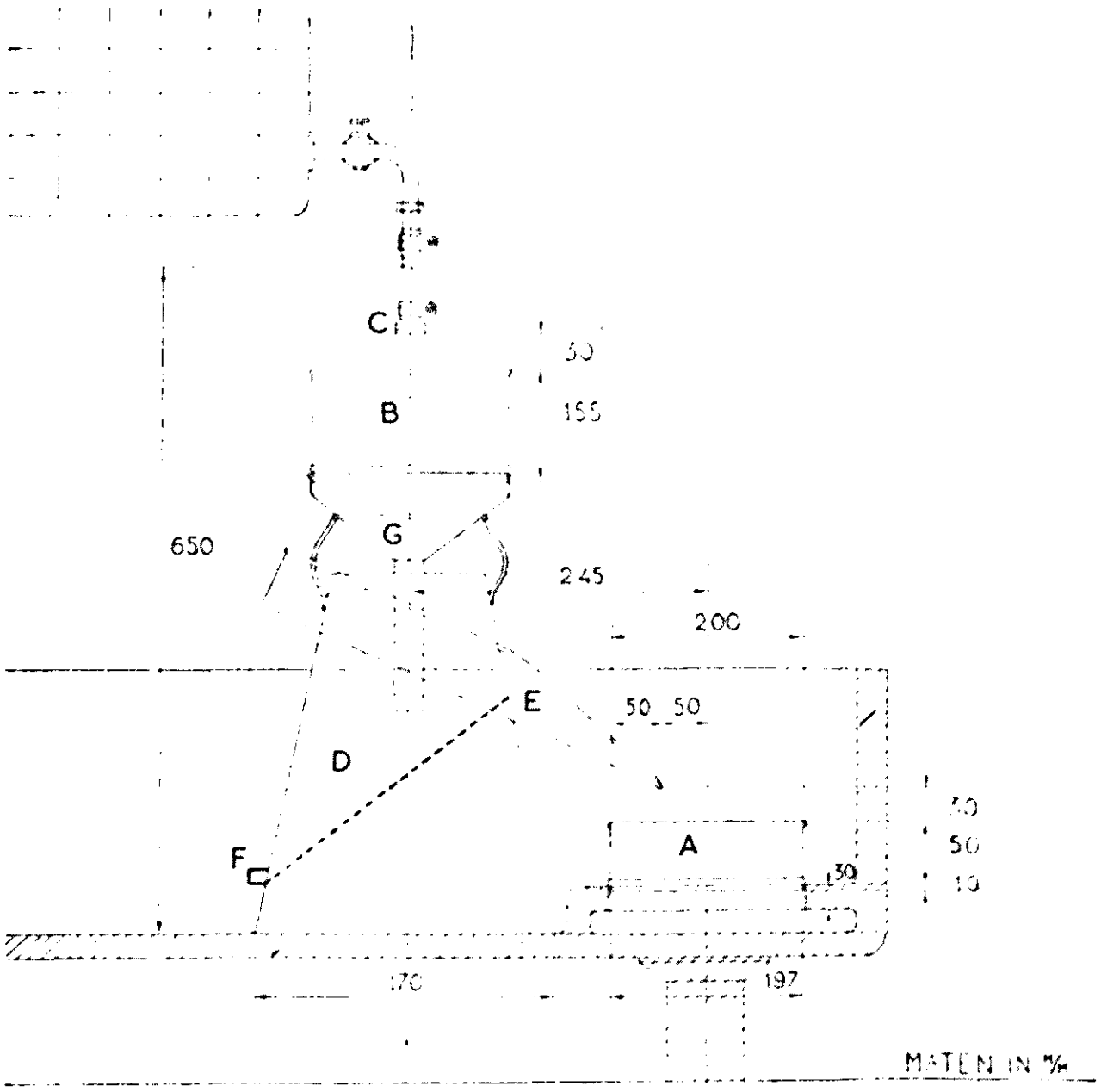
Van een terrein tot $\frac{1}{3}$ ha wordt één grondmonster genomen ter grootte van ongeveer 230 cc, waarvan na drogen ongeveer 200 cc overblijft. Grotere percelen worden onderverdeeld. Bij een oriënterend onderzoek is het doelmatiger om tot 1 ha per monster te gaan.

Het nemen geschiedt met een 1 cm wijde boor. Aangezien de aaltjesverdeling in licht besmette grond in horizontale richting onregelmatiger is dan in verticale richting, is de boor slechts 6 cm lang, waardoor veel ($\pm$ 60) steken per monster genomen kunnen worden, zij het tot geringe diepte. Elke steek wordt rechtstreeks afgestreken in een



Afbeelding 59. Boor, beugel en zakje bij het qualitatieve grondmonsteronderzoek.

Afbeelding 60. Verzendkist, droogmandje en droogkast bij het qualitatieve grondmonsteronderzoek.

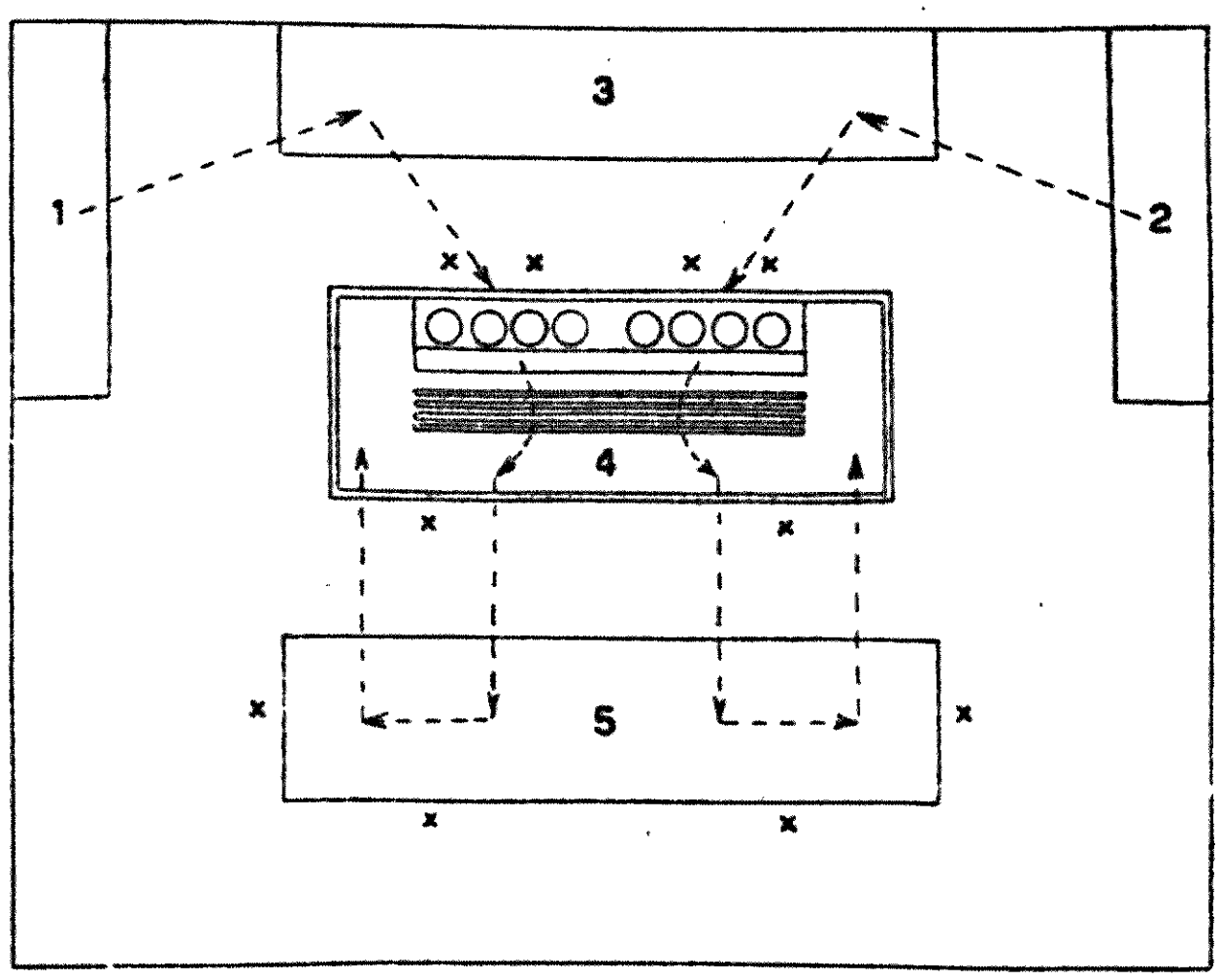


Afbeelding 61. Gewijzigde Fenwick-kan voor het scheiden van grond en cysten.

Afbeelding 62. Laboratorium voor qualitatief grondmonsteronderzoek op aardappelaaltje.

grondmonsterzakje, dat gedragen en opengehouden wordt in een eenvoudig beugeltje (afbeelding 59). Van de 60 steken per monster worden er 50 regelmatig verspreid genomen, terwijl er 10 worden genomen op plaatsen, waar de meeste kans op locale infecties met werktuigen enz. bestaat (ingang of voorkant van het perceel, aardappelkuilen enz.). Gelijkmatig verspreide besmetting geeft bij het nemen van het monster geen problemen. Aangezien locale infecties als regel in de ploegrichting worden uitgerekt, is het verantwoord om de gangen over het perceel loodrecht op de ploegrichting te leggen en daarbij de afstand *tussen* de gangen tweemaal zo groot te nemen als de afstand tussen de steken *in* de gangen, hetgeen arbeid bespaart. Men schat dus de oppervlakte van het perceel, deelt deze door 50 om de oppervlakte per steek te vinden en maakt hiervan in gedachten een rechthoek met zijden van 2 : 1.
De grondmonsterzakjes zijn lang en smal en voorzien van een lip. Zwarte strepen geven de maat van 230 cc aan, zodat de monsternemer kan zien of hij zijn 60 steken bij een volgend monster eventueel iets groter of kleiner moet nemen om de gewenste maat nog beter te benaderen.
Het monsternummer wordt geplaatst op de lip van het zakje, dat daarna wordt toegevouwen en in een speciale verzendkist wordt gepakt.
Bij aankomst in het laboratorium worden de monsters op volgorde in droogmandjes geplaatst, waarna ze in droogkasten gedroogd (hetgeen door de langgerekte vorm van de zakjes en de keuze van vochtdoorlatend papier in 1 dag bij 30 °C is geschied) en daarna onderzocht worden (afbeelding 60).

Bij het onderzoek worden cysten en grond gescheiden met behulp van gewijzigde Fenwick-kannen (69,104), volgens afbeelding 61. De genummerde lip wordt van het zakje gescheurd en maakt als index de rondgang mee in de fijne zeef A (maaswijdte = 0,25 mm). Het gehele monster wordt uitgestort op de grove zeef B (maaswijdte 1 mm). Broes C (een mystifyer-sproeidop met een doorboord verdeelplaatje om de sproeikegel vol te maken, en een tot 4 mm verwijd dekplaatje) sproeit met een volle kegel de grond met de cysten door de grove zeef in kan D. Hierop zijn vaste steunbeugels gemaakt voor de zeef en hierin zijn een schuine bodem en een uitlaat gemaakt om het gemakkelijk reinigen mogelijk te maken. De grove delen blijven op zeef B, de zware delen blijven in kan D, de fijne delen en het water verdwijnen via kraag E door zeef A. Op zeef A blijven dan de lichte delen tussen 0,25 en 1 mm, waarbij alle cysten, achter.[1])



Afbeelding 63. Plattegrond van het laboratorium voor qualitatief grondmonsteronderzoek.

[1]) Alleen wanneer een aardappelgewas ontijdig wordt gerooid, kunnen in een grondmonster ongeveer 10 % cysten voorkomen, die de zeef van 0,25 mm passeren. Deze „noodrijpe" cysten zijn voor 95 % leeg en bevatten zelden meer dan enkele tientallen larven.

Bij een juiste instelling van de waterstroom-sterkte kan een monster van 200 cc grond in enkele minuten tot één of enkele cm^3 (bij turfgrond als regel meer) worden verkleind met behoud van de cysten. Daarna wordt de grove zeef B van de steunbeugel genomen en gereinigd. De kan D wast zich zelf schoon, zodra de rubberstop F wordt verwijderd, terwijl door het oplichten van trechter G de kraag E schoon wordt gespoeld. Zeef A wordt overgereikt en vervangen door een schone zeef, waarna het toestel weer bedrijfsklaar is. De inhoud van zeef A wordt gespoeld in een witte porseleinen kom, die op de onderzoektafel wordt geplaatst. Bij het serie-onderzoek wordt elke kom zekerheidshalve door twee personen beoordeeld (zie afbeelding 62 en 63). [1]) De eerste persoon verzamelt de cysten en andere verdachte lichaampjes uit de kom evenals bij het quantitatieve onderzoek, plaatst ze op een object-glas en beoordeelt en sorteert ze onder een binoculair. De tweede persoon beoordeelt dezelfde kom en hetzelfde object-glas met lichaampjes en bepaalt eventueel van een aantal cysten van het aardappelaaltje de inhoud met het drukglaasje volgens afbeelding 53. Zodra veel van deze cysten voorkomen, kan hun aantal in de kom worden geschat. Op deze wijze wordt zowel het onbesmet-zijn als het besmet-zijn van een monster zekerheidshalve door twee personen vastgesteld, terwijl de mate van besmetting globaal wordt bepaald. Daarna wordt het nummer uit de kom genomen en bij de resultaten genoteerd, waarna de kom wordt leeggestort en gereinigd.

Capaciteit

Afhankelijk van de grondsoort, van het voorkomen van besmette monsters en van het meer of minder voorkomen van cysten van andere aaltjes of van op cysten gelijkende lichaampjes kan een ploeg van 4 à 5 laborantes met een batterij van 4 spoel-apparaten 200–500 monsters per dag (7½ uur) verwerken, wanneer deze monsters gedroogd aanwezig zijn. De kosten van het onderzoek in het laboratorium behoeven niet meer dan f 0,25 per monster te bedragen.

Betrouwbaarheid

De betrouwbaarheid van het nemen van het monster staat en valt met het aantal steken per monster of, door de beperkte monstergrootte, met het aantal monsters per oppervlakte. Op blz. 182 is reeds berekend, dat bij percelen groter dan ⅓ ha de eerste kleine aaltjesplekken kunnen ontsnappen. Een verscherping van het onderzoek wordt verkregen door herbemonstering per kleine oppervlakten rondom een ontdekte haard.

Bij het laboratorium-onderzoek kunnen duidelijk besmette monsters, met bijvoorbeeld 5 cysten per monster, zonder uitzondering worden gevonden. Belangrijk bij dit onderzoek is echter het kunnen vinden van een enkele cyste in het monster en het vermijden van verontreiniging van onbesmette monsters, aangezien het vinden van een enkele cyste in Nederland zware consequenties meebrengt ten aanzien van het betreffende perceel.

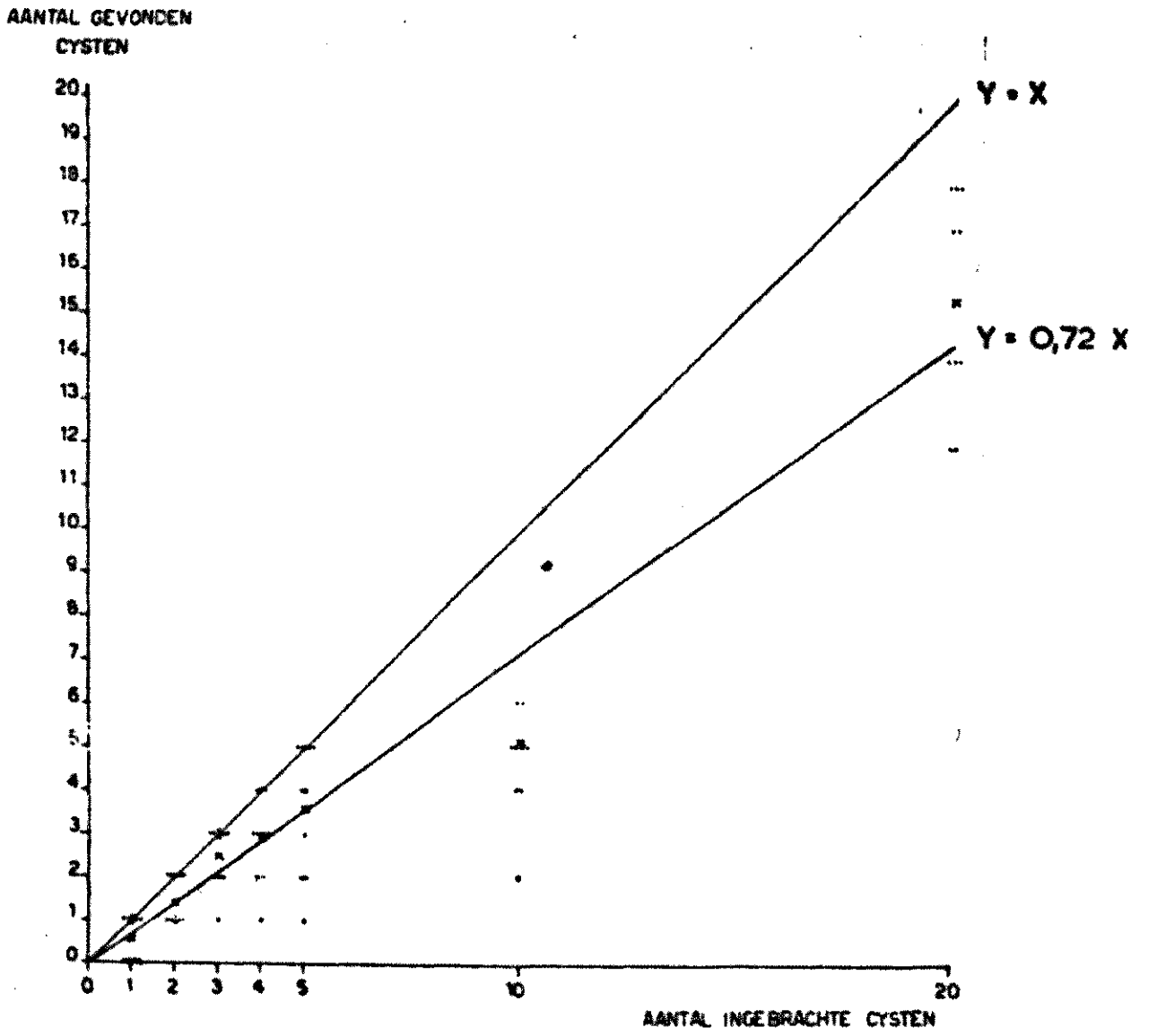
Belangrijke foutenbronnen worden bij het onderzoek vermeden: *a*) door de grond rechtstreeks in de zakjes te brengen en vanuit de zakjes rechtstreeks in het spoel-apparaat; *b*) door het overschrijven van nummers overbodig te maken; *c*) door het grondig reinigen van de apparatuur, vooral van de fijne zeven, waarop het geconcentreerde cysten-materiaal terecht komt, terwijl een zeef zich uiteraard niet gemakkelijk laat reinigen; *d*) door de uiteindelijke beoordeling door twee personen onafhankelijk van elkaar te laten verrichten.

Uit de aard van het onderzoek, dat bij één cyste zijn beslissing neemt, blijkt, dat het

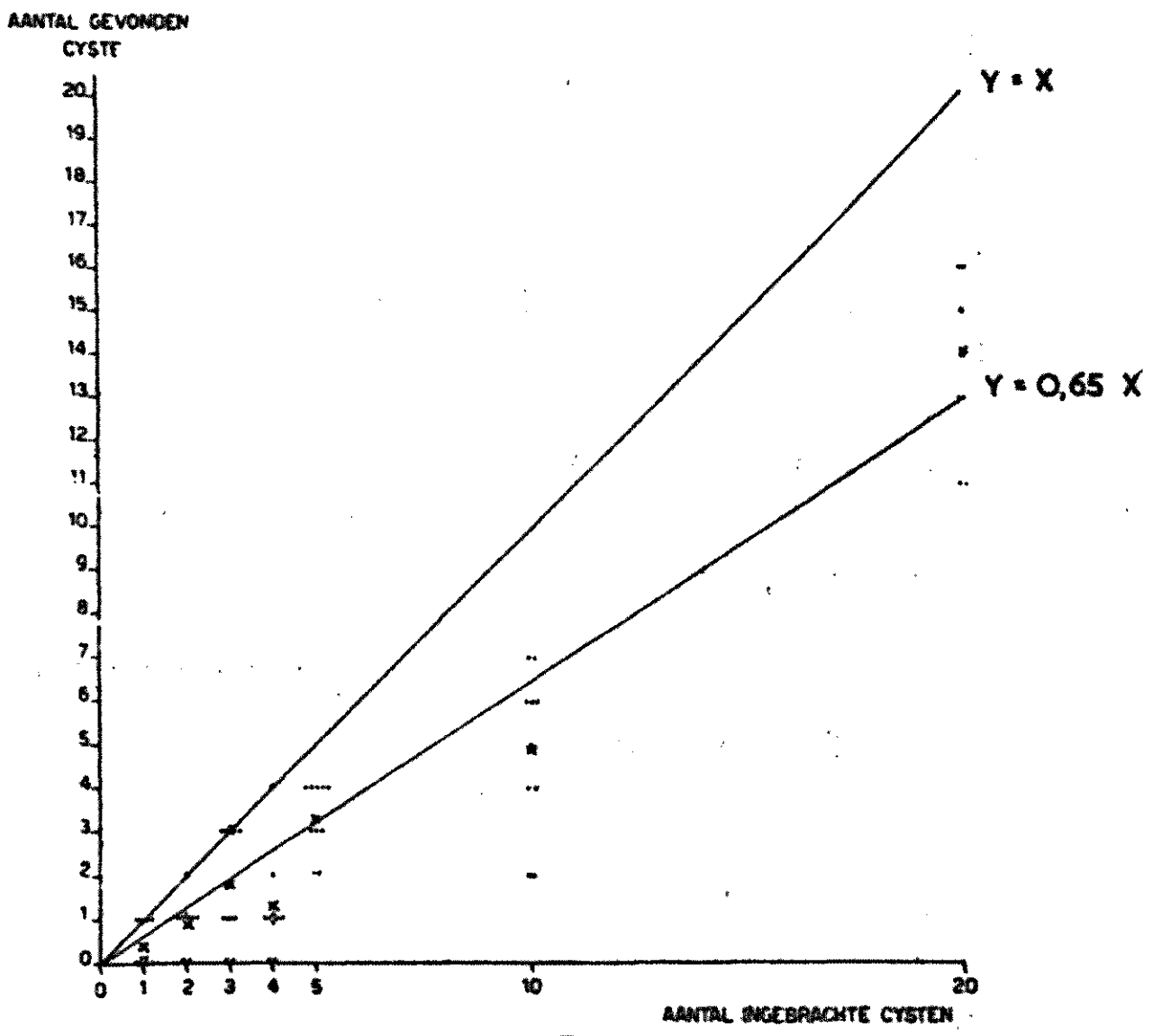
[1]) De opstelling van de apparatuur werd in principe ontleend aan het laboratorium van de „Agricultural Entomology Division, Queen's University", te Belfast, dat het eerste goed uitgeruste bedrijfslaboratorium op dit gebied mag heten.

geen groot bezwaar is: *a*) als het monster enkele of zelfs tientallen cc afwijkt van de voorgeschreven inhoud; *b*) als er op de grove zeef enkele cc grond achterblijven; *c*) als er eventueel in de spoelkan enkele procenten van de cysten achter zouden blijven; *d*) als er eventueel enkele procenten van de cysten door de fijne zeef zouden ontsnappen. Al deze factoren zijn eerst van enig belang, zodra het een monster met 1 cyste betreft, aangezien de kans op het vinden van die ene cyste ongeveer evenredig is met het deel van het monster, dat volgens de regels wordt verwerkt. Wanneer de helft van het monster zou worden doorgespoeld, respectievelijk 50 % van de cysten niet op de fijne zeef terecht zou komen, dan eerst zou het monster met 1 cyste grote kans lopen om dientengevolge onbesmet te worden genoemd, terwijl bij monsters met 2 of meer cysten zelfs dan nog geen gevaar daarvoor zou bestaan. Bij de rationalisatie van de methode is hiervan steeds gebruik gemaakt.

Afbeelding 64 A geeft proefondervindelijk de betrouwbaarheid van het onderzoek in het moeilijkste geval weer, namelijk bij licht besmette en onbesmette monsters, die dóór elkaar zonder voorkennis van de onderzoekers in normaal arbeidstempo werden onderzocht. Afbeelding 64 B geeft hetzelfde voor het onderzoek van een gelijkvormige serie monsters door een andere ploeg onderzoekers. Onbesmette monsters werden hierbij ten dele voorzien van bekende aantallen cysten (0, 1, 2, 3, 5, 10 of 20) van het aardappelaaltje.



A



B

Afbeelding 64. Verband tussen het aantal gevonden cysten en het aantal ingebrachte cysten, wanneer een groot aantal onbesmette en lichtbesmette monsters (met 0, 1, 2, 3, 4, 5, 10 en 20 cysten) door elkaar worden onderzocht in normaal arbeidstempo.

Van de 100 monsters van de eerste serie werden er 94 juist beoordeeld als besmet of onbesmet. 4 van de 70 besmette monsters, alle 4 met 1 cyste, passeerden als onbesmet; omgekeerd werd in 2 van de 30 onbesmette monsters 1 cyste geconstateerd. Bij geen der overige monsters werden te veel cysten geconstateerd.

Van de 100 monsters van de tweede serie werden er 88 juist beoordeeld. 6 monsters met 1; 2 monsters met 2; 2 monsters met 3 en 2 monsters met 4 cysten passeerden als on-

besmet. Bij geen der besmette en onbesmette monsters werden te veel cysten gevonden. In beide series is het aantal, dat wordt gevonden, steeds een bepaald percentage van het aantal ingebrachte cysten, namelijk 72 en 65 %, berekend door op de gemiddelde waarnemingspunten (kruisjes) een vereffening toe te passen volgens hoofdstuk IV van Van Uven (207). Het *gevonden* aantal cysten wordt voorgesteld door de lijnen $y = 0{,}72\,x$ en $y = 0{,}65\,x$ van de afbeeldingen 64 A en B; het *ingebrachte* aantal cysten door $y = x$. Dit moet eensdeels verklaard worden uit het achterblijven van cysten op de grove zeef en in de spoelkan. Anderdeels is het wellicht een psychologisch verklaarbare reactie van de onderzoeker, die bij zwaarder besmette monsters zich minder concentreert op het vinden van de laatste cysten, aangezien het monster toch reeds besmet is. De kans, dat in een onbesmet monster door het onderzoek een cyste terechtkomt, wanneer het op besmette monsters volgt, is klein, doch is aanwezig. In een dergelijk geval zal het vinden van één cyste eerst herbemonstering en een tweede onderzoek vereisen, voordat hieraan vérgaande consequenties verbonden kunnen worden.

Uit de resultaten blijkt dus, dat ook lichtbesmette monsters bij het laboratoriumonderzoek niet aan de aandacht ontsnappen. Meer dan 50 % van de monsters met één enkele cyste en alle monsters met 5 of meer cysten worden gevonden.

Conclusies

Het hierboven beschreven qualitatieve grondmonsteronderzoek is in Nederland een der sterkste wapenen gebleken om het aardappelaaltje te keren, aangezien het zowel het opsporen van reeds bestaande haarden als het geven van garanties aan producten, die grond kunnen verspreiden, mogelijk heeft gemaakt. Dit is te danken aan de omstandigheid, dat het de aaltjes kan aantonen enige jaren voor het optreden van de ziekteverschijnselen en dat het systematisch, op elk moment en op alle percelen, uitgevoerd kan worden, terwijl de totale kosten niet veel meer dan f 1,— per monster behoeven te bedragen.

In Nederland zijn hierdoor de reeds bestaande haarden vrij zeker alle bekend, terwijl door een onderzoek van ongeveer 100.000 monsters per jaar alle Nederlandse pootaardappelen, bloembollen, boomkwekerijgewassen e.d. de garantie krijgen, dat ze niet zijn verbouwd op besmette grond.

§ 7. NABESCHOUWING

Het falen van quarantaine-maatregelen en van directe bestrijdingsmaatregelen is te verklaren aan de hand van de thans beschikbare gegevens over de biologie van het aaltje, waarvan de voornaamste samengevat zijn in afbeelding 4 op blz. 39.

Bij elke infectie blijkt de incubatie-tijd een aantal jaren te bedragen, gedurende welke reeds weer verspreiding plaats vindt. Deze lange incubatie-tijd, de gemakkelijke verspreiding en de grote aanslagkans van elke cyste zijn de oorzaak, dat de verspreiding niet tot stilstand zal komen, wanneer men de maatregelen beperkt tot de reeds zieke of aantoonbaar besmette percelen. Ook met grondmonsteronderzoek alleen kan men de verspreiding niet geheel voorkomen, doch slechts vertragen.

De directe bestrijding van de rustende aaltjes in de cysten strandt vooral op de grote reproductie-snelheid van enkele overblijvende of weer ingevoerde aaltjes. Een doding van 99 % zal nauwelijks bereikt kunnen worden en zal voor slechts 2 aardappelgewassen een gunstig effect hebben, terwijl de grote resistentie van de cysten, de enorme populatie-dichtheid en het feit, dat de aaltjes door de bouwvoor worden beschermd, altijd een zeer dure behandeling nodig zullen maken. Dit verklaart het mislukken van de bestrijding met chemische middelen en met warmte en door uitdrogen, bevloeien en begraven van de besmette bouwvoor.

De altijd in de cysten achterblijvende latente besmetting maakt, weer met de grote reproductie-snelheid, het gebruik van vanggewassen onrendabel. Toch zal de toepassing ervan ná een hoofdgewas nader bestudeerd moeten worden.

Zolang geen onvatbaar ras gekweekt en geen rendabele repressieve bestrijdingswijze gevonden is, zal men op besmet terrein na elk aardappelgewas zó lang moeten wachten, tot door natuurlijke oorzaken voldoende aaltjes gedood zijn om weer een goed aardappelgewas te kunnen verbouwen. Een ruime vruchtwisseling blijkt hiervoor nodig. Hierbij kunnen grondmonsteronderzoek om de besmettingsgraad te kennen, stalmestbemesting om het risico voor de teelt te verkleinen en vroeg rooien om de aaltjesvermeerdering te remmen van belang zijn, evenals de keuze van het aardappelras. De invloed van de poot-datum en vooral ook het gebruik van activerende stoffen tijdens de verbouw van onvatbare gewassen verdient nader onderzoek.

Bij deze wijze van werken, die in het buitenland meer of minder volledig wordt gevolgd, *blijft* de aardappelmoeheid echter het grootste probleem bij de aardappelteelt.

HOOFDSTUK X

HET GEVAAR VAN DE ZIEKTE EN DE MAATREGELEN DAARTEGEN

§ 1. INLEIDING

De gevaarlijkheid van de aardappelmoeheid is zeer groot door de schadelijke gevolgen van de ziekte voor de aardappelteelt, het ontbreken van een economisch verantwoorde directe bestrijdingswijze en de grote verspreidings- en vermeerderingsmogelijkheden van het aaltje. De schade en het optreden van de ziekte beperken zich echter steeds tot terreinen en gebieden met een eenzijdige teelt van aardappelen of tomaten.

De schadelijke gevolgen van de ziekte bestaan uit:

a) *De schade aan het gewas*

Ernstig zieke gewassen geven opbrengst-depressies van 50–100 % en een sterk door onkruid vervuilde bouwvoor, vaak ondanks extra bemesting en verpleging. Dit blijft bij het voortzetten van de eenzijdige cultuur van aardappelen niet tot enkele plekjes beperkt, maar kan zich uitstrekken over gehele percelen en zelfs gehele gebieden.

b) *De schade aan de bedrijfsvoering*

De aanwezigheid van het aardappelaaltje op een terrein maakt hier het continu verbouwen van aardappelen binnen een klein aantal jaren beslist onmogelijk of onrendabel. Om directe schade te voorkomen wordt men gedwongen tot wisselbouw, dus tot verbouw van gewassen die als regel minder arbeidsintensief en minder rendabel zijn. Het is deze indirecte schade, die in de meeste aardappel-districten zeer zwaar weegt en op de kleine bedrijven het bestaan zelfs onmogelijk kan maken: aardappelmoeheid treedt steeds op, waar men haar het minste kan dulden. Men verbouwt dan toch zo veel mogelijk aardappelen, met als gevolg een grote kans op misgewassen en besmetting van nog aaltjesvrije percelen. Ondanks wisselbouw stijgt het bedrijfsrisico dus sterk.

Wat geldt voor een besmet bedrijf, geldt ook voor een besmet gebied. Het gevaar, dat de aardappelmoeheid zich vanuit enkele besmette percelen over het hele gebied zal verspreiden, bedreigt het bestaan van alle, maar vooral van de kleine aardappeltelers op bedrijven met een eenzijdige teelt.

c) *Export-belemmeringen*

In het buitenland heerst een grote vrees voor de aardappelmoeheid. Niet alleen de landen die nog vrij zijn, maar soms ook reeds ernstig besmette landen eisen garanties, die vooral voor een export-land als Nederland zwaar kunnen wegen en daarom een aansporing zijn tot een preventieve bestrijding.

De uitbreiding van de ziekte vanaf het vinden van de eerste haarden is in het buitenland overal vrijwel gelijk geweest. Het aardappelaaltje blijkt zich in al deze gebieden te hebben gedragen als een nieuwe, ingevoerde parasiet, die zich gemakkelijk verspreidt. In al deze gebieden maakt het de intensieve teelt van aardappelen onmogelijk of onrendabel. In geen van deze gebieden is men sindsdien weer van het aaltje verlost kunnen worden.

Om het verloop van de aantasting en de problemen, die hier uit voortvloeien, ook zelfs voor de teelt van vroege aardappelen, te illustreren, worden hier uit 10 opeenvol-

gende officiële jaarverslagen van één dezer gebieden, Devon, de belangrijkste zinnen betreffende aardappelmoeheid gelicht (Seale-Hayne Agric. College-Dep. of Plant Pathology, Devon):

1929. "..., while particular interest attaches to the first record in the province of the potato eelworm, *Heterodera schachtii*, on a crop in West Cornwall".
1930. "No further cases of potato eelworm, *Heterodera schachtii*, were reported or observed."
1931.
1932. "Apart from „potato sickness", with which is associated the eelworm *Heterodera schachtii*, potatoes were free from serious pests. Potato sickness is, however, spreading in Devon and Cornwall, and is reaching serious proportions; in particular the early potato growing areas are affected."
1933. "Potato sickness is spreading at a rate which can only be described as alarming. A number of fresh centres of infection has occurred in various parts of the province though the majority of such fresh centres are on allotments."
1934. "Potato sickness continues to cause much concern amongst growers, especially in allotments. The infected areas in West Cornwall have now largely been laid down to grass in an attempt to rid the soil of infection."
1935. "Potato sickness caused by eelworm, *Heterodera schachtii*, continues to be the most important pest of this crop. ... and where the farmers or growers have continued the growing of potatoes, the trouble had spread rapidly and greatly increased in severity."
1936. "New cases of potato sickness were reported."
1937. "Some method of preventing new areas from becoming infected is definitely wanted."
1938. "There is a great need for some profitable crop to replace early potatoes in West Cornwall, so as to permit of a better rotation of the crop, for until such a crop can be found, growers cánnot, for economics, take potatoes less frequently on infected land, though they will undoubtedly be driven to this course eventually."

Het ontdekken van vele nieuwe gevallen elk jaar kan niet verklaard worden door een grotere achtzaamheid aan te nemen, nadat de ziekte voor het eerst is herkend. Het onopvallende begin en de grote zieke oppervlakten zijn de concrete en niet te miskennen begin- en eindpunten, die door alle onderzoekers, en nog beter door de boeren zelf, waargenomen worden. We hebben hier te maken met een nieuwe ziekte, die zich voortdurend en vrij snel uitbreidt. Dit blijkt ook uit het volgende citaat van Mededeling no 35 van de Zweedse Plantenziektenkundige Dienst (Medd. från Statens Växtskyddsanstalt n:r 35):

„Vele van de percelen, waarop in 1937 een aantasting werd gevonden, zijn voordien nauwkeurig onderzocht, zonder dat het aardappelaaltje aangetoond kon worden. Er kan dus niet aan getwijfeld worden, dat het aardappelaaltje, ondanks de administratieve maatregelen die er tegen worden genomen, zich nog voortdurend verspreidt."

In 1943 schreef Holmberg (Växtskyddsnotiser 1943, n:r 1):

„Het aardappelaaltje heeft daardoor zo'n grote verspreiding gekregen, dat men reden heeft tot bezorgdheid over de toekomstige aardappelteelt",

en in 1944 (Växtskyddsnotiser 1944, n:r 1):

„De eerste 10–12 jaar kon de parasiet zich vermeerderen en verspreiden zonder enige hinder van wettelijke bestrijdingsmaatregelen, maar zelfs nadat deze in 1932 van kracht waren geworden, is de verspreiding van het aardappelaaltje voortgegaan in een tempo, dat werkelijk zorgen wekt voor het bestaan van de aardappelteelt in de toekomst, als geen zeer radicale bestrijdingsmaatregelen kunnen worden genomen."

De uiteindelijke toestand blijkt het duidelijkst in de gebieden, waar vroeger op grote schaal eenzijdige teelt van aardappelen gedreven werd. In de Engelse aardappeldistricten van Yorkshire en Lincolnshire, waar men ongeveer 25 jaar geleden, bij de opkomst van de ziekte, om het andere jaar aardappelen verbouwde, wordt thans ongeveer 35 % granen, minstens 35 % suikerbieten, wat wortelen, bonen en vlas en zeker niet meer dan 20 à 25 % aardappelen verbouwd, onder druk van de aardappelmoeheid. De suikerbiet, die er vroeger niet voorkwam, heeft hier voor een groot deel de plaats van de aardappel ingenomen. Op de voor bietenteelt ongeschikte gronden teelt men vooral grassen voor zaad. Deprimerend is vooral, dat in deze gebieden goede gewassen graan en bieten kunnen worden verbouwd, doch dat van de aardappelen dikwijls evenveel percelen „failures" zijn als goede gewassen. Vrijwel elk gewas aardappelen lijdt schade, zodat de gemiddelde opbrengst in deze streken niet meer dan 60–75 % van normaal zal bedragen. Ondanks de reeds sterk verruimde vruchtwisseling dus en ondanks het grondmonsteronderzoek voor de practijk door de „Entomologists" van de „National Agricultural Advisory Service" (160).

Het oordeel van auteurs van verschillende landen over deze ziekte blijkt duidelijk uit onderstaande citaten:

"... it is only the last named, *Heterodera schachtii*, that has so far attained the rank of a major pest of potatoes in this country. Since... it was recognised... infection has progressively increased in intensity so that to-day much of the potato land is ceasing to be economically productive, and consequently its once high market value has markedly depreciated."

Leiper in J. of the Roy. Agricultural Soc. of England 100 (1940), blz. 63.

"The persistent low yields of potatoes and the wide distribution of potato-root eelworm present a serious problem in this area where potatoes are a staple crop."

Miles, Henderson & Miles in Ann. of applied biology 30 (1943), blz. 151.

"Potato root eelworm is now regarded as the most serious pest, affecting the potato crop in many of the main potato-growing areas in Great Britain."

Government of Northern Ireland, Ministry of Agric., Leaflet No 117, 1945.

"... one of the major pests of Agriculture."

Ellenby in Agriculture, Aug. 1946.

"Eelworm is undoubtedly the worst pest of the potato plant."

Bainbridge in The Farmers Weekly van 23 Maart 1946.

"The damage done by the potato eelworm to the early potato crop in Ayrshire has led to continued efforts to obtain a satisfactory method of control."

O'Brien et al. in J. of helminthology 17 (1939), blz. 41.

„Gefährdet sind also in erster Linie Haus- und Kleingärten und solche landwirtschaftlichen Flächen, auf denen alljährlich oder alle zwei Jahre Kartoffeln angebaut werden. In England und Schottland, die in manchen Landesteilen grosze Seuchenherde aufzuweisen haben, beschränkt sich der Nematode nicht auf Kleingärten in unserem Sinne, sondern tritt als landwirtschaftlicher Groszschädling auf."

Goffart in Arb. aus der Biol. Reichsanstalt 21 (1934), blz. 73–108.

„Angrebene er baade her og i Udlandet naesten udelukkende fundet paa Jorder, hvor der Aar efter Aar eller med meget korte Mellemum dyrkes Kartofler, altsaa fortrinsvis i Smaahaver. Angrebet spiller ingen Rolle for det større Landbrug, thi dersom der indføres et regelmaessigt Saedskifte med blot 2–3 Aar mellem Kartoffelafgrøderne, vil Skaden vaere uden Betydning."

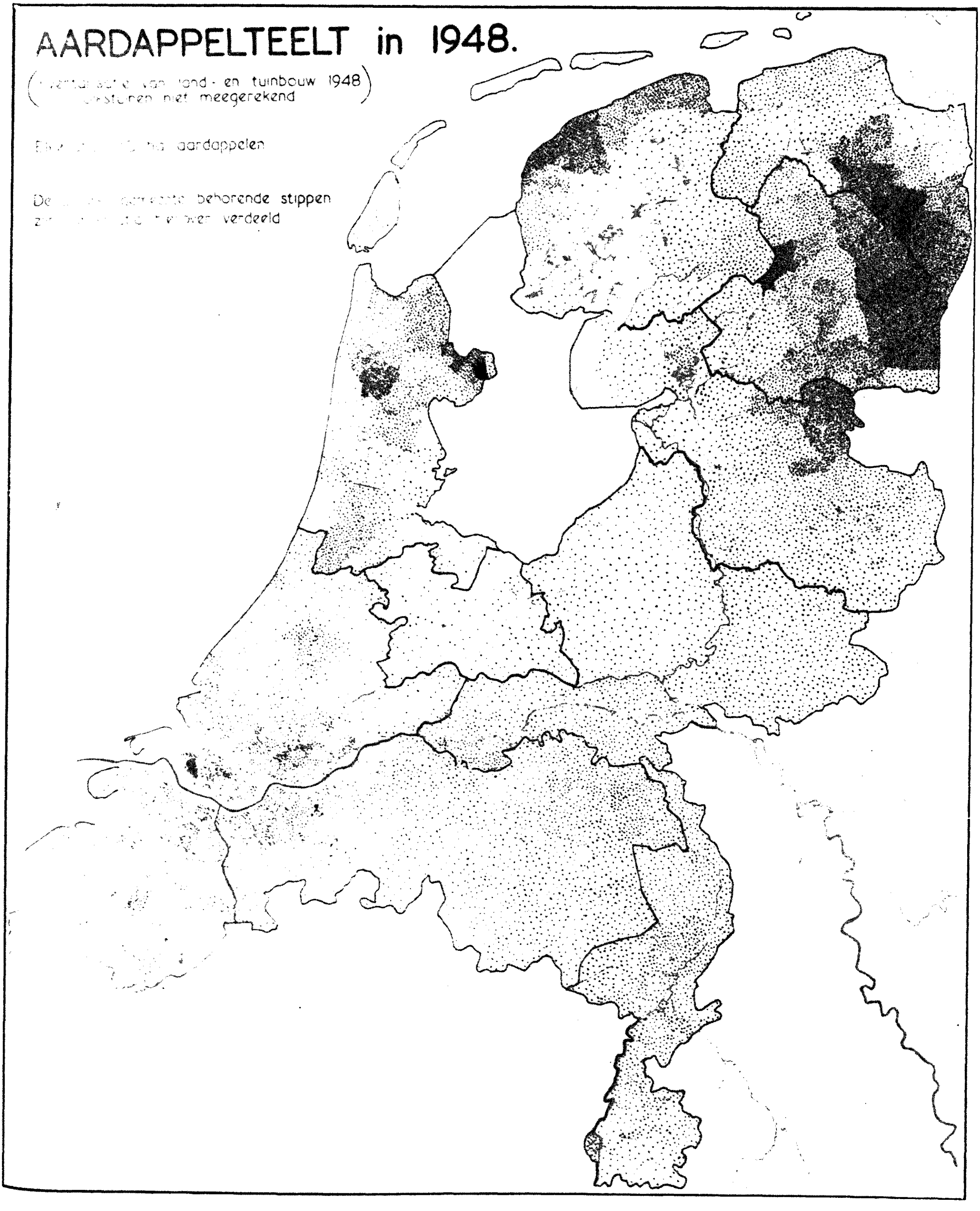
Bovien & Thomsen in Haveplanternes Skadedyr, København, 1945, blz. 16.

AARDAPPELTEELT in 1948.

(Voorlopige cijfers van land- en tuinbouw 1948)
Overstromingen niet meegerekend

Elke stip = 25 ha aardappelen

De bij de gemeente behorende stippen zijn willekeurig binnen deze verdeeld

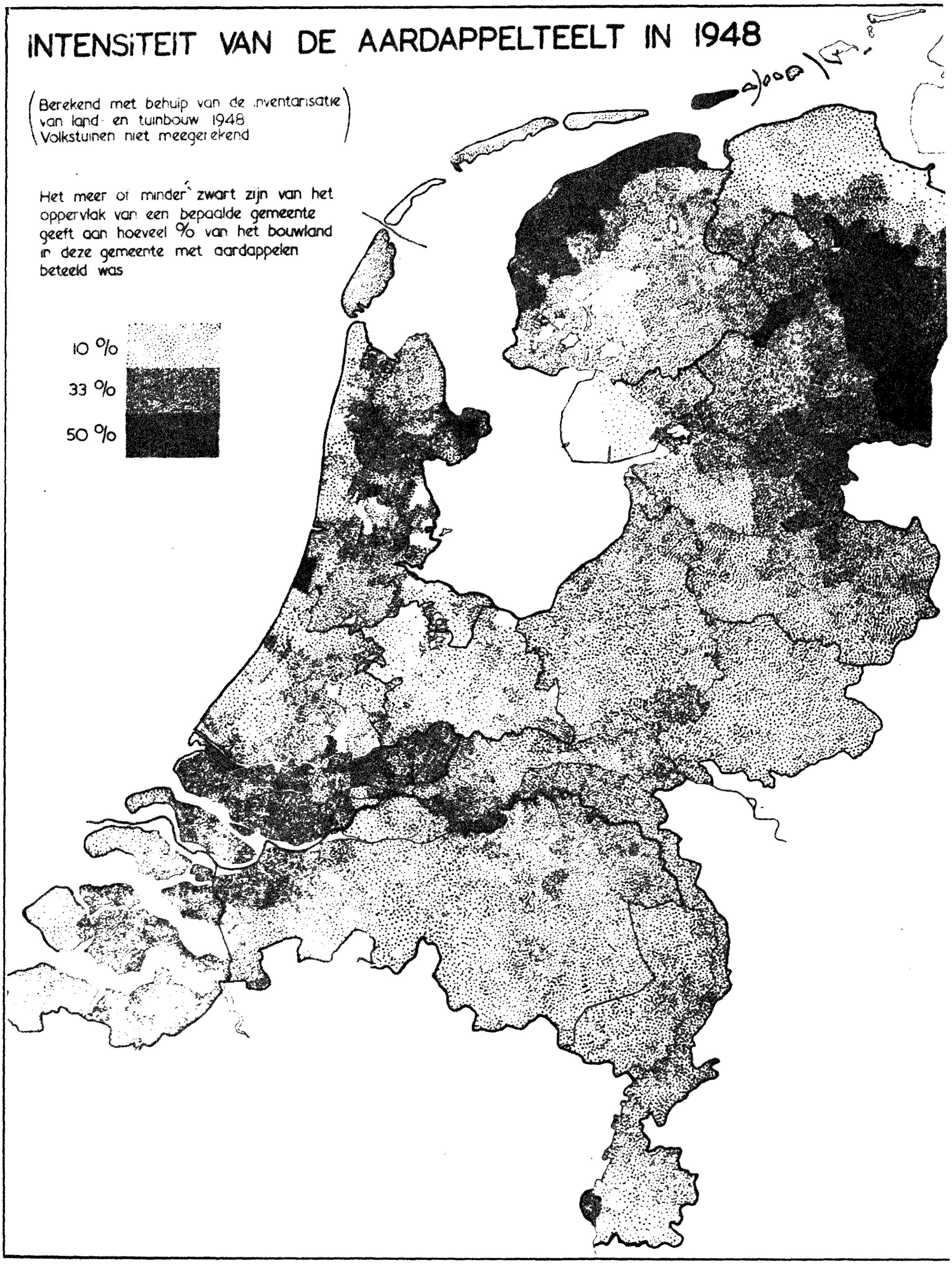


Afbeelding 65.

INTENSITEIT VAN DE AARDAPPELTEELT IN 1948

(Berekend met behulp van de inventarisatie van land- en tuinbouw 1948
Volkstuinen niet meegerekend)

Het meer of minder zwart zijn van het oppervlak van een bepaalde gemeente geeft aan hoeveel % van het bouwland in deze gemeente met aardappelen beteeld was



Afbeelding 66.

§2. DE TOESTAND IN NEDERLAND

Aardappelmoeheid is in Nederland niet meer een enkele locale infectie, zoals die van buiten af ingebracht moet zijn. Dit is bij deze ziekte vermoedelijk nooit meer het geval, zodra ze ontdekt wordt, aangezien altijd reeds verspreiding plaats heeft gevonden, voordat de eerste infectie zich heeft geuit en herkend is. Behalve enkele duidelijke haarden van enige afmeting (Katwijk, Barradeel, De Krim; zie ook afbeelding 19) zijn er in Nederland nog een aantal nieuwe, incidentele gevallen van aardappelmoeheid, die er op wijzen, dat er binnen het land reeds enige verspreiding plaats heeft gehad. Deze incidentele gevallen van de laatste jaren komen voornamelijk voor in volkstuinen, die als brandpunten gelden voor eenzijdige aardappelteelt en ook voor besmettingskansen, doordat pootgoed, afvalstoffen en werktuigen van verschillende gebruikers op een kleine oppervlakte grond bij elkaar gebracht worden.

Uit het op blz. 70 genoemde grondonderzoek in 1947 bleek, dat van bijna tweeduizend over ons land verspreide volkstuin-complexen of percelen met eenzijdige aardappelteelt in meer dan 98 % geen cysten van het aardappelaaltje aangetoond konden worden bij grondmonsteronderzoek. Ondanks het geringe percentage besmette percelen, zelfs bij deze gevaarlijke categorie, moet de toestand in Nederland niet als geruststellend beschouwd worden. Want niet het percentage besmette percelen is thans hoofdzaak, doch de snelheid waarmee de ziekte zich kan uitbreiden.
Op blz. 89 is reeds gebleken, dat de eerste cysten reeds verder verspreid zijn, dan men ze aan kan tonen en dat de thans zieke plekken een gevolg zijn van infecties, die 4 tot 9 jaar geleden hebben plaats gehad. In de eerstkomende jaren zal de aardappelmoeheid als ziekte zich dus stellig nog kunnen uitbreiden, tenzij de vermeerdering van alle, ook de reeds verspreide, aaltjes zou worden verhinderd. De ervaringen in het buitenland hebben geleerd, dat in 10 jaren tijds de gunstige situatie van thans zich zo kan wijzigen, dat de aardappelmoeheid een klemmend probleem wordt, wanneer de omstandigheden voor de vermeerdering van het aaltje gunstig zijn, d.w.z. wanneer er een eenzijdige teelt van aardappelen wordt gedreven. Dit is in overeenstemming met de berekende vermeerderingssnelheid van het aaltje, aangezien elke verspreide cyste in die tijd ongeveer een hectare grond zwaar ziek kan maken, mits daarop voortdurend aardappelen worden verbouwd.

Het grootste probleem in Nederland is niet de toestand van thans ten aanzien van de aaltjesbesmetting, doch de eenzijdige aardappelteelt, zoals die in volkstuinen en in enkele landbouwkundig van belang zijnde streken wordt gedreven, aangezien hierdoor de omstandigheden voor de vermeerdering van het aaltje en dus voor de verbreiding van de ziekte zeer gunstig zijn. Het grote belang van onze agrarische export en het grote belang van de aardappelteelt zelf maken het aaltjesvrij houden van onze bouwgrond des te noodzakelijker. De belangrijkheid van de Nederlandse aardappelteelt en de intensiteit, waarmee deze teelt op de landbouwbedrijven (volkstuinen niet meegerekend) in de verschillende streken van ons land wordt gedreven, blijkt uit de kaarten van afbeelding 65 en 66.
Duidelijk blijkt, dat de gebieden, die veel hectaren aardappelen verbouwen, als regel ook zeer eenzijdig aardappelen verbouwen. Daarnaast zijn er gemeenten, die slechts enkele hectaren aardappelen verbouwen, doch ook slechts enkele hectaren bouwland + kunstweide ter beschikking hebben, zodat ook daar de aardappelteelt eenzijdig wordt gedreven en dus het gevaar voor aardappelmoeheid groot is. Het gevaar voor het optreden van aardappelmoeheid in een bepaalde gemeente is des te groter, naarmate de tint op de *intensiteitskaart* (afbeelding 66) donkerder is; het probleem van de aardappelmoeheid kan voor een bepaalde gemeente des te groter worden naarmate tevens meer aardappelen verbouwd worden en dus de tint op de *aardappelkaart* (afbeelding 65) donkerder is.

Aangezien vroege en late aardappelen gelijk zijn gesteld, blijkt uit afbeelding 66 niet, dat bij dezelfde intensiteit van de teelt het gevaar voor optreden en schade door aardappelmoeheid in streken met late aardappelrassen, zoals de Veenkoloniën, groter is dan in streken met vroege aardappelrassen, zoals De Streek en De Langedijk in Noord-Holland. De kaarten zijn gebaseerd op de gegevens van 1948, het laatste jaar, waarbij de aardappelteelt nog niet onder invloed van de voorlichting of de nieuwe maatregelen ter bestrijding van de aardappelmoeheid heeft gestaan, tevens vrijwel zeker het topjaar van de aardappel-productie in Nederland. In 1948 waren 235.000 van de bijna 1.100.000 hectaren bouwland en tuinbouwgrond met aardappelen beteeld, dat is dus gemiddeld meer dan 21 %. De „Holland Division" van Lincolnshire, thans het ergste aardappelmoeheidsgebied van Engeland en misschien zelfs ter wereld, had in 1918, toen daar de eerste gevallen van aardappelmoeheid moeten zijn opgetreden, 26 % van het bouwland beteeld met aardappelen (160). De situatie in Nederland in zijn geheel was dus maar weinig gunstiger dan die van het ergste Engelse aardappelmoeheidsgebied bij het eerste optreden van de ziekte aldaar, terwijl bepaalde gebieden wel tot 60 % en bepaalde gemeenten zelfs 80 % van hun bouwland met aardappelen beteelden. Wanneer dus geen ingrijpende en doeltreffende maatregelen waren genomen (zie blz. 204), zouden enkele tientallen jaren voldoende geweest zijn om Nederland tot één Lincolnshire te maken.

§ 3. DE NOODZAKELIJKE BESTRIJDINGSMAATREGELEN

Verspreiding van de aardappelmoeheid zou voor Nederland een sterke inkrimping van de aardappelteelt betekenen, met desondanks veel slechtere gewassen en meer risico voor de teelt en met bovendien veel moeilijkheden voor onze export van agrarische producten. Kosten noch moeite mogen daarom worden gespaard om dit te voorkomen. Het geringe percentage besmette gronden is hiervoor een goed uitgangspunt en een reden temeer.

Het is reeds betoogd, dat de verspreiding van de aaltjes nooit geheel is te keren, wanneer men de maatregelen beperkt tot de reeds zieke of aantoonbaar besmette percelen. Het falen van de bestrijding in elk land, dat tot nu toe op deze wijze de bestrijding heeft geregeld, bewijst dit. Geen enkel gebied met een eenzijdige aardappelteelt is daar vrij van de ziekte gebleven; anderzijds heeft geen enkel gebied met een vanouds ruime vruchtwisseling de ziekte gekregen. Noodzakelijk is daarom het handhaven van een zó ruime wisselbouw, dat reeds verspreide aaltjes geen kans krijgen om een aaltjespopulatie op te bouwen, doordat de afsterving tijdens de verbouw van onvatbare gewassen de vermeerdering op een aardappelgewas overtreft. De vruchtwisseling, die op besmet terrein in hoofdzaak de schade aan het gewas bepaalt, moet ook bij de preventieve bestrijding de centrale plaats innemen, veel meer dan quarantaine-maatregelen.

Het feit, dat in Nederland, en ook in het buitenland (160), vrijwel geen terrein aan te wijzen is met aardappelmoeheid, waar van oudsher een vruchtwisseling werd gehandhaafd met hoogstens 1 op 3 aardappelen, wijst er op, dat bij deze wisselbouw de vermeerdering en de afsterving van de aaltjes ongeveer in evenwicht moeten zijn. 1 op 2 aardappelen is hiervoor beslist onvoldoende, aangezien bij deze vruchtwisseling verschillende gevallen van aardappelmoeheid bekend zijn, zelfs op grond, die nog slechts enkele tientallen jaren in cultuur was. Ook de ervaring in het buitenland, dat men op licht besmette terreinen nog lange tijd één keer in de drie jaren een vrij goed gewas aardappelen kan verbouwen, wijst er op, dat afsterving en vermeerdering van aaltjes elkaar ook bij deze reeds aantoonbare besmettingsgraad nog ongeveer compenseren. De resultaten van de proefvelden staven bovengenoemde ervaring (zie afbeelding 32).

Tabel 34 toont aan, dat op ernstig besmette terreinen het aantal larven elk jaar ge-

middeld met ruim de helft vermindert, indien geen aardappelen worden verbouwd. Aangezien bij een 3-jarige vruchtwisseling de tijd tussen het rooien van het voorgaande en het poten van het volgende aardappelgewas ongeveer $2\frac{1}{2}$ jaar is en behalve het *aantal* larven wellicht ook hun *vitaliteit* daalt, mag men verwachten, dat bij deze vruchtwisseling ook gedurende de incubatie-tijd van de ziekte de aaltjesvermeerdering ongeveer te niet wordt gedaan door de afsterving daarna.
Een vruchtwisseling met $^1/_3$ aardappelen wordt dus een keerpunt geacht voor het wel of niet opkomen van een aaltjes-populatie, al zullen o.a. grondsoort en vroeg- of laatrijpheid van de geteelde aardappelrassen ook een rol spelen.

Een eerste voorwaarde voor het keren van de aardappelmoeheid is daarom, dat op alle gezonde terreinen preventief een vruchtwisseling wordt gehandhaafd, waarbij na elk gewas aardappelen minstens twee onvatbare gewassen worden verbouwd, om hierdoor elke infectie de kans te ontnemen om zich te vermeerderen. Dit moet gelden voor ons gehele land, aangezien binnen het land reeds enige verspreiding plaats moet hebben gehad en dus overal *de kans* bestaat, dat er een cyste ingebracht zou worden of reeds aanwezig is. En één cyste is desnoods voldoende om op den duur aardappelmoeheid te veroorzaken, wanneer zij terecht komt op grond, waar te dikwijls aardappelen worden geteeld.[1])

Juist in gebieden, waar deze omschakeling moeilijk is, is zij nodig, om te voorkomen dat binnen enkele tot enkele tientallen jaren de moeilijkheden onoverkomelijk zouden zijn. Op deze wijze wordt het optreden van aardappelmoeheid dus niet drie maal, doch tientallen malen vertraagd; bij goede uitvoering vindt vermoedelijk in het geheel geen uitbreiding van de ziekte meer plaats. Een bijkomstig voordeel is de gunstige invloed van de vruchtwisseling ten aanzien van verschillende andere aardappelziekten en ten aanzien van de bemesting, terwijl bij de selectie van pootaardappelen het opslag-probleem verdwijnt.

Dat preventief met $^1/_3$ aardappelen volstaan kan worden, terwijl na het uitbreken van de ziekte een vruchtwisseling met $^1/_4$ of $^1/_5$ aardappelen nodig kan zijn om schade aan het gewas te voorkomen, komt doordat in het laatste geval niet het *gemiddeld* in toom houden van de aaltjes-populatie bepalend is, doch het ondervangen van *alle* risico voor *elk* van de aardappelgewassen, die succesievelijk worden verbouwd (zie afbeelding 4 op blz. 39).

Alle maatregelen, die mee kunnen helpen om de aaltjesvermeerdering te remmen, zijn ook bij de preventieve wisselbouw van belang. Bij zeer vroeg rooien van het aardappelgewas of in de toekomst wellicht bij gebruik van activerende stoffen, zou een vruchtwisseling van 1 : 2 even doeltreffend kunnen zijn als normaal 1 : 3.

In aansluiting op de preventieve vruchtwisseling dienen maatregelen om de verspreiding van cysten te voorkomen niet verwaarloosd te worden. De bovengenoemde vruchtwisseling is het minimum en zou misschien bij zware infecties onvoldoende kunnen zijn, terwijl het alom voorkomen van een lichte besmetting immers altijd een directe bedreiging zou betekenen bij elke overtreding, elke foute toepassing van de wisselbouw of elke intensivering van de teelt tengevolge van een noodtoestand, zoals die b.v. in oorlogsdagen zou kunnen ontstaan; tevens zou dit een terugslag kunnen hebben op onze export. De teelt van verschillende soorten voortplantingsmateriaal, zoals pootaardappelen, bloembollen, boomkwekerijgewassen, koolplanten, koolraapplanten, aardbeiplanten,

[1]) Laboratorium-proeven bewezen, dat de nakomelingen van één moederaaltje, de larven in één cyste, onderling fertiel zijn. Het tegelijkertijd optreden van enkele geïsoleerde aardappelmoeheidsplekjes op bij elkaar gelegen percelen van verschillende gebruikers op vrij grote afstand van een besmettingshaard, terwijl verspreiding met pootgoed, stalmest of werktuigen uitgesloten was, moet wel een gevolg zijn geweest van verspreiding door de wind van solitaire cysten, die het uitgangspunt moeten zijn geweest van deze plekjes.

stekbieten en dergelijke, die met enige aanhangende grond worden gedistribueerd, is daarom op besmet terrein zeer ongewenst. Overdreven strenge quarantaine-maatregelen zijn echter ondoelmatig, aangezien de eerste aaltjes toch altijd reeds verspreid zijn, zodra men daarmee begint.

Om tenslotte het gevaar voor verspreiding van de aaltjes te verkleinen en de reeds aantoonbaar besmette terreinen te saneren is het staken van de teelt van aardappelen en tomaten op besmet terrein noodzakelijk. Het ontbreken van akkeronkruiden, waarop de aaltjes zich kunnen vermeerderen, maakt het effect van deze onthouding zeker. Door de lange levensduur van de aaltjes zal men in elk geval tien tot vijftien jaren moeten wachten, voordat zwaar besmette terreinen weer geheel aaltjesvrij zijn. Na twee of drie jaren zijn echter als regel reeds evenveel aaltjes verdwenen als bij een bodemontsmetting met de thans ter beschikking staande chemische middelen.

Voorschriften ten aanzien van de vernietiging van loof, wortels en knollen van een reeds uitgegroeid aangetast gewas zijn van weinig betekenis, aangezien hiermee slechts één tot enkele procenten van de in de bodem aanwezige, grotendeels op datzelfde gewas gevormde aaltjes worden getroffen. Wel zal het rooien van een aangetast aardappelgewas voordat de eerste cysten rijp zijn een sterke daling van de besmettingsgraad veroorzaken.

Gezien de rampzalige gevolgen van de ziekte, het feit dat geen enkel besmet gebied de ziekte weer is kwijtgeraakt en dat geen enkele economisch verantwoorde directe bestrijdingswijze gevonden is, achten we voor Nederland onder de huidige omstandigheden de volgende maatregelen nodig en verantwoord:

a) de bepaling, dat na elk aardappelgewas minstens twee jaren onvatbare gewassen moeten worden verbouwd, terwijl bijzondere aandacht aan het verwijderen van aardappelopslag moet worden besteed;

b) de bepaling, dat op besmette grond geen aardappelen en tomaten worden verbouwd en ook geen voor distributie bestemd voortplantingsmateriaal, dat met aanhangende grond wordt verspreid;

c) bepalingen ter voorkoming van transport van besmette grond en besmet materiaal;

d) garanties ten aanzien van voor distributie en export bestemde producten op grond van vruchtwisseling en grondmonsteronderzoek.

Deze bepalingen zijn thans alle in de Wet Bestrijding Aardappelmoeheid van Juni 1949 (Staatsblad no J 273) vastgelegd.

Ondertussen zal het zoeken naar onvatbare aardappelrassen en naar omstandigheden, gewassen of middelen, die het afsterven van de aaltjes bespoedigen of hun vermeerdering remmen voortgang moeten vinden, evenals het zoeken naar een gewas, dat even winstgevend en met even weinig risico te telen is als de aardappel.

SAMENVATTING

INLEIDING

Aardappelmoeheid, veroorzaakt door het aardappelaaltje, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber, werd in Nederland in 1941 bij Katwijk ontdekt. Door een zeer intensieve contrôle over het gehele land met behulp van het onderzoek van meer dan 200.000 grondmonsters zijn enkele haarden van enige omvang (Katwijk, Barradeel, De Krim) en een aantal incidentele gevallen, vooral in volkstuinen, opgespoord (zie ook afbeelding 19).

HISTORISCH OVERZICHT

Schade door het aardappelaaltje werd voor het eerst in 1913 bij Rostock, in Duitsland, ontdekt, terwijl ze omstreeks die tijd ook in Schotland reeds voorgekomen moet zijn. Sindsdien werd ze achtereenvolgens geconstateerd in Engeland (1917), Ierland (1922), Zweden (1922), Denemarken (1928), Nederland en de U.S.A. (1941), Finland (1946), Frankrijk (1948), België (1949) (zie afbeelding 1).

Het is waarschijnlijk, dat in meer landen in Europa zowel als daarbuiten reeds aardappelmoeheid optreedt of binnenkort op zal treden, gezien de vele infecties, die plaats moeten hebben gehad.

HET AALTJESGESLACHT HETERODERA

Het aaltjesgeslacht *Heterodera* kreeg in 1871 zijn naam, toen A. Schmidt het bietenaaltje beschreef onder de naam *Heterodera schachtii*.

Thans zijn reeds 9 verschillende cysten-vormende *Heterodera*'s beschreven, die ten dele morfologisch, ten dele nog slechts door hun waardplantenreeks van elkaar zijn te onderscheiden. In het overzicht op blz. 12 zijn de belangrijkste gegevens vermeld over de namen, de kenmerken, de waardplantenreeks en het voorkomen van deze aaltjes in Nederland. In ons land is thans het voorkomen vastgesteld van *H. schachtii*, *H. major*, *H. cacti*, *H. rostochiensis*, *H. göttingiana* (het klaveraaltje sinds 1947, het erwtenaaltje sinds 1949), *H. galeopsidis* (sinds 1948) en *H. punctata* (sinds 1949). Het overzicht suggereert het bestaan van een aantal nieuwe gespecialiseerde soorten, hetgeen bevorderlijk kan zijn voor een snelle analyse van het geslacht *Heterodera*.

Behalve de bovengenoemde cysten-vormers is het wortelknobbelaaltje, *Heterodera marioni* (Cornu 1879), van belang. Dit aaltje, dat bekend staat als een parasiet in kassen, blijkt ook in het vrije veld in Nederland telken jare schade te doen. De schade is groter dan als regel wordt verondersteld.

DE BIOLOGIE VAN HET AARDAPPELAALTJE

De biologie van het aardappelaaltje is door verschillende onderzoekers in Engeland, Duitsland en Zweden en in de laatste jaren vooral ook in de U.S.A. bestudeerd. Er wordt nog gezocht naar de grondslag voor een doelmatige bestrijding.

De levensloop van het aardappelaaltje is schematisch weergegeven in afbeelding 2. Karakteristiek is vooral de vorming van zeer resistente cysten en het bijzondere gedrag van de rustende larven, die alleen actief worden onder invloed van wortel-secreten van waardplanten.

Uit eigen waarnemingen bleek de grote resistentie van de larven in de cysten. Be-

waring van cysten gedurende 15 maanden onder water kon de larven niet doden, evenmin als 5 jaar bewaren in droge toestand in een fles.
Ten aanzien van het verkleuringsproces van rijpende ♀♀ werden aanvullende waarnemingen verricht.
Het aantal larven per cyste bleek sterk te variëren; het maximale aantal bij onze proeven was 749.

Metingen toonden aan, dat Nederlandse populaties voldoende overeenkomen met Engelse, Zweedse, Duitse en Schotse populaties om hierin hetzelfde aaltje te herkennen (tabel 1).
Onder verschillende omstandigheden in Nederland gegroeide cysten, zowel als de larven en eieren van verschillende cysten van dezelfde populatie, vertoonden zeer betrouwbare verschillen in lengte, breedte en lengte: breedte-verhouding. Dit houdt een waarschuwing in voor het beschrijven van nieuwe *He.erodera*-soorten op grond van verschillen in afmeting.

Bij veldwaarnemingen in Nederland werden op in April gepote aardappelgewassen na 6 weken reeds witte, na 7 weken gele en na 9 weken bruine cysten gezien.

Een tweede of derde generatie van het aardappelaaltje in hetzelfde seizoen is van geen betekenis, aangezien uit juist gevormde cysten slechts enkele larven dadelijk tot aantasting bleken over te gaan.

De literatuur geeft ten aanzien van de voortplantingssnelheid van het aaltje zeer uiteenlopende gegevens.
Uit veldwaarnemingen bleek ons, dat gedurende de incubatie-tijd van de ziekte (de tijd tussen infectie en het optreden van ziekteverschijnselen) het aantal aaltjes zich op elk aardappelgewas ongeveer tot het 10-voudige vermeerdert. De resultaten van ons grondmonsteronderzoek en van proeven in potten en buizen steunen deze waarnemingen. Deze factor geldt zowel voor het aantal larven en levenskrachtige cysten als voor het totaal aantal cysten, aangezien tussen deze aantallen bij een jonge, in opbouw zijnde populatie een vrij constante verhouding bestaat. Zodra de grond $\frac{1}{2}$ à 1 cyste per cm^3 bevat (een milliard per ha), treden aardappelmoeheidsverschijnselen op en wordt de draagkracht van de plant de beperkende factor voor de vermeerdering van de aaltjes. Door hun populatie-dichtheid met behulp van grondmonsteronderzoek bij enige honderden aardappelgewassen te volgen, konden we vaststellen, dat de voortplantingscapaciteit (aantal nieuwgevormde cysten per aardappelplant) van de orde van grootte van 50.000 is, tenzij het gewas geheel te gronde gaat en daarmee de aaltjes hun vermeerderingsmogelijkheid ontneemt. Het cijfer-materiaal van een tiental buitenlandse onderzoekers blijkt, na omrekening, deze conclusie te steunen. Deze voortplantingscapaciteit overtreft enkele tientallen keren het aantal cysten, dat men normaal op de wortels van een opgetrokken aardappelplant of op de wortelmat van een potplant ziet. De voornaamste reden hiervan is, dat men van het uitgebreide wortelstelsel van een plant slechts een klein deel te zien krijgt, terwijl zelfs op fijne worteltjes van 0,1 mm doorsnede nog cysten voorkomen.

Afbeelding 4 op blz. 39 geeft schematisch de opbouw van een aaltjes-populatie bij verschillend zware infecties weer en geeft aanleiding tot vérgaande conclusies ten aanzien van het karakter van de ziekte.

Het aardappelaaltje geldt als een zeer gespecialiseerde, biotrophe parasiet. Bij onze proeven konden we echter de aaltjes zich laten vermeerderen op een kunstmatige voedingsbodem, namelijk op geschilde aardappelknollen (afbeelding 5*a*). Hoewel dit ook levend weefsel is, werpt het feit, dat de sapstroom van de plant geen levensvoorwaarde is, een bijzonder licht op de aard van dit parasitisme.

Met O'Brien & Prentice en Triffitt wordt de vorming van „reuzencellen" in de wortels vrijwel zeker de voornaamste oorzaak van de slechte ontwikkeling van een aangetast

aardappelgewas geacht. De rol, die ze spelen, moet echter anders geïnterpreteerd worden dan tot nu toe geschiedde, aangezien niet het houtvaatweefsel doch het zeefvaatweefsel in eerste instantie wordt vernield.
Volgens exacte bepalingen blijkt ook de voedselonttrekking door de aaltjes een niet te verwaarlozen factor te zijn bij het ziek worden van het gewas. Aan een aardappelgewas kan per hectare een hoeveelheid eiwit onttrokken worden, die overeenkomt met het eiwit in enkele tonnen aardappelknollen.

WAARDPLANTEN

De waardplantenreeks van het aardappelaaltje is beperkt. *Solanum tuberosum* (aardappel), *Solanum esculentum* (tomaat) en de Amerikaanse knolvormende *Solanum*-species worden gemakkelijk en zwaar aangetast en zijn dus vatbaar.
Van de in Europa inheemse, niet-knolvormende *Solanaceeën* konden met enige moeite slechts op *Solanum dulcamara* en *Hyoscyamus niger* enkele cysten gekweekt worden. Dit gelukte bij geen der andere plantensoorten, waarop volgens de literatuur wel eens een cyste van het aardappelaaltje geconstateerd zou zijn.
Van de uit Amerika afkomstige niet-knolvormende *Solanaceeën*, waarvan er in ons land een tiental als adventief-plant plaatselijk voorkomen, werden 5 soorten getest. *Solanum nitidibaccatum*, *S. luteum*, *S. rostratum* en *S. triflorum* bleken alle volgroeide cysten met levenskrachtige larven voort te kunnen brengen, terwijl ten aanzien van *S. gracile* nog enige onzekerheid bestaat. Zij zijn nieuw gevonden waardplanten. Tot deze categorie behoort ook *S. sarachoides*, die in Engeland vatbaar bevonden is. Deze planten zijn dus als onkruid te vrezen.

Bij geen der proeven konden cysten ontdekt worden op *Solanum nigrum*, *Datura stramonium*, *Atropa belladonna* en *Nicotiana tabacum*.

HERKOMST

Het aardappelaaltje blijkt zich als nieuwe parasiet te verspreiden. Het moet daarom uitgesloten geacht worden, dat het van oudsher *alom* op wilde planten heeft geleefd of zich door aanpassing uit een *algemeen voorkomende* aaltjesvorm heeft ontwikkeld. Alle gegevens wijzen op de constantheid van de soort, ook bij de verwante cysten-vormende *Heterodera*'s.

Het plotseling optreden van het aaltje en de constantheid van de soort laten als herkomstmogelijkheden open: *a*) het ingevoerd zijn uit een streek, waar geen eenzijdige aardappelteelt bedreven wordt (b.v. Zuid-Amerika), *b*) het ontsnappen uit een geïsoleerde leefruimte in Europa, waar het geleefd kan hebben op een sporadisch voorkomende *Solanaceae* en *c*) het plotseling ontstaan in Europa door een incidentele mutatie van een bestaande *Heterodera*.
Aangezien Europa de bakermat lijkt en aangezien het ontstaan door mutatie ook andere bijzondere facetten van de biologie kan verklaren, pleiten de meeste argumenten voor deze laatste wijze van ontstaan. Het eerste aardappelaaltje moet in elk geval omstreeks 1900 ergens in Europa in de intensieve aardappel-cultuur ingevoerd of ontstaan zijn. Als eerste gebied komt zowel Mecklenburg (Rostock) als Schotland in aanmerking.

ZIEKTEBEELD

De ziekteverschijnselen zijn weinig specifiek; zij komen neer op het verhongeren en verdrogen van de plant ten gevolge van de wortelaantasting.

Bij locale infecties treden na enkele jaren meestal scherpbegrensde valplekken op; bij meer gelijkmatige besmetting kunnen plotseling misgewassen ontstaan op hele percelen (afbeeldingen 8, 9 en 10). In alle gevallen komt de ziekte in volgende jaren

terug en breidt ze zich uit, wanneer de aardappelteelt op de oude wijze wordt voortgezet.

Zwaar aangetaste planten blijven klein en spichtig. Bij vroegrijpe rassen, vooral op lichte grond, vindt als regel voortijdig vergelen en afsterven plaats, waardoor „kale" plekken in het gewas ontstaan; de opbrengst is dan vrijwel nihil. Laatrijpe rassen kunnen vooral op goed vochthoudende grond deze wekenlange groeistilstand soms overwinnen, waarna zieke plekken soms opnieuw gaan groeien en zelfs kunnen gaan bloeien, terwijl de rest van het gewas reeds afsterft. Boven in de grond is dan als regel een karakteristieke, zijwaartse vlag van jonge worteltjes gevormd (afbeelding 11). De opbrengst van deze gewassen valt dikwijls mee. Bij lichte aantasting ondervindt het gewas geen duidelijke schade.

Bij aangetaste gewassen komen twee maanden na het poten op alle ondergrondse delen cysten van het aardappelaaltje voor (afbeeldingen 5, 12 en 13). Deze zijn, naast de cysten in een grondmonster, het enige betrouwbare diagnostische kenmerk van de aardappelmoeheid.

De knollen, die een aangetast gewas nog vormt, zijn als regel goed bruikbaar, ondanks het feit dat ze bezet zijn geweest met cysten. Wel is meer knolrot te verwachten, gezien de vele ingangspoorten voor schimmels als gevolg van de aantasting (afbeelding 6).

HET „AARDAPPELMOEHEIDSPROBLEEM"

De term „moeheid" heeft ingang gevonden voor het aanduiden van verschillende *Heterodera*-aantastingen. De term „aardappelmoeheid", die men in het buitenland woordelijk terugvindt („Kartoffelmüdigkeit", „potato sickness", „fatigue de la pomme de terre", „potatis-trötthet"), is in het Nederlands bewust gereserveerd voor de aantasting van het aardappelgewas door *H. rostochiensis*.

Evenals in het buitenland heeft men in Nederland eerst enige jaren geaarzeld, voordat men het aaltje als de alleen veroorzakende primaire ziekteverwekker beschouwde. Dat het aardappelaaltje een nieuwe en voor ons land gevaarlijke parasiet is, werd op verschillende wijzen aangetoond.

Inoculatie-proeven bewezen, dat het in de grond brengen van aaltjes dadelijk aardappelmoeheidsverschijnselen kan veroorzaken. Na inoculatie volgde in alle gronden aantasting, zowel bij goede als slechte structuur, zowel bij bemesting met kunstmest, stalmest als compost, zelfs in vloeivelden van een aardappelmeelfabriek.

Contrôle van de gewassen in en rondom de aardappelmoeheidshaarden leerde, dat het aardappelaaltje onafscheidelijk is verbonden met de ziekteverschijnselen.

Van 2000 over ons land verspreid liggende tuinen met eenzijdige aardappelteelt bleek bij grondmonsteronderzoek in 1947 meer dan 98 % nog vrij van aardappelaaltjes; de besmette monsters vielen opvallend goed samen met de voordien bekende haarden.

Bij een groot opgezet onderzoek in 1949 van percelen met export-gewassen bleken nog grote gebieden aanwezig, waar soms 25.000 grondmonsters onderzocht werden zonder een aardappelaaltje te vinden.

Systematisch grondmonsteronderzoek van alle percelen in een landbouwgebied met eenzijdige aardappelteelt toonde aan, dat de besmette percelen voorkwamen als een haard temidden van het onbesmette gebied (afbeelding 19).

De scherpbegrensde valplekken van enkele meters doorsnede in het gewas bij het eerste optreden van de ziekte (afbeelding 8) blijken opgevat te kunnen worden als de resultante van de vermeerdering en van de eigen verplaatsing van de aaltjes gedurende enkele jaren, uitgaande van een enkele ingebrachte cyste of een kluit besmette grond. De eigen verplaatsing van de larven is klein; bij een gerichte beweging kan zij hoogstens enkele decimeters bedragen.

Uit omvangrijk cijfer-materiaal (tabellen 11, 12 en 14) blijkt het strikte verband tussen de besmettingsgraad van de grond en de hevigheid van de ziekteverschijnselen in hetzelfde gewas. Bij vergelijking van verschillende aardappelgewassen blijkt ook de grote invloed, die jaar, grondsoort, bemesting en behandeling op het wel of niet ziek worden van het gewas bij een bepaalde hoeveelheid aaltjes kunnen hebben. Bij ongunstige groeivoorwaarden kunnen ziekteverschijnselen reeds optreden bij 2 à 3 levenskrachtige cysten met in totaal $\pm$ 100 larven per 20 cc grond; bij zeer gunstige omstandigheden kunnen ze soms bij een tienvoudige aaltjesbesmetting wel achterwege blijven. Of een gewas op zwaar besmette grond de aantasting zal overgroeien, is echter niet te voorspellen en niet met zekerheid te beïnvloeden. Bij een besmettingsgraad boven 10 levenskrachtige cysten met tezamen ongeveer 800 larven per 20 cc grond bleek in meer dan de helft van de gevallen ondanks goede verzorging een misgewas te ontstaan.
Opgemerkt dient te worden, dat 2 levenskrachtige cysten met tezamen 100 larven nog een zeer groot besmettingspotentiëel betekent.

Zodra ziekteverschijnselen optreden, blijkt het aantal nieuwgevormde aaltjes in hoofzaak bepaald te worden door de ontwikkeling, die het gewas ondanks de aantasting heeft weten te bereiken. Zij kan variëren van enkele duizenden tot honderduizend cysten per plant. De grootste aankweek van aaltjes kan men verwachten bij een besmettingsgraad van 100 tot 400 larven per 20 cc grond en bij verbouw van een aardappelgewas met een onder deze omstandigheden zo goed mogelijke ontwikkeling. Maatregelen, die het verbouwen van betere aardappelgewassen op besmet terrein beogen, gaan parallel met een sterkere aaltjesvermeerdering en worden dus op de voet gevolgd door nieuwe misgewassen op een hoger besmettingsniveau. Tijdens de groei van een aardappelgewas blijkt als regel het grootste deel van de aanwezige larven tot aantasting over te gaan, hoewel altijd gemiddeld enkele larven per cyste achterblijven. De besmettingsgraad van de grond juist na een aardappelgewas wordt dus in hoofdzaak bepaald door de nieuwvorming van aaltjes op datzelfde gewas. De overigens zo resistente aaltjes-populatie blijkt daardoor onder invloed van het waardplantgewas zeer dynamisch te zijn. Deze verrassende factor, die veelal over het hoofd is gezien, kan vele tot nu toe onbegrijpelijke verschijnselen van de ziekte verklaren.

De thans verzamelde gegevens over de vermeerderingssnelheid van het aaltje en de dynamiek van de besmettingsgraad resulteren in een mathematische voorstelling van de aardappelmoeheid, die een scherp inzicht geeft in de aard van de ziekte. Afbeelding 4 op blz. 39 geeft schematisch de opbouw weer van een aaltjes-populatie in een perceel van 1 ha bij verschillend zware infecties, aangenomen dat jaarlijks aardappelen worden verbouwd. Hierin zijn de vermeerderingsfactor 10 en de draagkracht van de plant verwerkt. Normale infecties blijken zelfs bij continue aardappelverbouw een incubatietijd te hebben van 4–9 jaren, afhankelijk van de zwaarte der infecties. Bij om de twee jaar aardappelen is de incubatie-tijd veel langer, bij om de drie of vier jaar aardappelen vrijwel oneindig. Wanneer een terrein in een tot nu toe onbesmet gebied met continue aardappelverbouw geïnfecteerd wordt met een bepaalde hoeveelheid levenskrachtige cysten, zal het gedurende de n jaren van de incubatie-tijd nieuwe infecties veroorzaakt hebben op x terreinen. Het aantal latent besmette, doch nog niet zichtbaar zieke percelen is p jaren na deze eerste infectie voor te stellen door de formule $x^{p/n}$. Deze berekening geldt, wanneer alle zichtbaar zieke terreinen onmiddellijk uitgeschakeld worden van de verspreiding van de aaltjes, terwijl verondersteld wordt, dat steeds uniforme infecties, eenzelfde hoeveelheid grond betreffende plaats vinden, dat de infecties altijd gelijkmatig verspreid over het perceel worden aangebracht en dat geen infecties terechtkomen op reeds besmette percelen. De formule geeft in nauwkeurig omschreven gevallen, die zich in de practijk voor kunnen doen, uitkomsten die geheel

overeenstemmen met de werkelijke gang van zaken en verklaart ze tevens. Zij demonstreert het sluipende karakter van de aardappelmoeheid en tevens het volkomen falen van quarantaine-maatregelen, die zich keren tegen de zichtbaar zieke percelen alleen.

Meer inzicht in het mathematisch-quantitatieve, maar onder invloed van het waardplantgewas toch zeer dynamische karakter van de aaltjesbesmetting in de grond kan de vele raadselachtige verschijnselen bij het optreden van de aardappelmoeheid thans vrijwel alle verklaren. Elke inoculatie geeft dadelijk aantasting en na voldoende vermeerdering van de aaltjes ook ziekteverschijnselen; het optreden in plekken is een gevolg van natuurlijke infecties; de grilligheid van de ziekteverschijnselen in opeenvolgende jaren is een gevolg van de dynamiek van de besmettingsgraad, die steeds blijft schommelen rondom het draagvermogen van het aardappelgewas en ook van de grote invloed van de omstandigheden op het wel of niet ziek worden van een gewas. Dit laatste is verklaarbaar, aangezien de ziekteverschijnselen van de plant het eind-resultaat zijn van vele processen van de plant en de parasiet, die alle onder invloed staan van de factoren, die in de grond een rol spelen. Wanneer de plant door de aantasting bijna bezwijkt, blijkt aardappelras, gezondheidstoestand van het pootgoed, poot-datum, grondsoort, bemesting en structuur van de grond wel eens bepalend te kunnen zijn voor de schade aan het gewas. Dit geeft echter geen aanleiding tot twijfel ten aanzien van het parasitaire karakter van het aardappelaaltje.

BESTRIJDING

De bestrijding van de aardappelmoeheid is een moeilijk probleem, waarvoor nog geen bevredigende oplossing gevonden is. Zij omvat de *opsporing*, het *afweren* en de *eigenlijke bestrijding* van de ziekte zodra ze zich gevestigd heeft.

Het *opsporen* geschiedt door contrôle in het gewas of door een grondmonsteronderzoek. De eerste gevallen zijn door onbekendheid met de symptomen in vele landen pas herkend geworden, nadat de ziekte reeds 10–20 jaren aanwezig was. In vele landen is aangifte van bekende ziektegevallen verplicht.

Het *afweren* van de ziekte is een bijna onmogelijke taak. Quarantaine-maatregelen zijn in elk land, waar de ziekte tot nu toe is uitgebroken, zonder resultaat gebleven. Dit vindt zijn verklaring in het sluipende karakter van de ziekte, als gevolg van de lange incubatie-tijd en de weinig karakteristieke symptomen, in de gemakkelijke verspreiding van het aaltje en in zijn grote aanslagkans. Veelal worden wettelijke bestrijdingsmaatregelen getroffen, die als regel omvatten: teeltverboden van aardappelen en tomaten op besmet terrein, bepalingen ten aanzien van het vernietigen en het vervoer van besmet materiaal en invoerbepalingen ten aanzien van producten afkomstig van besmette terreinen en hun omgeving. De eerste twee maatregelen bestrijden de meest opvallende ziekte-symptomen en verkleinen het gevaar voor zware infecties, doch zijn ten enen male onvoldoende om de verspreiding van de ziekte te keren, aangezien de aaltjes door de lange incubatie-tijd altijd reeds verder verspreid zijn dan men aan kan tonen. Zône-maatregelen zijn vooral bij deze ziekte ondoeltreffend en drukken onevenredig zwaar op landen met een goede opsporingsdienst. De beste garantie voor exportproducten is de garantie, dat het perceel bij grondonderzoek aaltjesvrij is gebleken en dat op het perceel een voldoend ruime vruchtwisseling ten aanzien van de aardappelteelt wordt gehandhaafd, zodat ook geen aaltjes-populatie in opbouw kan verkeren. Deze garanties zijn in de Wet Bestrijding Aardappelmoeheid (17) verankerd.

Het volledig reinigen of ontsmetten van op besmet terrein verbouwde producten is nog nergens gelukt en biedt vooral voor aardappelpootgoed weinig perspectief, aangezien de ontwikkeling van cysten op gerooide knollen nog enkele maanden voortgang vindt.

De *eigenlijke bestrijding* moet worden gericht óf op het uitroeien van de aaltjes óf op het verkrijgen van goede aardappelgewassen ondanks aanwezigheid van de aaltjes.

De directe bestrijding van de rustende aaltjes strandt op de grote resistentie van de cyste, op de enorme populatie-dichtheid en op het feit, dat de aaltjes door de grond worden beschermd. De gebondenheid aan de waardplant, de overmaat van actieve larven en het feit, dat in de cysten altijd latente larven achterblijven, voorkomen uitroeiing van de populatie door het in de val lokken van actieve larven. Bovenal maakt de grote reproductie-snelheid van enkele overblijvende of weer ingevoerde aaltjes elke behandeling onrendabel. In principe zijn minstens een tiental wijzen van directe bestrijding mogelijk. Desinfectie met chemische middelen, met warmte, door uitdroging, door bevloeiing, door begraven en met vanggewassen zijn reeds door velen geprobeerd. Het gebruik van lokstoffen, van „rem-" of „schrik"-stoffen, van sera of van hormoonpreparaten ter verstoring van de biologie van het aaltje en het stimuleren van antagonisten of epiparasieten in de grond is nog in het theoretische stadium.

De economische noodzaak om de aardappelteelt voort te zetten, het ontbreken van onvatbare rassen en het falen van de directe bestrijding laten voor de teler geen andere mogelijkheid over dan het handhaven van een ruime vruchtwisseling, waarbij grondmonsteronderzoek om de besmettingsgraad te kennen, stalmestbemesting om het risico van de teelt te verkleinen en vroeg rooien om de aaltjesvermeerdering te remmen van belang zijn.

Door eigen onderzoek is de kans op succes voor de kweker en de waarde van de bestrijding met chemische middelen, de vruchtwisseling, de bemesting en het grondmonsteronderzoek nagegaan.

Het kwekerswerk biedt wellicht perspectieven, al is thans nog geen geschikt uitgangsmateriaal aanwezig. De voor de kweker van belang zijnde begrippen *vatbaarheid*, *resistentie*, *gevoeligheid*, *dispositie* en „*disease escaping*" werden in dit verband omschreven.

De 358 in Nederland aanwezige aardappelrassen bleken bij potproeven zonder uitzondering vatbaar.

Van de belangrijkste in de Nederlandse Rassenlijst voorkomende aardappelrassen bleken de vroegrijpe *Eersteling* en *Rode Eersteling* duidelijk meer schade te lijden dan de laatrijpe *Populair*, *Ultimus*, *Furore*, *Rode Star* en ook de *Eigenheimer*. In vergelijking met zijn gedrag op onbesmet terrein blijkt vooral *Rode Star* minder gevoelig voor de aantasting te zijn.

Bij proeven met 18 Zuidamerikaanse knolvormende *Solanums*, die alle vatbaar bleken, werd een opvallend sterke positieve correlatie geconstateerd tussen de ontwikkeling van de plant en de aantallen gevormde cysten (afbeelding 27). Een kleiner aantal gevormde cysten is dus pas dan een aanwijzing voor grotere resistentie, wanneer het aantal aanvallende aaltjes even groot en de ontwikkeling van de planten gelijk is.

Meer dan 20.000 zaailingen van verschillende aardappelrassen, andere knolvormende *Solanum*-soorten en kruisingen bleken vatbaar voor het aardappelaaltje. Een snelle en goedkope vóór-selectie blijkt mogelijk door de zaden te zaaien in zwaar besmette grond, die van te voren is besproeid met aardappelwortel-secreet (afbeelding 29).

Voor de kweker blijven theoretisch als aangrijpingspunten: het testen van zeer vele zaailingen van de bekende knolvormende *Solanum*-soorten, het zoeken naar onvatbare voor kruising geschikte verwanten van de aardappel in Zuid-Amerika, het verrichten van kruisingen of entingen met de onvatbare niet-knolvormende *Solanaceeën* (bijvoorbeeld *S. nigrum*), het zoeken naar of kweken van meer resistente of minder gevoelige aardappelrassen, uitgaande van bijvoorbeeld Rode Star.

De directe bestrijding met chemische bodemontsmettingsmiddelen is door velen onderzocht en wordt nog steeds beproefd met verschillende nieuwe fumigantia. Het

is nog niet gelukt een middel te vinden, dat de aaltjes goed doodt, gemakkelijk hanteerbaar is, de bodem snel weer verlaat en niet te duur is.

De doeltreffendheid van elke chemische behandeling wordt bedreigd door de hoge kosten van het ontsmetten van de gehele bouwvoor enerzijds en door de grote aankweeksnelheid van de resterende, niet gedode aaltjes anderzijds. In overeenstemming met de 10-voudige vermeerdering volgens afbeelding 4 zal 90 % doding door één aardappelgewas, 99 % door twee en 99,9 % door drie opeenvolgende aardappelgewassen weer opgeheven zijn. Bij 90 % doding zal een behandeling hoogstens f 200, bij 99 % hoogstens f 400 en bij 99,9 % hoogstens f 600 per ha mogen kosten, dat is resp. 2; 4 en 6 cent per m^2 oppervlakte of per 200 dm^3 bouwvoor.

Bij eigen veldproeven bleken *Agrocide 2* (666), *Gesafid* (DDT), *Kalkstikstof* en *Iscobrome* (methylbromide) te falen, zowel ten aanzien van het doden der aaltjes als ten aanzien van de groei van het enkele weken nadien gepote aardappelgewas. *Iscobrome D* (aethyleendibromide) vertoonde in concentraties van 30–77 cc/m^2 geen aaltjesdodende werking, hoewel dank zij de behandeling een veel beter aardappelgewas werd verbouwd, vermoedelijk als gevolg van een tijdelijke verdoving der larven.

DD (dichloorpropaan en dichloorpropeen) doodde in concentraties van 50–167 cc/m^2 een gedeelte van de larven, variërende van 69 tot 93 %, waardoor één goed ontwikkeld gewas kon worden verbouwd, met als gevolg weer een sterke vermeerdering van de overgebleven aaltjes. Groei-stimulering werd bij *DD* niet geconstateerd. *Formaline*, 10 *l* 4 %/m^2, doodde de aaltjes niet, doch veroorzaakte wel groei-stimulering bij het aardappelgewas. Zwaardere doseringen met hogere concentraties waren nematocide, doch schaadden tevens het gewas. *Larvacide* (chloorpicrine) in een concentratie van 80 cc/m^2 was het enige middel, dat in duinzand ongeveer 99 % van de larven doodde en waarna tevens een zeer goed aardappelgewas werd verbouwd. De smaak van de knollen bleek echter ongunstig te zijn beïnvloed, terwijl het tweede aardappelgewas reeds weer ziekteverschijnselen vertoonde. Behalve nematocide bleek *Larvacide* ook groei-stimulerend te werken.

Opvallend was, dat *Iscobrome D* en *DD* ook ten aanzien van de groei van het aardappelgewas faalden bij een practijk-proef op een groot perceel, toen gebruik werd gemaakt van grote injecteurs.

De beste werkwijze bij het testen van nematociden bleek: het aanleggen van kleine veldjes van 1 tot enkele m^2 met 3–5 herhalingen, het visuele onderzoek van grondmonsters *vóór* de behandeling en *ná* het test-gewas aardappelen, het activeren van de cysten uit de grondmonsters vlak na de behandeling (door een gewone massa-test met enkele tientallen cysten bijeen in een bakje), het geven van waarderingscijfers van het gewas vroeg en laat in het seizoen, het bepalen van de opbrengst en de smaak van de geoogste aardappelknollen.

Op verschillende besmette proefvelden bleek het grote effect van vruchtwisseling op de aaltjes-populatie in de grond en, als gevolg daarvan, op de opbrengst van het aardappelgewas (afbeeldingen 4 en 32, tabellen 27, 28 en 29).

Indien alle jaren aardappelen werden verbouwd, steeg de besmettingsgraad snel, totdat misgewassen ontstonden. Daarna bleef zij schommelen op dit fatale niveau, terwijl steeds meer of minder hevige ziekteverschijnselen optraden.

Bij verbouw van onvatbare gewassen bleek het aantal levenskrachtige larven gedurende het eerste jaar gemiddeld van 100 tot 46 % en gedurende het tweede jaar van 46 tot 23 % te dalen (tabel 34), terwijl anderzijds bekend is, dat na 6–10 jaren nog enkele procenten levende larven aanwezig zijn. Dit wijst op een biologische afstervingscurve, zoals we die kennen bij het verdwijnen van insecten-„gradaties".

Het aantal aaltjes bleek kleiner, de opbrengst beter en het risico van misgewassen

geringer te worden, naar mate de ruimte tussen twee aardappelgewassen groter werd genomen. Duidelijk bleek, dat ook geringe aaltjes-concentraties schade veroorzaken, hetgeen tot nog toe nooit aangetoond kon worden.

De keuze van de wisselbouwgewassen bleek géén merkbare invloed op de sanering van de grond te hebben (tabellen 32 en 33).

Uitgebreide veldproeven, gesteund door grondmonsteronderzoek, toonden aan, dat de thans bekende organische meststoffen (stalmest, verschillende soorten compost, groene mest) en de verschillende wijzen van grondbewerking niet in staat zijn om het afsterven van de aaltjes merkbaar te bespoedigen (tabellen 35 t/m 39, afbeelding 33). Het bleek bij geen enkele bemesting mogelijk een economisch rendabele aardappelverbouw te drijven bij handhaving van de eenzijdige teelt op besmette grond. Wel werd door organische bemesting verschillende malen een beter aardappelgewas verbouwd, met als gevolg echter ook een sterkere aaltjesvermeerdering. Bij handhaving van de eenzijdige teelt betekent dit verschuiving van de fatale aaltjesbesmetting naar een hoger niveau en als regel slechts één misgewas minder. Alleen bij het verbouwen van aardappelen in een ruime wisselbouw, waarbij een hoge aaltjes-concentratie na elk aardappelgewas wordt gedecimeerd, bleek vooral een stalmestbemesting het gewas dikwijls over de aantasting heen te kunnen helpen, waar anders misschien misgewassen ontstaan zouden zijn.

De vermeerdering der aaltjes bleek op zwaar besmette grond in hoofdzaak evenwijdig te gaan met de knolopbrengst van het aardappelgewas. Bijkomstige tendenzen waren, dat compostbemesting duidelijk méér en stalmestbemesting iets minder aaltjesvermeerdering toelaat dan kunstmestbemesting bij dezelfde knolopbrengst.

Van het grondmonsteronderzoek op aardappelaaltje werden alle handelingen, zowel bij het quantitatieve als het qualitatieve onderzoek, nauwkeurig onderzocht.

a) Het *quantitatieve* onderzoek heeft in de loop van enkele jaren inzicht kunnen geven in de vermeerderingssnelheid van het aaltje, de dynamiek van de besmettingsgraad, het ontstaan van de plekken, de draagkracht van het aardappelgewas en het effect van verschillende chemische bestrijdingsmiddelen, gewassen, bemestingen en behandelingen. Bovendien heeft het de basis gelegd voor het eventueel geven van adviezen ten aanzien van de aardappelteelt op besmette grond.

Het blijkt nodig voor elk monster 25–50 steken met een smalle boor te nemen ter diepte van de bouwvoor. Na drogen worden per monster 2 of meer bepalingen verricht met 20 cc grond. De cysten worden verzameld, individueel beoordeeld, stukgedrukt met het in afbeelding 53 voorgestelde drukglaasje en op inhoud beoordeeld (zie ook afbeelding 52). Wanneer het resultaat moet worden vergeleken met een ander onderzoek, moeten 3–4 verschillende personen van elk monster een bepaling verrichten om persoonlijke fouten op te heffen.

Voor vergelijking binnen dezelfde serie monsters zal de standaardafwijking bij één onderzoeker en bij 4 bepalingen per monster voor *cysten* ± 8 %, voor *levenskrachtige cysten* ± 15 % en voor *larven* ± 22 % bedragen. De totale standaardafwijking, monsternemen incluis, voor een bepaald object waarvan 4 herhalingen (monsters van verschillende veldjes) voorkomen, terwijl per monster 4 bepalingen worden verricht, bleek ± 12 % voor *cysten*, 20 % voor *levenskrachtige cysten* en 27 % voor *larven*. Grotere nauwkeurigheid zal slechts met moeite kunnen worden verkregen.

Hoewel het aantal *larven* biologisch een nauwkeuriger maat is dan het aantal *levenskrachtige cysten*, blijkt de grotere standaardafwijking van de eerste ondanks alle voorzorgen dit voordeel weer op te heffen (tabel 44).

b) Door het *qualitatieve* grondmonsteronderzoek zijn in Nederland de bestaande aard-

appelmoeheidshaarden vrij zeker alle bekend, terwijl door een onderzoek van ± 100.000 grondmonsters per jaar alle Nederlandse pootaardappelen, bloembollen, boomkwekerijgewassen e.d. de garantie krijgen, dat ze niet zijn verbouwd op besmette grond.
Het grondmonsteronderzoek kan de aaltjes enige jaren voor het optreden van de ziekteverschijnselen aantonen en kan systematisch, op elk moment en op alle percelen, uitgevoerd worden, terwijl de kosten niet meer dan f 1,— per monster behoeven te bedragen.
Per $^1/_3$ ha wordt 1 grondmonster genomen ter grootte van ruim 200 cc, samengesteld uit 60 steken met een ± 6 cm lange en 1 cm wijde boor. De monsters worden in het laboratorium in de zakjes gedroogd en geheel verbruikt. Voor het scheiden van cysten en grond worden gewijzigde Fenwick-kannen gebruikt, waarna eventuele cysten uit kommen met water moeten worden verzameld om te worden beoordeeld. Ook lichte besmettingen worden hierbij geconstateerd, namelijk alle gevallen met meer dan 5 cysten en meer dan 50 % van de gevallen met 1 cyste.
Hoewel in Nederland zowel verschillende soorten citroenvormige *Heterodera*-cysten, *H. punctata*, „microcysten" als andere op aardappelaaltjes gelijkende bolletjes voorkomen, blijkt diagnostisch het beoordelen van een grondmonster met 100 % zekerheid te kunnen geschieden (afbeeldingen 34 t/m 39). Vermeldenswaard zijn nog de sporadisch voorkomende, misvormde cysten van het aardappelaaltje (afbeelding 37).
Ten aanzien van het drogen van de monsters, de aaltjesverdeling in de grond en de duurzaamheid der monsters werden de nodige fundamentele waarnemingen verricht als basis voor het grondmonsteronderzoek.

GEVAAR VAN DE AARDAPPELMOEHEID EN DE MAATREGELEN DAARTEGEN

Het gevaar van de aardappelmoeheid is voor Nederland bijzonder groot door de belangrijkheid van de aardappelteelt (afbeelding 65), door het geconcentreerd zijn van de aardappelteelt in bepaalde gebieden (afbeelding 66) en door de belangrijke agrarische export. Daarom wordt de noodzaak betoogd van een preventieve bestrijding. Het geringe percentage besmette velden, gelegen in bepaalde haarden, is hiervoor een goed uitgangspunt en een reden temeer. Op grond van waarnemingen en cijfers wordt aangetoond, dat verdere verbreiding van de aardappelmoeheid niet is te vrezen, indien op alle percelen na elk gewas aardappelen minstens twee jaar andere gewassen worden verbouwd. De nieuwe wettelijke maatregelen ter bestrijding van de aardappelmoeheid in Nederland hebben daarom als voornaamste punt en nieuw element deze verplichte preventieve vruchtwisseling. Daarnaast gelden teeltverboden voor aardappelen en tomaten op besmet terrein en bepalingen ten aanzien van het transport van besmet materiaal, terwijl garanties verschaft worden aan alle export-gewassen.

Ondertussen zal het zoeken naar onvatbare aardappelrassen en naar omstandigheden, gewassen of middelen, die het afsterven van de aaltjes bespoedigen of hun vermeerdering remmen, voortgang moeten vinden, evenals het zoeken naar een gewas, dat even winstgevend en met even weinig risico te telen is als de aardappel.

SUMMARY

INTRODUCTION

Potato sickness, caused by the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber, was first found in the Netherlands near Katwijk in 1941. By an effective system of checking throughout the whole country with the aid of the investigation of more than 200,000 soil samples certain foci of infestation of some extent (Katwijk, Barradeel, de Krim) and a few incidental cases, especially in allotments, were located (see also fig. 19).

HISTORICAL REVIEW

Damage by the potato root eelworm was first discovered near Rostock in Germany in 1913, while the disease must also have occurred in Scotland at the same time. Since then the potato eelworm was respectively found in England (1917), Ireland (1922), Sweden (1922), Denmark (1928), the Netherlands and U.S.A. (1941), Finland (1946), France (1948), Belgium (1949) (see fig. 1).

It is most probable that potato sickness occurs in more European countries as well as outside of Europe, or will occur within a short time, considering the many infections which must already have taken place.

THE EELWORM GENUS HETERODERA

The eelworm genus *Heterodera* was first named in 1871 when A. Schmidt described the beet eelworm under the name *Heterodera schachtii*. By now already 9 different cyst-forming *Heterodera* species have been described, which can be distinguished partly morphologically partly only by their host-plant range. In the synopsis on page 12 the most important data concerning the nomenclature, the characters, the host-plant range and the occurrence of these eelworm species in the Netherlands are given. The following species have been found up to now in this country: *H. schachtii*, *H. major*, *H. cacti*, *H. rostochiensis*, *H. göttingiana* (the clover eelworm since 1947, the pea eelworm since 1949), *H. galeopsidis* (since 1948) and *H. punctata* (since 1949). The synopsis suggests the occurrence of a number of new specialized species. This may be of help for a quick analysis of the genus *Heterodera*.

Apart from the above-mentioned cyst-forming eelworms, the root-knot nematode, *Heterodera marioni* (Cornu, 1879), is of importance. This eelworm, which is known as a parasite of glasshouse crops, appears also to do damage in the open field in the Netherlands every year. The damage in question is of more importance than is generally supposed.

BIOLOGY

The biology of the potato root eelworm was studied in England, Germany and Sweden and especially during recent years also in the U.S.A., by several research workers. The basis of a rational control is still under investigation.

The life cycle is diagrammatically given in figure 2. The development of very resistant cysts and the special behaviour of the resting larvae only becoming active under the influence of root excretions of growing host plants are specially characteristic.

Our own observations confirmed the great resistance of the larvae within the cysts.

After the cysts had been kept under water for 15 months they appeared to be still alive; nor could dry storage in a bottle during 5 years kill them.

With respect to the process of discoloration of ripening ♀♀ supplementary observations were carried out.

It appeared that the number of larvae per cyst is strongly subject to variation; the maximal number in our trials was 749.

Measurements showed that the Dutch populations sufficiently agree with the British, Swedish, German and Scottish to be considered the same eelworm species (table 1). Very reliable differences in length, breadth and length/breadth ratio were found between cysts which developed under different circumstances in the Netherlands, as well as between larvae and eggs from different cysts from the same population. This implies a warning with respect to the description of new *Heterodera* species on the strength of differences in measurements.

In field trials in the Netherlands already after 6 weeks white, after 7 weeks yellow and after 9 weeks brown cysts were observed on potato crops planted in April.

A second or third generation of the potato eelworm during the same season is of no importance as only very few larvae from just developed cysts were able to infest the plant immediately.

Most divergent data with respect to the speed of reproduction of the eelworm are given by the literature.

In field observations we found that during the period of incubation of the disease (the time between infection and the occurrence of symptoms of the disease) the number of eelworms on each potato crop increases to about tenfold. The results from our soil sample investigations and from trials in pots and glass tubes support these observations. This factor is valid for the number of larvae and viable cysts, as well as for the total number of cysts because there exists a rather constant ratio between these numbers in a young, rising population. As soon as the soil contains $\frac{1}{2}$ to 1 cyst per cm^3 (that is a milliard per ha.) the symptoms of potato sickness appear and the tolerance of the plant becomes the limiting factor for the multiplication of the eelworms.

By following their population density in some hundreds of potato crops with the help of our soil sample investigations, we were able to determine that the multiplication capacity of the eelworm (the number of newly developed cysts per potato plant) ranges up to 50,000, except when the crop collapses completely, thus depriving the eelworms of their possibility of reproduction. The data of ten foreign research workers, after conversion, supported this conclusion. This capacity of multiplication surpasses some tens of times the number of cysts which are normally found on the roots of a pulled up potato plant or on the roots of a pot plant. The main reason for this lies in the fact that only a small section of the extensive root system of a plant can be seen, while even on the hair roots of 0,1 mm. diameter cysts occur.

The building up of an eelworm population in the case of different heavy infections is given in figure 4 on page 39. It also implies far-reaching conclusions with respect to the character of the disease.

The potato root eelworm is considered as a highly specialized, biotrophic parasite. In our trials however we were able to multiply the eelworm on artificial media, in fact on peeled potatoes (fig. 5*a*). Though this can of course also be considered as living plant tissue, the fact that the sapstream of the living plant is not a condition of life throws special light on the nature of this parasitism.

With O'Brien & Prentice and Triffitt we believe that the formation of „giant cells" almost certainly is the main cause of the poor growth of an infested potato crop. The part which they play must however be interpreted otherwise than hitherto, as not the xylem, but the phloem tissue is first of all destroyed.

According to exact measurements it appeared that the food withdrawal by eelworms is also not a negligible factor in the disease of the plant. Per hectare an amount of protein is withdrawn from the potato crop corresponding to that of several tons of potatoes.

HOST PLANTS

The host-plant range of the potato root eelworm is very limited. *Solanum tuberosum* (potato), *Solanum esculentum* (tomato) and the American tuber-forming *Solanum* species are easily and heavily attacked, thus they are susceptible.

Of the European indigenous non-tuber-forming *Solanaceae* we succeeded with some difficulty in growing a few cysts on *Solanum dulcamara* and *Hyoscyamus niger*. On none of the other plant species on which according to literature cysts of the potato root eelworm should have been found, were we successful in growing cysts.

From the American non-tuber-forming *Solanaceae*, of which 10 species occur locally in this country as adventives, we tested 5 species. *Solanum nitidibaccatum*, *S. luteum*, *S. rostratum*, *S. triflorum* all proved to be able to produce full-grown cysts with viable larvae, while with respect to *S. gracile* there still exists some uncertainty. The above mentioned plant species are newly found host plants. To this category also belongs *S. sarachoides*, which was found to be susceptible in England. These plants are thus to be feared as weeds.

In none of our trials could cysts be found on *Solanum nigrum*, *Datura stramonium*, *Atropa belladonna* and *Nicotiana tabacum*.

ORIGIN

The potato root eelworm appears to spread like a new parasite. For that reason it must be out of the question that it formerly lived *everywhere* on wild plants or that it developed by adaptation from an *abundantly occurring* eelworm species. All data point in the direction of a stability of the species; this is also the case with related cyst-forming *Heterodera* species.

The sudden appearance of the eelworm and the stability of the species allow of the following possibilities of origin:

a) introduction from an area where no monoculture of potatoes occurs (e.g. South America),
b) escape from an isolated area in Europe where the species lived on a sporadically-occurring *Solanaceae* and
c) sudden development in Europe from an incidental mutation of an existing *Heterodera* species.

As it seems that Europe is the birthplace and as the origin by mutation may also explain particular features of the biology most arguments lead to the acceptance of the last-mentioned supposition. The potato root eelworm must in any case have been introduced into, or originated in, European intensive potato culture round about 1900. As first areas of infestation Mecklenburg (Rostock) as well as Scotland come under consideration.

SYMPTOMS OF DISEASE

The symptoms of the disease are not very specific; they comprise the starvation and the drying up of the plant as the result of root infection.

In the case of local infections distinctly confined patches generally occur after some years; in the case of more evenly distributed infections a sudden failure of crops may occur on whole fields (fig. 8, 9 and 10). In all cases the disease returns the next year and spreads when potato culture is continued in the same way. Heavily attacked plants remain small and lank. Early varieties, specially on light soils, generally show early

yellowing and dying off, from which ,,bare" patches in the crop result, the yield being almost nil. Late varieties can sometimes overcome the arrest of growth after weeks, especially on moist soils, after which diseased patches start to grow afresh and even may flower while most of the crop has already died off. Generally a characteristic lateral development of young roots has taken place in the upper soil layer (fig. 11). The yield of such crops exceeds one's expectations. In the case of a light infestation the crop suffers no clear damage.

Two months after planting infected crops show cysts of the eelworm on all subterranean parts (fig. 5, 12 and 13). These are, in addition to cysts in a soil sample, the only reliable diagnostic characters of potato sickness.

The tubers from an infected crop are generally still usable notwithstanding the fact that they bore cysts. But one can expect a more general development of tuber rot as a result of the many suitable entrances for fungi (fig. 6).

THE "POTATO-SICKNESS PROBLEM"

The term "moeheid" was introduced as an indication of several *Heterodera* infestations. The term ,,aardappelmoeheid", which literally exists in different languages, viz. Kartoffelmüdigkeit (German); potato sickness; fatigue de la pomme de terre (French); potatis-trötthet (Swedish), was consciously reserved in the Dutch language to indicate the disease of potatoes caused by *H. rostochiensis*.

As in other countries there was at first some hesitation in the Netherlands before the eelworms were regarded as the primary and sole cause of the disease. But in several ways it was shown that the potato root eelworm is a new and dangerous parasite for this country.

From trials it appeared that a soil inoculation of eelworms can immediately cause the symptoms of potato sickness. After inoculation infestation followed in all soils in the case of both good and bad soil structure, with fertilizers, stable dung and compost, even in drain fields of a potato-flour mill.

Observation of crops around potato-sickness foci showed that the potato root eelworm is inseparable from the symptoms of the disease.

In 1947 it appeared from our soil sample examinations that out of 2,000 suspected gardens with monoculture of potatoes, scattered over the country, more than 98 % proved to be free from potato root eelworm; the infected samples coincided strikingly with the already known foci.

From large scale investigations in 1949 comprising more than 100,000 soil samples of fields with export crops it proved that still large areas occur from which 25,000 soil samples were examined without finding potato root eelworm.

Systematic soil sample examinations of all plots in an agricultural district with monoculture of potatoes showed that infested fields occurred as a pocket in the middle of an uninfected area (fig. 19).

The sharply marked patches of a few meters in diameter in the crop coinciding with the first occurrence of the disease (fig. 8) can be understood as the result of the reproduction and locomotion of the eelworm during some years, starting from a single cyst or from a clod of infected soil. The locomotion of the larvae appears to be slight; in the case of aimed movement it can only amount to some decimeters.

The extensive data (tables 11, 12 and 14) reveal the strict relation between degree of soil infestation and the intensity of disease symptoms within the same crop. When comparing different potato crops, the great influence of the year, soil, manuring and treatment also become clear. In unfavourable circumstances, disease symptoms can already occur with 2 or 3 viable cysts with a total of $\pm$ 100 larvae per 20 cc. of soil;

under very favourable conditions they may remain obscure even with a tenfold infestation. Whether a crop on heavily infested soil will outgrow the attack, however, can be neither foretold nor influenced with certainty. With a degree of infestation of over 10 viable cysts with alltogether some 800 larvae per 20 cc. of soil it appeared that in more than half of the cases notwithstanding a good treatment a failure was born. It should be noted that 2 viable cysts containing 100 larvae per 20 cc. of soil still means a considerable potential of infestation.

As soon as disease symptoms occur it appears that the number of eelworms newly formed is mainly determined by the growth of the plant in spite of the attack. This number may vary from some thousands up to a hundred thousand cysts per plant. The greatest production of eelworms can be expected with a degree of infestation of 100 up to 400 larvae per 20 cc. of soil and a potato crop in as good as possible a condition under these circumstances. Measures aiming at better potato crops on infested soil are accompanied by a marked increase of the eelworm population and are thus followed by new crop failures at a more serious level of infestation. During the development of a potato crop it appears generally that the greater part of the existing larvae proceed to attack although on an average some larvae always remain in the cyst. The degree of infestation after the crop is thus principally determined by the eelworms newly developed on that crop. Thus, under the influence of the host plant, the otherwise stable eelworm population proves to be highly dynamic. This surprising factor which is generally overlooked may explain many hitherto incomprehensible phenomena.

The data now collected on the rate of reproduction of the eelworm and the dynamics of the infestation level result in a mathematical concept of potato sickness which gives a clear insight into the nature of the disease. Figure 4 (see page 39) gives a diagrammatical view of the building up of an eelworm population in a plot of 1 ha. with different heavy infections under the assumption that potatoes are grown every year. Here the reproduction factor 10 and the endurance of the plant are calculated. Even in the case of continual potato growing normal infections prove to have an incubation period from 4–9 years, depending on the degree of infection. The incubation period is much longer with potatoes every two years; with potatoes every three or four years it is nearly infinite. When a plot in a hitherto uninfected district with continuous potato culture is infected with a certain number of viable cysts, it will cause new infection during the n years of the incubation period on x plots. The number of latent infected but not yet visibly diseased plots p years after the first infection can be represented by the formula $x^{p/n}$.

This calculation holds when all visibly diseased plots are immediately eliminated with respect to further spreading of the eelworms, while it is supposed that constantly uniform infections occur, involving the same amount of soil, that the infections are evenly distributed and that no infections occur in already infected plots. In accurately defined cases, which may occur in practice, the formula gives results which completely agree with the real facts and also explains them. It demonstrates the insidious nature of potato sickness and also the complete failure of quarantine measures exclusively aimed against visibly diseased plots.

Almost all the obscure features of potato sickness can now be explained by a better insight into the mathematical-quantitative nature of the eelworm infestation which, under the influence of the host plant, is highly dynamic.

Each inoculation immediately leads to attack and, after sufficient multiplication of the eelworms, also to symptoms of disease. The occurrence of patches is the result of natural infections; the capriciousness of disease symptoms in successive years results from the dynamics of the infestation level fluctuating with the endurance of the potato crop.

The great influence of conditions on whether a crop is diseased or not can be explained since the symptoms of disease are the result of many processes of plant and parasite which are all under the influence of soil factors. When the plant nearly succumbs to the disease it appears that variety, health of the seed, date of planting, soil, soil structure and manuring can be decisive with respect to damage. This, however, is no reason to doubt the parasitic nature of the potato root eelworm.

CONTROL

The control of potato sickness is a difficult problem for which no satisfactory solution has yet been given. It includes *locating*, *averting* and *actually controlling* the disease as soon as it has become established.

The *locating* takes place by examining the crop or by soil sample examination, which is not restricted to season. The first cases in many countries were discovered only after the disease had been present for 10–20 years as a result of unfamiliarity with the symptoms. In many countries the notification of known cases is obligatory.

Averting the disease is an almost impossible task and has succeeded up to now in none of the countries where the disease has broken out. In many cases legal control measures are taken which as a rule include: prohibition of potato and tomato culture on infested plots, regulations with respect to the destruction and the transport of infected material and import regulations with respect to products from infested areas and their surroundings. The first two measures contend with the most obvious symptoms and diminish the danger of heavy infections but are in any case insufficient to stop the spread of the disease since, by the long period of incubation, the eelworms have always spread further than one is able to prove. In the case of this disease, zone measures are specially unsuitable and weigh disproportionately heavily upon countries with a good "location" service. The best guarantee for export products is the certification that a plot has, by soil sampling, been proved free from eelworms and that a sufficiently wide crop rotation is maintained in order to prevent the building up of an eelworm population. These guarantees are embodied in the Dutch legislation (17).

The cleaning and disinfection of products grown on infested plots has succeeded nowhere up to now and gives little promise, especially for seed potatoes, as the development of cysts still proceeds for some months on dug tubers.

Actual control must be aimed either at the eradication of the eelworms or at obtaining good potato crops notwithstanding their presence. Direct control of resting eelworms fails as a result of the great resistance of the cyst and the enormous population density and from the fact that the eelworms are protected by the soil. Their being restricted as to the host plant, the superabundance of active larvae and the fact that latent larvae always remain in the cysts prevent the eradication of the population by trapping active larvae. Above all the great rate of reproduction of the remaining eelworms or those freshly inoculated make every treatment irrational. Principally at least ten methods of direct control are possible. Disinfection by chemical means, by warmth, by desiccation, by irrigation, by deep burial and by trap crops has already been tested by many workers. The use of stimulating agents, of "check" and "shock" substances, of sera and of hormone preparations aiming at upsetting the biology of the eelworm and at stimulating antagonists or epiparasites in the soil is still in the theoretical stage.

The economic necessity to proceed with potato culture, the lack of resistant varieties and the failure of direct control leave no other possibility for the grower than to maintain a wide crop rotation, in which soil sampling is important to determine the degree of infestation, stable dung to diminish the risk to the crop and early digging of the potatoes to check increase of the eelworms.

In our observations we traced the possibilities for the plant breeder and the value of

control with chemical means, with crop rotation, manuring and soil sample examinations.

The work of the plant breeder perhaps offers possibilities although there is by now no suitable starting material at hand. Conceptions important to the plant breeder, such as *susceptibility*, *resistance*, *sensitiveness*, *disposition* and "*disease escaping*" were described in this connection.

It proved that all of the 358 potato varieties which are present in this country are susceptible.

Of the most important potato varieties of the Dutch list of varieties ("Rassenlijst") it proved that the early ripening *Eersteling* (= Duke of York) and *Rode Eersteling* clearly suffered more damage than the late ripening *Populair*, *Ultimus*, *Furore*, *Rode Star* and also *Eigenheimer*. In comparison with its behaviour on uninfested soil it appeared that *Rode Star* in particular is less sensitive to attack.

In trials with 18 South American tuber-forming *Solanum* species all of which proved to be susceptible we found a striking positive correlation between the growth of the plant and the number of cysts formed (fig. 27). Thus a smaller number of cysts is an indication of greater resistance only when the number of attacking eelworms is the same and the growth of the plants equal.

More than 20,000 seedlings of different potato varieties, other tuber-forming *Solanum* species and crosses proved susceptible to the potato root eelworm. A quick and cheap preselection appears to be possible by sowing in heavily infested soil which has been previously watered with potato root secretion (fig. 29).

The following points of application remain theoretically for the plant breeder: the testing of a great many seedlings of the known tuber-forming *Solanum* species, the search in South America for insusceptible allied species of the potato suitable for cross-breeding, cross-breeding or grafting with the insusceptible non-tuber-forming *Solanaceae* (e.g. *Solanum nigrum*) and the search for or the breeding of more resistant or less sensitive potato varieties, starting from e.g. Rode Star.

Direct control with chemical soil disinfectants has been investigated by many workers and is still under investigation with different new fumigants. No success has yet been achieved in finding substances which are effective, are easily handled, leave the soil quickly and are not too expensive.

The efficiency of a chemical treatment is threatened by the high costs entailed by disinfection of the whole tilth on the one side, and by the rapid increase of the remaining eelworms on the other. In agreement with the tenfold multiplication according to figure 4, a mortality of 90 % will be neutralized by one potato crop, 99 % by two and 99,9 % by three successive crops.

With a mortality of 90 % the treatment may cost at most f 200, with 99 % at most f 400 and with 99,9 % at most f 600 per ha., that is respectively 2; 4 and 6 cents per m.^{2} surface or per 200 dm.^{3} of top soil.

In our field trials it appeared that *Agrocide 2* (BHC), *Gesafid* (DDT), *Calciumcyanamide* and *Iscobrome* (methylbromide) failed with respect to both the killing of the eelworms and the development of the potato crop planted some weeks later.

Iscobrome D (ethylene dibromide) showed no nematocidal activity in concentrations of 30–77 cc./m.^{2}, though a much better potato crop was grown after the treatment, probably as a result of a temporary torpor of the larvae.

DD (dichloropropane and dichloropropene) in concentrations of 50–167 cc./m.^{2} killed a number of larvae varying from 69 to 93 %, so that one good crop could be grown, but thus again allowing a marked increase of the remaining eelworms. Stimulation of growth was not found with *DD*.

Formalin 10 l. of 4 %/m.² did not kill the eelworms but caused a stimulation of growth of the crop. Heavier doses in higher concentrations proved to be nematocidal, but also damaged the crop.
Larvacide (chloropicrin) in a concentration of 80 cc./m.² was the only treatment which killed about 99 % of the larvae in coarse sand after which also a very good crop was grown. It appeared however that the taste of the tubers was unfavourably influenced while the second potato crop already showed symptoms again. Besides nematocidal, it proved that *Larvacide* also has growth-stimulating properties.

The failure of *Iscobrome D* and *DD* in a large scale field trial using big injectors was striking, also with respect to the growth of the potato crop.

The best working methods with respect to the testing of nematocides proved: the lay-out of small plots of 1 to a few m.² with 3–5 replications; visual examination of soil samples *before* the treatment and *after* the test crop of potatoes; stimulation of cysts from soil samples immediately after treatment (by an ordinary mass test with some tens of cysts together in a dish); estimating the development of the crop early and late in the season; determination of the yield and the taste of the tubers.

On different infested trial fields we saw the great effect of crop rotation on the eelworm population in the soil and the result of this on the yield of the potato crop (fig. 4 and 32, tables 27, 28 and 29).

If potatoes were grown every year the degree of infestation quickly increased until crop failures were caused. After this it remained unsteady on this fatal level while more or less serious symptoms of disease occurred repeatedly.

When insusceptible crops were grown it appeared that the number of viable larvae decreased during the first year on an average from 100 to 46 %, during the second year from 46 to 23 % (table 34), while on the other side we know that after 6–10 years a small percentage of living larvae are still present. This points to a biological mortality curve, such as we know from the disappearance of insect „gradations".

The longer the interval between two successive potato crops, the smaller the number of eelworms proved to be and the better the yield, while the risk of failures diminished. It appeared clearly that minor concentrations of eelworms also cause damage, but this could never be shown from field observations.

The choice of insusceptible rotation crops showed no visible influence on "cleaning" the soil in our trials (tables 32 and 33).

Extensive field trials, supported by soil sample examination showed that the known organic manures such as stable dung, different kinds of compost, green manure, and the different methods of tillage of the soil are not able to hasten the death of the eelworms (tables 35–39, fig. 33). It appeared impossible by this means to run a remunerative potato culture with maintenance of a monoculture on infested soil.
In fact, several times, better potato crops were grown with organic manure but this caused at the same time a marked increase of the eelworms. With the maintenance of monoculture this implies a shifting of the fatal degree of eelworm infestation to a higher level while as a rule only one failure less is obtained. Only in the case of potato culture in a wide crop rotation, whereby a high eelworm concentration is decimated after each potato crop, did it prove that stable dung can often carry the crop through the attack when it might otherwise fail.

The increase of eelworms on heavily infested soil proved to go mainly parallel with the yield of the crop. Adventitious tendencies were that compost manure clearly allows a greater and stable dung a somewhat smaller increase of eelworms than fertilizers giving the same yield.

With respect to soil sample examinations all actions with quantitative as well as with qualitative examinations, were closely examined.

a) *Quantitative* examinations gave in the course of some years an insight into the rate of reproduction of the eelworm, the dynamics of the degree of infestation, the origin of patches in the crop, the endurance of the potato crop and the effect of different chemical treatments, different crops, manures and methods of tillage. It also formed a basis for eventual advice on potato culture on infested soil.

For each sample for quantitative examination it proves necessary to take 25–50 prods with a narrow borer to the depth of the tilth. After drying, 2 or more determinations are made with 20 cc. of soil. The cysts are collected and examined individually, squeezed with a small instrument (shown in fig. 53) thus allowing determination of the contents (see also fig. 52). When the results have to be compared with another investigation, 3–4 persons have to make a determination of each sample so that bias is removed.

For comparison within the same series of samples the standard deviation of an investigator in 4 determinations of 20 cc. per sample will amount to $\pm$ 8 % for cysts; $\pm$ 15 % for viable cysts and $\pm$ 22 % for larvae.

The total standard deviation, including the sampling, for a certain object involving 4 replications (samples of different plots) with 4 determinations per sample were in our trials on an average 12 % for cysts; 20 % for viable cysts and 27 % for larvae. Greater accuracy can be obtained only with difficulty.

Although the number of larvae is biologically a more accurate measure than the number of viable cysts, the greater standard deviation of the first proves to neutralize this advantage notwithstanding all precautions.

b) As a result of *qualitative* soil sample examinations the existing potato-sickness foci in the Netherlands are most probably all known, while by examinations of $\pm$ 100,000 soil samples per year all Dutch potato seed, bulbs, and nursery stock are guaranteed to be grown on soil not infested.

Soil sample examination can detect the eelworms some years before symptoms of the disease occur; it can also be carried out at any moment and on all plots, while the costs need not exceed more than f 1.— per sample.

One sample of about 200 cc. is taken per $^1/_3$ ha., it is composed of 60 prods with a borer $\pm$ 6 cm. long and 1 cm. wide.

The samples are dried in their bags in the laboratory and used as a whole. For the separation of cysts from soil, modified Fenwick–cans are used after which eventual cysts must be collected from bowls with water. Also light infestations can thus be found, in fact all cases with more than 5 cysts and more than 50 % of the cases with 1 cyst.

Although different kinds of lemon shaped *Heterodera* cysts, *H. punctata*, "microcysts" as well as other cyst-like bodies occur, the diagnostic determination of a sample proves to be possible with 100 % certainty (fig. 34–39).

Worth mentioning are the sporadically occurring, deformed cysts of the potato root eelworm (fig. 37).

With respect to drying of samples, distribution of eelworms in the soil and durability of the sample, the necessary fundamental observations were carried out as a basis for soil sample examinations.

DANGER OF POTATO SICKNESS AND THE MEASURES AGAINST IT

The danger of potato sickness is especially great in the Netherlands having regard to the importance of potato culture (fig. 65), the concentration of this culture in certain areas (fig. 66) and the important agricultural exports of this country. The necessity of preventive control is therefore stressed.

To this end the small percentage of infested fields, situated in definite foci, is both a suitable starting point and a justification.

On the strength of observations and figures it is shown that further spreading of potato sickness needs not be feared if, on all fields after each crop of potatoes, for two years at least two other crops are grown. The new legal measures for the control of the potato sickness in the Netherlands therefore include, as a main point and a new element, obligatory preventive crop rotation. In addition there are prohibitions of tomato and potato culture on infested plots and regulations with respect to transport of infected material, while guarantees are furnished for export crops.

Meanwhile the search must proceed for immune potato varieties and for conditions, crops and remedies which can hasten the mortality of the eelworms or check their increase. Also it is important that researches are carried out to find a crop which is as profitable as the potato and which can be grown with equally low risk.

GECITEERDE LITERATUUR

(*Afkortingen van tijdschriften volgens de N.I.D.E.R.*)

(1) ADAM, W. 1932. Note sur *Heterodera schachtii* Schm., parasite des Cactus. Bull. du Mus. Roy. d'Hist. Nat. de Belgique 8: 1–10. (2) AHLBERG, O. 1939. Undersökningar över potatisnematoden *Heterodera schachtii* subsp. *rostochiensis* Woll. I Metoder för kvantitativ bestämning av jordens cystahalt. Medd. från Statens Växtskyddsanstalt No 29, Stockholm. (3) ANDERSON, C. P. 1948. A letter from Hon. Clinton P. Anderson, Secretary of Agriculture, to Hon. Arthur Capper, Chairman, Committee on Agriculture and Forestry, United States Senate, Washington, D.C., March 23, 1948. (4) ANONYMUS. 1928. Amendments to the international rules of zoological nomenclature. J. of helminthology 6: 57–58. (5) ———. 1931. On the eelworm *Heterodera schachtii* as a potential danger to the sugar-beet industry in Britain. J. of helminthology 9: 97–104. (6) ———. 1943. Besluit bestrijding aardappelmoeheid 1943. Nederlandse Staatscourant van 21 Juni 1943, No 117. (7) ———. 1945. Potato root eelworm. Government of Northern Ireland, Ministry of Agric., Leaflet no 117. (8) ———. 1947. Aaltjesziekten. Jversl. 1947 van de Proeftuin „Zuid-Hollands Glasdistrict" te Naaldwijk. (9) ———. 1947. Kartoffelnematode. Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst 1, Heft 4: 76. (10) ———. 1948. A bill. To provide for the protection of potato and tomato production from the golden nematode. Report No 1106, S. 2137, Calendar No 1147, U.S. A. (11) ———. 1948. Bekämpfung des Kartoffelnematoden. Regierungsblatt für das Land Thüringen, Teil I: Gesetzsammlung Nr 4 von 12 März 1948. (12) ———. 1948. La lutte contre le nématode doré de la pomme de terre. Pomme de terre française 11: 21–22. (13) ———. 1948. L'anguillule, maladie redoutable de la pomme de terre. Le sol: 262. (14) ———. 1948. Nematode Fight Continues. Agricultural chemicals, 6 June 1948. (15) ———. 1948. Potato-root eelworm. A central office of information film for farmers, Ministry of Agriculture. (16) ———. 1949. Meded. van het Centraal Bur. voor de Statistiek, 1949. (17) ———. 1949. Wet Bestrijding Aardappelmoeheid, Staatsblad No J 273. (18) ———. Bekendtgørelse angaaende Bekaempelse af Kartoffelaal. Landbrugsministeriets Bekendtgørelse af 5-10-1931; 6-11-1935; 7-10-1944. (19) ———. Verordnung zur Bekämpfung des Kartoffelnematoden in Schleswig-Holstein. Amtliche Pflanzenschutzbestimmungen 5, Nr 5, 1 Nov. 1933; 10, Nr 6, 1 Aug. 1938; 11, Nr 2, 1 Mai 1939. (20) ———. Belgische plantenziektenkundige wetgeving. (21) ———. Finse plantenziektenkundige wetgeving. (22) ———. Op grond van verkregen informaties. (23) BAINBRIDGE, J. R. 1946. Ulster guards against eelworm invasion. The Farmers weekly 24, No 12. (24) BATES, G. H. 1945. An alien weed host of *Heterodera rostochiensis* in England. J. of helminthology 21: 104. (25) BAUNACKE, W. 1922. Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung der Rübennematoden *Heterodera schachtii* Schmidt. Arb. aus der Biol. Reichanst. 2: 185–288. (26) BECK, K. 1948. Ein Beitrag zur Kenntnis des Kartoffelnematoden *Heterodera rostochiensis* Wr. Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst 2: 183–186. (27) BECKER-DILLINGEN, J. 1934. Handbuch der Ernährung der landwirtschaftlichen Nutzpflanzen: 425–426. Paul Parey, Berlin. (28) BERKELY, M. J. 1855. Vibrio forming cysts on the roots of cucumbers. Gardener's Chronicle, London, 1: 220. (29) BLACK, W. 1947. Disease resistance in potatoes. Farming, 1947, No 11. (30) BLENKINSOP, A. 1935. Observations on potato-sick soils in Devon and Cornwall. J. of the Ministry of Agric. 41, No 1187. (31) BLUNCK, H. 1933. Ueber Möglichkeiten zur Eindämmung der Kartoffelnematoden-Plage. Z. für Pflanzenkrankheiten 43: 68–74. (32) BOVIEN, P. & THOMSEN, M. 1945. Haveplanternes Skadedyr og deres Bekaempelse. København, 1945. (33) BOYD, A. E. W. 1941. Determination of death in the larvae of the potato root eelworm. Nature 148: 782–783. (34) ———. 1943. Observations on the biology of the potato-root eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. Ann. of applied biology 30: 160. (35) ———. 1943. Stimulation of larval emergence in *Heterodera schachtii* Schmidt by certain concentrations of silver compounds. Ann. of applied biology 30: 161–163. (35a) BRUEL, E. VAN DEN. 1950. Het aardappelaaltje, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. Landbouwtijdschrift, Februari 1950. (36) BRAUN, H. & RIEHM, E. 1945. Krankheiten und Schädlinge der landwirtschaftlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen und ihre Bekämpfung: 113–115. Paul Parey, Berlin. (37) BUCKHURST, A. S. & FRYER, J. C. F. 1931. The problem of „potato sickness". A report upon certain experiments. Ann. of applied biology 18: 584–601. (37a) CALAM, C. T.; RAISTRICK, H. & TODD, A. R. 1949. The potato eelworm hatching factor. 1 The preparation of concentrates of the hatching factor and a method of bioassay.

Biochemical Journal 45: 513–519. (**37b**) CALAM, C. T.; TODD, A. R. & WARING, W. S. 1949. The potato eelworm hatching factor. 2 Purification of the factor by alkaloid salt fractionation. Anhydrotetronic acid as an artificial hatching agent. Biochemical Journal 45: 520–523. (**38**) CARROLL, J. 1933. A study of the potato eelworm (*Heterodera schachtii*) in the Irish Free State. J. of helminthology 11: 137–157. (**39**) CARROLL, J. & MCMAHON, E. 1935. Potato eelworm (*Heterodera schachtii*) investigations. J. of helminthology 13: 77–90. (**39a**) ———. 1937. Potato eelworm (*Heterodera schachtii*): further investigations. J. of helminthology 15: 21–34. (**40**) ———. 1939. Experiments on trap cropping with potatoes as a control measure against potato eelworm (*Heterodera schachtii*). J. of helminthology 17: 101–112. (**41**) CARTER, W. 1943. A promising new soil amendment and disinfectant. Science 97: 383–384. (**42**) CHATIN, J. 1887. Sur les kystes bruns de l'Anguillule de la Bettarave. Compte rendu de l'Acad. des Sci. 105: 130–132. (**43**) ———. 1888. Sur la structure du tégument d'*Heterodera schachtii*. Compte rendu de l'Acad. des Sci. 107: 139–141. (**44**) ———. 1891. L'anguillule de la betterave (*Heterodera schachtii*). Bull. du Ministère d'Agric. de France 10: 457–506. (**44a**) CHEAL, W. F. 1931. Experiments on potato sickness. Ann. of applied biology 18: 401–403. (**45**) CHESTER, K. S. 1942. The Nature and Prevention of Plant Diseases: 369–387. The Blakiston Company, Philadelphia. (**46**) CHITWOOD, B. G. & BUHRER, E. M. 1946. The life history of the golden nematode of potatoes *Heterodera rostochiensis* Wollenweber, under Long Island, New York, conditions. Phytopathology 36, No 3. (**46a**) CHITWOOD, B. G. & FELDMESSER, J. 1948. Golden nematode population studies. Proc. of the Helminthological Soc. of Washington 15: 43–55. (**47**) CHRISTIE, J. R. 1936. The development of root-knot nematode galls. Phytopathology 26: 1–22. (**48**) CHRISTIE, J. R. & ALBIN, F. E. 1944. Host-parasite relationships of the root-knot nematode, *Heterodera marioni*. I The question of races. Proc. of the Helminthological Soc. of Washington 11: 31–37. (**49**) CHRISTIE, J. R. 1946. Host-parasite relationships of the root-knot nematode, *Heterodera marioni*. II Some effects of the host on the parasite. Phytopathology 36: 340–353. (**50**) CLEVERINGA, O. J. 1945. Verslag van het voortgezette onderzoek naar het optreden van aardappelmoeheid, op 11-6-1945. (**51**) ———. 1945. Rapport van 7-7-1945 over Havermoeheid in de Woldstreek. (**52**) ———. 1947. Brief aan de Plantenziektenkundige Dienst van 9-12-1947. (**53**) CORDER, M. N.; BUHRER, E. M. & THORNE, G. 1936. A list of plants attacked by the sugar beet nematode (*Heterodera schachtii*). The Plant Disease Reporter 20: 38–47. (**54**) CORNU, M. 1879. Etude sur le *Phylloxera vastatrix*. Mém. présentés par divers savants à l'académie des Sciences, Paris, 26: 163–175. (**55**) DESCHIENS, R. & LAMY, L. 1943. Conditions pratique de cultures de sporulation et de récolte des spores d'Hyphomycètes prédateurs de nématodes. Compte rendu des séances et Mém. de la Soc. de Biol., Paris, 3: 381–383. (**56**) DIJKSTRA, N. D. & REESTMAN, A. J. 1943. Het gebruik van aardappelloof als veevoeder. Landbouwkundig T. 55: 191–210. (**57**) DOLLFUS, R. PH. 1946. Parasites des Helminthes. Paul Lechevalier, Paris. (**57a**) EDWARDS, E. E. 1929. The control of a serious potato trouble. J. of the Ministry of Agric. 36: 234–242. (**58**) ———. 1937. Field Experiments on control of the „potato-sickness" associated with the nematode, *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 15: 77–96. (**59**) ———. 1939. Field tests on the value of calcium-chloroacetate for controlling the potato-sickness associated with the root eelworm *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 17: 51–60. (**60**) ELLENBY, C. 1943. A modification of the Gemmell single cyst technique for the potato strain of the eelworm *Heterodera schachtii* Schmidt. Nature 152: 133. (**61**) ———. 1945. The influence of crucifers and mustard oil on the emergence of larvae of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. Ann. of applied biology 32: 67–70. (**62**) ———. 1945. Susceptibility of South American tuber-forming species of *Solanum* to the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. The Empire J. of exp. agriculture 13: 158–168. (**63**) ———. 1946. Nature of the cyst wall of the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber, and its permeability to water. Nature 157, No 3984. (**64**) ———. 1946. Potato root eelworm and mustard oil. Agriculture 53 ,No 5. (**64a**) ———. 1946. Ecology of the eelworm cyst. Nature 157, No 3988. (**65**) ———. 1948. Resistance to the potato root eelworm. Nature 162: 704. (**66**) EXT, W. & GOFFART, H. 1937. Erfahrungen und Masznahmen bei der Bekämpfung von Kartoffelnematoden (*Heterodera schachtii rostochiensis*). Z. für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 47: 560–572. (**67**) ———. 1942. Zehn Jahre Kampf gegen den Kartoffelnematoden in der Provinz Schleswig-Holstein, 1933–1942. Angewandte Botanik 24: 1–16. (**68**) FAES, H.; STAEHELIN, M. & BOVEY, P. 1947. La défense des plantes cultivées. Payot, Lausanne. (**69**) FENWICK, D. W. 1940. Methods for the recovery and counting of cysts of *Heterodera schachtii* from soil. J. of helminthology 18: 155–172. (**70**) ———. 1942. On the lethal effect of sulphur dioxide on eelworm cysts adherent to seed potatoes. J. of helminthology 20: 41–50. (**71**) ———. 1942. The degree of *Heterodera* infectivity of soil and its determination. J. of helminthology 20: 50–66. (**72**) ———. 1943. A refinement of Gemmell's single cyst technique. J. of helminthology 21: 37–41. (**73**) ———. 1943. Note on the use of picric acid as a hatching agent. J. of helminthology 21: 41–42. (**74**) ———. 1949. Investigations on the emergence of

larvae from cysts of the potato-root eelworm. J. of helminthology 23: 157–170. (**75**) FEUCHT, W. 1930. Die Kartoffelnematode auch in Thüringen. Thüring. Landw. Wschr. 2: 3–4. (**76**) FILIPJEV, I. N. 1934. Nematoden, die van belang zijn voor de landbouw (Russisch). Moskou, Leningrad. (**77**) FILIPJEV, I.N. & SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H. 1941. A manual of agricultural helminthology. Brill, Leiden. (**78**) FRANKLIN, M. T. 1937. The effect on the cyst contents of *Heterodera schachtii* of the cultivation of maize on potato sick land. J. of helminthology 15: 61–88. (**79**) ———. 1937. The survival of free larvae of *Heterodera schachtii* in soil. J. of helminthology 15: 69–74. (**80**) ———. 1938. On the occurrence of *Heterodera* cysts in various soils and on the roots of *Agrostis stolonifera* L. J. of helminthology 16: 5–16. (**81**) ———, 1938. Experiments with cysts of the potato eelworm (*Heterodera schachtii*) of different ages. J. of helminthology 16: 67–76. (**82**) ———. 1939. Natural infections of *Heterodera schachtii* on clovers in Britain. J. of helminthology 17: 93–100. (**83**) ———. 1939. The treatment of seed potatoes for the destruction of adherent *Heterodera schachtii* cysts. J. of helminthology 17: 113–126. (**84**) ———. 1939. On the structure of the cyst wall of *Heterodera schachtii* Schmidt. J. of helminthology 17: 127–134. (**85**) ———. 1940. On the identification of strains of *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 18: 63–84. (**86**) ———. 1940. On the specific status of the so-called biological strains of *Heterodera schachtii* Schmidt. J. of helminthology 18: 193–208. (**87**) ———. 1945. On *Heterodera cruciferae* n. sp. of Brassicas, and on a *Heterodera* strain infecting clover and dock. J. of helminthology 21: 71–84. (**88**) FUCHS, O. 1911. Beiträge zur Biologie des Rübennematoden *Heterodera schachtii*. Z. für das landwirtsch. Versuchswesen in Oesterreich 14: 932–952. (**89**) GEMMELL, A. R. 1940. Studies in the biology and control of *Heterodera schachtii*. Bull. of the West of Scotland Agric. College No 139. (**90**) ———. 1943. The resistance of potato varieties to *Heterodera schachtii* Schmidt, the potato-root eelworm. Ann. of applied biology 30: 67–70. (**91**) GODFREY, G. H. & OLIVIERA, J. 1932. The development of the root-knot nematode in relation to root tissues of pineapple and cowpea. Phytopathology 22: 325. (**92**) GOFFART, H. 1926. Morphologische und biologische Unterschiede pflanzenparasitierender Nematoden. Z. für Pflanzenkrankheiten 36: 257–263. (**93**) ———. 1928. Verwandschaftliche Beziehungen zwischen dem Rüben- und Kartoffelstamm von *Heterodera schachtii* Schm. Verh. der Deutschen Zoologischen Ges. anlässlich der 32 Jahresversammlung, 1928, Leipzig: 238–243. (**94**) ———. 1933. Untersuchungen am Hafernematoden *Heterodera schachtii* Schm. III Beitrag zu: Rassenstudien an *Heterodera schachtii* Schm. Arb. aus der Biol. Reichsanst. 20: 1–26. (**95**) ———. 1934. Ueber die Biologie und Bekämpfung des Kartoffelnematoden (*Heterodera schachtii* Schmidt). Arb. aus der Biol. Reichsanst. 21: 73–108. (**96**) ———. 1934. Beobachtungen an *Heterodera marioni* Goodey 1932 unter besonderer Berücksichtigung ihres parasitologischen Verhaltens. Z. für Parasitenkunde 7: 61–70. (**97**) ———. 1936. *Heterodera schachtii* Schmidt an gemeiner Hanfnessel (*Galeopsis tetrahit* L.) und an Kakteen. Z. für Parasitenkunde 8: 528–532. (**98**) ———. 1936. Neue Wirtspflanzen von *Heterodera schachtii* Schmidt. Z. für Pflanzenkrankheiten 46: 359–364. (**99**) ———. 1939. Das Problem der Nematodenkrankheit bei der Kartoffel. Arb. aus der Biol. Reichsanst. 22: 321–327. (**99a**) ———. 1939. Resistenzprüfung von Kartoffelsorten gegenüber *Heterodera schachtii* Schmidt. Der Züchter 11: 123–130. (**100**) ———. 1944. Beobachtungen über das Auftreten von *Heterodera schachtii* an Klee. Z. für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 54: 12–18. (**100a**) ———. Nematodes, Fadenwürmer. Handbuch der Pflanzenkrankheiten (Sorauer), IV Band, I Teil: 4–95. Paul Parey, Berlin und Hamburg. (**101**) GOODEY, T. 1932. On the nomenclature of the root-gall nematodes. J. of helminthology 10: 21–28. (**102**) ———. 1937. Two methods for staining nematodes in plant tissues. J. of helminthology 15: 137–144. (**103**) ———. 1940. The Nematode parasites of plants catalogued under their hosts. Imperial Bureau of Agricultural Parasitology, Winches Farm Drive, England. (**104**) ———. 1949. Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Techn. Bull. of the Ministry of Agric. and Fisheries, No 2. (**105**) GREEFF, R. 1872. Ueber Nematoden in Wurzelanschwellungen (Gallen) verschiedener Pflanzen. S.-B. der Ges. zur Beförderung der Gesammten Naturwiss. in Marburg: 172–174. Berlin. (**106**) HAWKES, J. G. 1947. Some observations on South American Potatoes. Ann. of applied biology 34: 628. (**107**) HELLINGA, J. J. A. 1946. Mededeling van het I.v.R.S., Bergen op Zoom, Juni '46. (**108**) HEUKELS, H. 1942. Geïllustreerde Schoolflora voor Nederland. Noordhoff, Groningen. (**109**) HEY, A. 1948. Pflanzenschutzaufgaben im künftigen Kartoffelbau. Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst 2, No 3/4. (**110**) HILTNER, L. 1909. Pflanzenschutz nach Monaten geordnet. Stuttgart. (**111**) HOLLRUNG, M. 1891. Jahresbericht über die Tätigkeit der Versuchsstation für Nematodenvertilgung und Pflanzenschutz, Halle. (**112**) HOLMBERG, C. 1940. Potatisodlingen och potatisålen. Växtskyddsnotiser 4: 9–12. (**113**) ———. 1941. Försumna ej växelbruket vid potatisodlingens planläggning. Växtskyddsnotiser 5: 12–13. (**114**) ———. 1945. Potatisålen, ett hot mot skånsk potatisodling. Växtskyddsnotiser 9: 42–45. (**114a**) ———. 1945. Potatiskräfta och potatisål i Sverige år 1944. Växtskyddsnotiser 9: 12–13. (**115**) ———. 1947. Potatiskräfta och potatisål i Sverige år 1946. Växtskyddsnotiser 11: 5–9. (**116**) HOVY, J. W. H. 1939. Oligodynamic

control of eelworm *Heterodera marioni*. Nature, London, 144: 672. **(117)** HOWARD, A. 1945. Farming and gardening for health or disease. Faber & Faber, London. **(117a)** HURST, R. H. & TRIFFITT, M. J. 1935. Experiments on the control of the „potato-sickness" by the addition of certain chemicals to soil, infected with *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 13: 191–200. **(117b)** ———. 1935. Calcium cyanamide and other artificial fertilisers in the treatment of soil infected with *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 13: 201–218. **(118)** HURST, R. H. 1937. Report of the Agricultural Research Council for the period Oct. 1935–Sept. 1937: 176. **(119)** HURST, R. H. & FRANKLIN. M. T. 1937. Field experiments in Lincolnshire on the chemical treatment of soil infected with *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 15: 9–20. **(119a)** HURST, R. H. & TRIFFITT, M. J. 1937. Further experiments on the chemical treatment of soil infected with *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 15: 1–8. **(120)** HURST, R. H. & FRANKLIN, M. T. 1938. A second series of field experiments in Lincolnshire on the chemical treatment of soil, infected with *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 16: 1–4. **(121)** ———. 1938. Field experiments in Bedfordshire on the chemical treatment of soil infected with the potato eelworm *Heterodera schachtii*, during 1936–1937. J. of helminthology 16: 33–46. **(122)** HUXLEY, J. 1945. The new systematics. Oxford University Press. **(123)** JOHNSON, L. R. & THOMPSON, H. W. 1936. *H. schachtii* (potato strain) on tomatoes. J. of the Ministry of Agric. 43: 43–45. **(124)** ———. 1945. Potato root eelworm in Yorkshire. J. of the Ministry of Agric. 52: 261–270. **(124a)** JOHNSON, L. R. & TOWNSEND, W. N. 1949. The inhibition of hatching of potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in partially sterilized soil. The Ann. of applied biology 36: 504–512. **(125)** JONES, F. G. W. 1945. Soil populations of beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.) in relation to cropping. Ann. of applied biology 32: 351–380. **(126)** KEMNER, N. A. 1929. Potatisnematoden eller Potatisålen (*Heterodera schachtii* subsp. *rostochiensis* Woll.) och dess framträdande i Sverige. Medd. från Centralanstalten för Försöksväsendet på Jordbruksområdet, No 355. **(127)** ———. 1929. Kvantitativa undersökningar av nematodhalten i svenska åkerjordar. Medd. från Centralanstalten för Försöksväsendet på Jordbruksområdet, No 357. **(128)** KÜHN, J. 1881. Die Ergebnisse der Versuche zur Ermittelung der Ursache der Rübenmüdigkeit und zur Erforschung der Natur der Nematoden. Ber. aus dem Physiol. Lab. unter Versuchsanst. des Landwirtsch. Instituts der Univ. Halle. **(129)** ———. 1886. Bericht über weitere Versuche mit Nematoden-Fangpflanzen. Ber. aus dem Physiol. Lab. unter Versuchsanst. des Landwirtsch. Instituts der Univ. Halle, Heft 6: 163–176. **(130)** ———. 1886. Anleitung zur Bekämpfung der Rübennematoden. Ber. aus dem Physiol. Lab. unter Versuchsanst. des Landwirtsch. Instituts der Univ. Halle, Heft 6: 176–184. **(131)** ———. 1891. Neuere Versuche zur Bekämpfung der Rübennematoden. Halle, 14-3-1891. **(131a)** LANGE, W. H. 1947. New development in soil insecticides. Agricultural Chemicals 2: 20–23. **(132)** LAPAGE, G. 1938. Nematodes parasitic in animals. Methuen & Co., London. **(132a)** LEAR, B. 1950. Efficacy of dichlorobutene as a soil fumigant against *Heterodera rostochiensis* Wollenweber and *Heterodera marioni* (Cornu) Goodey. Phytopathology 40: 17. **(133)** LEIPER, R. T. 1940. The potato eelworm problem of to-day. J. of the Roy. Agricultural Soc. of England 100: 63–74. **(134)** LIEBSCHER, G. 1890. Eine Nematode als Ursache der Erbsenmüdigkeit des Bodens. Deutsche Landwirtsch. Presse 17, No 56; 61; 84. **(135)** ———. 1892. Beobachtungen über das Auftreten eines Nematoden an Erbsen. J. für Landwirtschaft 40: 357–368. **(136)** LINDFORD, M. B. 1939. Attractiveness of roots and excised shoot tissues to certain nematodes. Proc. of the Helminthological Soc. 6: 11–18. **(137)** ———. 1941. Parasitism of the root-knot nematode in leaves and stems. Phytopathology 31: 634–649. **(138)** LINDFORS, TH. 1939. Ny förordning om bekämpande av Potatisålen. Växtskyddsnotiser 3: 33–35. **(139)** MAI, W. F. & LOWNSBERRY JR, B. F. 1948. Studies on the host range of the golden nematode of potatoes. Amer. potato J. 25: 290–294. **(139a)** MARCINOWSKI, K. 1909. Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden. Arb. aus der Biol. Anstalt für Land- und Forstwirtschaft 7: 1–192. **(140)** MARRIAN, D. H.; RUSSELL, P. B.; TODD, A. R. & WARING, W. S. 1947. The structure of anhydrotetronic acid. J. of the Chem. Soc. of London: 1365–1369. **(140a)** MARRIAN, D. H. 1948. „The potato eelworm hatching factor". Helminthological abstracts 17: 85. **(140b)** MARRIAN, D. H.; RUSSELL, P. B.; TODD, A. R. & WARING, W. S. 1949. The potato eelworm hatching factor. 3 Concentration of the factor by chromatography. Observations on the nature of eclepic acid. Biochemical Journal 45: 524–527. **(140c)** MARRIAN, D. H.; RUSSELL, P. B. & TODD, A. R. 1949. The potato eelworm hatching factor. 6 Attempts to prepare artificial hatching agents. Part II. Some active arylidene – $\triangle \beta : \gamma$ – butenolides and related compounds. Biochemical Journal 45: 533–537. **(141)** MARTIN, G. 1947. DD as a means of controlling *Heterodera rostochiensis* (Woll.). Nature 160, No 4073. **(141a)** MASSEE, G. 1913. Nematodes or eelworms. Kew Bull.: 343–351. **(142)** MCCUBBIN, W. A. 1948. Present status of the golden nematode of potato. Amer. potato J. 25: 131 e.v. **(143)** MCMAHON, M. 1932. Potato-sickness and the eelworm *Heterodera schachtii*. Imperial bureau of agricultural parasitology, notes and memoranda, No 6. **(144)** MILES, H. W. 1930. Field studies on *Heterodera schachtii* Schmidt in relation to the pathological condition

known as „Potato sickness". J. of helminthology 8: 103–122. (**145**) MILES, H. W. & MILES, M. 1942. Investigations on potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. Ann. of applied biology 29: 109–114. (**146**) MILES, H. W.; HENDERSON, V. E. & MILES, M. 1943. Field studies of potato-root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber, 1938–1940. Ann. of applied biology 30: 151–157. (**147**) MILES, H. W. & MILES, M. 1945. Eelworm pests and commercial vegetable production. The Annual Report of the Agricultural and Horticultural Research Station, Long Ashton. (**148**) ———. 1945. Potato-root eelworm in Worcestershire. Worcestershire Agricultural Chronicle 13, No 2. (**149**) MILLARD, W. A.; BURR, S. & JOHNSON, L. R. 1932. „Potato Sickness". The Gardener's Chronicle 3: 28–29. (**150**) MORGAN, D. O. 1925. Investigations on eelworm in potatoes in South Lincolnshire. J. of helminthology 3: 185–192. (**151**) ———. 1926. Some remarks on the etiology of potato disease in Lincolnshire. J. of helminthology 4: 49–52. (**152**) MORGAN, D. O. & PETERS, B. G. 1929. The potato-root eelworm in Lincolnshire. J. of helminthology 7: 63–80. (**153**) MORTENSEN, M. L.; ROSTRUP S. & KØLPIN RAVN, F. 1908. Oversigt over Landbrugsplanternes Sygdomme i 1907. T. for landbrugets planteavl. (**154**) MÜLLER, C. 1884. Mitteilungen über die unseren Kulturpflanzen schädlichen, das Geschlecht *Heterodera* bildenden Würmer. Landwirtsch. Jahrbücher 13: 1–42. (**155**) MÜLLER, H. C. & MOLZ, E. 1914. Versuche zur Bekämpfung der Rübennematoden (*Heterodera schachtli*). Z. des Vereins der Deutschen Zuckerindustrie, Heft 707: 959–1050. (**156**) NEMEC, B. 1911. Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe. Z. für Pflanzenkrankheiten 21: 1–10. (**157**) NEWHALL, A. G. 1947. Comparison of some volatile soil fumigants. Agricultural Chemicals 2: 30–31. (**158**) O'BRIEN, D. G. & PRENTICE, E. G. 1931. A nematode disease of potatoes caused by *Heterodera Schachtii* Schmidt. The West of Scotland Agricultural College, Research Bulletin No 2. (**159**) O'BRIEN, D. G.; GEMMELL, A. R.; PRENTICE, J. W. & WYLIE, S. M. 1939. Field experiments in Ayrshire on the control of *H. schachtii* by the use of chloro-acetates. J. of helminthology 17: 41–50. (**159a**) OORT, A. J. P. 1950. Nederlandse namen voor aaltjes (Nematoden). T. over plantenziekten 56: 169–171. (**160**) OOSTENBRINK, M. 1948. Verslagen van studiereizen naar Engeland en Ierland. Ongepubliceerd. (**161**) PERCIVAL, J. 1895. An eelworm disease of hops. Natural Science 6: 187–197. (**162**) PETERS, B. G. 1948. Final report on trials with DD against potato eelworm (*Heterodera rostochiensis*). Agricultural Research Council. (**163**) ———. 1948. Potato root eelworm, DD, and soil sterilization. J. of helminthology 22: 117–138. (**163a**) ———. 1949. The potato root eelworm problem. J. of the Ministry of Agric. 55, No 11. (**164**) POETEREN, N. VAN. 1930. Het aardappelwortelaaltje. T. over plantenziekten 36: 61–64. (**165**) QUANJER, H. M. 1938. Onderzoek van aardappelrassen op vatbaarheid voor ziekte. Keuringsbelangen 1, No 14. (**166**) ———. 1942. Phytopathologische terminologie. T. over plantenziekten 48: 1–13. (**167**) REINMUTH, E. 1929. Der Kartoffelnematode (*Heterodera schachtii* Schm.). Beiträge zur Biologie und Bekämpfung. Z. für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 39: 241–276. (**168**) RITZEMA BOS, J. 1888. L'anguillule de la tige (*Tylenchus devastatrix* Kühn). Arch. du Musée Teyler, Haarlem. (**169**) ROBERTSON, D. 1939. Varietal resistance of potatoes to the effects of eelworm infestations. Scottish J. of agriculture 22: 172–174. (**170**) ———. 1947. Control of tomato root eelworms. Scottish J. of agriculture 26: 160. (**170a**) RUSSELL, P. B.; TODD, A. R. & WARING, W. S. 1949. The potato eelworm hatching factor. 4 *Solanum nigrum* as a source of the potato eelworm hatching factor. Biochemical Journal 45: 528–529. (**170b**) ———. 1949. The potato eelworm hatching factor. 5 Attempts to prepare artificial hatching agents. Part I. Some furan derivates. Biochemical Journal 45: 530–532. (**171**) SCHACHT, H. 1859. Über einige Feinde der Rübenfelder. Z. des Ver. für die Rübenzuckerindustrie 9: 175–179. (**171a**) ———. 1862. Die Feinde der Zuckerrübe. Z. des Ver. für die Rübenzuckerindustrie 12: 397–402. (**172**) SCHMIDT, A. 1871. Über die Rübennematoden (*Heterodera schachtii*). Z. des Ver. für die Rübenzuckerindustrie 21: 1–119. (**173**) ———. 1872. Zweiter Bericht über die Rübennematoden. Z. des Ver. für die Rübenzuckerindustrie 22: 67–75. (**173a**) SCHMITT, C. G. 1948. Chemicals for control of the golden nematode of potatoes. Phytopathology 38: 23. (**174**) SCHMIDT, O. 1930. Sind Rüben- und Hafernematoden identisch? Wiss. Archiv Landwirt. 3: 420–464. (**175**) SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H. 1941. Algemene gezichtspunten aangaande het vraagstuk der plantenaaltjes. T. over plantenziekten 47: 1–13. (**176**) SEINHORST, J. W. & DUNLOP, M. J. 1945. De aantasting van enige *Solanum*-soorten en enige kruisingen tussen *Solanum demissum* en *S. tuberosum* door het stengelaaltje *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. T. over plantenziekten 51: 73–81. (**177**) SENGBUSCH, R. 1927. Beitrag zur Biologie der Rübennematoden, *Heterodera schachtii*. Z. für Pflanzenkrankheiten 37: 86–102. (**178**) SMALL, T. 1939. On the first outbreaks of potato eelworm (*Heterodera schachtii* Schmidt) in Jersey. J. of helminthology 17: 39–40. (**179**) SMEDLEY, E. M. 1936. The action of certain halogen compounds on the potato eelworm, *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 14: 11–20. (**180**) ———. 1938. Experiments to determine the relative toxicity of ammonium chloroacetate and related chemicals to the potato eelworm, *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 16: 177–180. (**181**) ———. 1939. Experiments on the use of isothiocyanates in the control of the potato

strain of *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 17: 31–38. **(182)** SMITH, A. M. & PRENTICE, E. G. 1929. Investigations on *Heterodera schachtii* in Lancashire and Cheshire. Part I. Ann. of applied biology 16: 324–339. **(183)** SMITH, A. M. 1929. Investigations on *Heterodera schachtii* in Lancashire and Cheshire. Part II. Ann. of applied biology 16: 340–346. **(184)** SMITH, A. M. & MILES, H. W. 1929. Investigations on *Heterodera schachtii* in Lancashire and Cheshire. Part III. Ann. of applied biology 16: 596–601. **(185)** SNEDECOR, G. W. 1946. Statistical methods. The Iowa State College Press. **(186)** STANILAND, L. N. 1946. Potato root eelworm in the South-west. J. of the Ministry of Agric. 52: 538–540. **(187)** STEINER, G. 1925. The problem of host selection and host specialisation of certain plant-infesting nemas and its application in the study of nemac pests. Phytopathology 15: 499–534. **(188)** ———. 1947. Some little-known nematodes parasitic on roots. Phytopathology 37: 441. **(189)** STRACHAN, J. & TAYLOR, T. H. 1925. Potato eelworm. J. of the Ministry of Agric. 32: 941–947. **(190)** ———. 1929. The Potato Eelworm. The University of Leeds, Bulletin 159. **(191)** STRUBELL, A. 1888. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden *Heterodera schachtii* Schm. Bibliotheca zoologica 1888, Heft 2. **(192)** TAYLOR, T. H. 1917. Monthly Summary of Insect Pests, August 1917, Ministry of Agric. and Fisheries. Niet gepubliceerd. **(193)** THOMPSON, H. W. 1949. The potato-root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in the United Kingdom. The Empire J. of exp. agriculture 17: 60–71. **(194)** THORNE, G. 1928. *Heterodera punctata* n.sp. A nematode parasitic on wheat roots from Saskatchewan. Scientific Agriculture 8: 707–710. **(195)** THORNE, G. & JENSEN, V. 1946. A preliminary report on the control of sugar-beet nematode with two chemicals, DD and Dowfume W 15. Proceedings. fourth general meeting, American society sugar beet technologists. **(196)** TRIFFITT, M. J. 1928. On the morphology of *Heterodera schachtii* with special reference to the potato-strain, J. of helminthology 6: 39–50. **(197)** ———. 1929. Further observations on the morphology of *Heterodera schachtii* with remarks on the bionomics of a strain attacking mangolds in Britain. J. of helminthology 7: 119–140. **(198)** ———. 1929. Preliminary researches on mustard as a factor inhibiting cyst formation in *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 7: 81–92. **(199)** ———. 1929. Observations on the incidence of *Heterodera schachtii* at the Omskirk potato testing station. J. of helminthology 7: 93–98. **(200)** ———. 1929. On the occurrence and significance of *Heterodera schachtii* infesting certain weeds. J. of helminthology 7: 215–222. **(201)** ———. 1930. On the bionomics of *Heterodera schachtii* on potatoes with special reference to the influence of mustard on the escape of the larvae from the cyst. J. of helminthology 8: 19–48. **(202)** ———. 1930. Observations on the life-cycle of *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 8: 185–196. **(202a)** ——. 1931. On the pathogenicity of *Heterodera schachtii* to potatoes and mangolds. J. of helminthology 9: 1–16. **(202b)** ———. 1931. Note on a fungous parasite associated with *Heterodera schachtii* infections on potatoes. J. of helminthology 9: 47–48. **(203)** ———. 1931. On the occurrence of *Heterodera radicicola* associated with *Heterodera schachtii* as a field parasite in Britain. J. of helminthology 9: 205–208. **(204)** ———. 1932. Preliminary note on the use of root excretions as a method of controlling the nematode *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 10: 181–182. **(205)** ———. 1934. Experiments with the root excretions of grasses as a possible means of eliminating *Heterodera schachtii* from infected soil. J. of helminthology 12: 11–12. **(205a)** ———. 1935. On cyst-like bodies, resembling cysts of *Heterodera schachtii* of common occurrence in British soils. J. of helminthology 13: 59–66. **(206)** TRIFFITT, M. J. & HURST, R. H. 1935. On the thermal death-point of *Heterodera schachtii*. J. of helminthology 13: 219–222. **(207)** UVEN, M. J. VAN. 1946. Mathematical treatment of the results of agricultural and other experiments. Noordhoff, Groningen. **(208)** VANHA, J. & STOCKLASA, J. 1896. Die Rübennematoden. Paul Parey, Berlin. **(209)** WEAVER, J. E. 1926. Root development of field crops. McGraw-Hill, New York and London. **(210)** WILLIAMS, P. H. 1936. A new eelworm disease of the tomato. Gardener's Chronicle 99: 316. **(211)** WOLLENWEBER, H. W. 1923. Krankheiten und Beschädigungen der Kartoffel. Paul Parey, Berlin. **(212)** ZIMMERMANN, H. 1914. Bericht der Hauptstelle für Pflanzenschutz in Mecklenburg-Schwerin und Mecklenburg-Strelitz für das Jahr 1913: 73–75. Mitt. der Landwirtsch. Versuchsstation zu Rostock. **(213)** ———. 1927. Versuche über die Kartoffelnematode (*Heterodera schachtii* f. *solani*), 1921–1922. Arb. des Forschungsinst. für Kartoffelbau, Heft 8: 152–154.