294 G.24

# VEREDELING VAN DE AARDAPPEL OP RESISTENTIE TEGEN HETERODERA ROSTOCHIENSIS WOLLENWEBER

C. A. HUIJSMAN

NN08201.220

# VEREDELING VAN DE AARDAPPEL OP RESISTENTIE TEGEN HETERODERA ROSTOCHIENSIS WOLLENWEBER

*BREEDING FOR RESISTANCE TO THE POTATO-ROOT EELWORM HETERODERA ROSTOCHIENSIS W.*

Dit proefschrift met stellingen van

CORNELIS ALBERTUS HUIJSMAN,

landbouwkundig ingenieur, geboren te Sloten (N.H.), 6 juli 1920, is goedgekeurd door de promotor Dr. Ir. J. C. DORST, hoogleraar in de teelt en de veredeling van de landbouwgewassen.

*De Rector Magnificus der Landbouwhogeschool,*
W. DE JONG

Wageningen, 9 maart 1957

# VEREDELING VAN DE AARDAPPEL OP RESISTENTIE TEGEN HETERODERA ROSTOCHIENSIS WOLLENWEBER

*WITH A SUMMARY*

*BREEDING FOR RESISTANCE TO THE POTATO-ROOT EELWORM HETERODERA ROSTOCHIENSIS W.*

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. DE JONG,
HOOGLERAAR IN DE VEETEELTWETENSCHAP
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
DER LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 5 APRIL 1957 TE 16 UUR

DOOR

C. A. HUIJSMAN

H. VEENMAN & ZONEN – WAGENINGEN – 1957

# STELLINGEN

I

De verschillende graden van resistentie tegen het aardappelcystenaaltje, voorkomende in enkele vormen van de soort S. andigenum, berusten op een serie multipele allelen en een aantal modificerende genen.

II

De aanwezigheid van vormen van S. andigenum met een nog hogere graad van resistentie tegen het aardappelcystenaaltje dan die, voorkomende in C.P.C. 1673, is waarschijnlijk.

III

Hoewel er bezwaren verbonden zijn aan de bestrijding van ziekten en plagen door chemische middelen, is deze in onze huidige samenleving onmisbaar.

IV

Bij het zoeken naar nieuwe gewassen ter verhoging van de welvaart in tropische gebieden kan de ramie buiten beschouwing worden gelaten.

V

De belangrijkheid van het lokkend agens, dat door aardappelwortels wordt afgescheiden, dient niet te worden overschat.

VI

Proefveldresultaten hebben slechts een betrekkelijke betekenis voor de vaststelling van de praktijkwaarde. Dit geldt speciaal voor vlas.

VII

Bij de toepassing van radio-actieve stoffen voor de plantenveredeling, dient men zich bewust te zijn, dat nog een lange en moeizame weg moet worden afgelegd.

VIII

De vrees, dat „cryptic structural differentiation" een belemmerende invloed zou uitoefenen bij de aardappelveredeling is ongegrond te achten.

IX

Bij de toepassing van de statistiek in de landbouw verdienen parametervrije methoden meer aandacht.

X

Bij het beoordelen van exportmogelijkheden van zaaizaad en pootgoed naar landen met een andere breedte dan het land van herkomst, dient behalve op temperatuur en regenval gelet te worden op de daglengte.

XI

Terecht kan er aan getwijfeld worden of de laatste reorganisatie van de studie aan de Landbouwhogeschool in het belang is van de studenten.

Dissertatie C. A. Huijsman
Wageningen 1957

*Aan mijn Ouders*

De inhoud van dit proefschrift verschijnt tevens als Mededeling no 14 van de Stichting voor Plantenveredeling, Wageningen

# VOORWOORD

Bij deze gelegenheid is het mij een voorrecht al diegenen te bedanken, die aan mijn wetenschappelijke vorming en aan het tot stand komen van dit proefschrift hebben bijgedragen.

Hooggeleerde DORST, Hooggeachte Promotor, Uw colleges in de plantenveredeling hebben wel een zeer grote invloed gehad op mijn loopbaan. Gaarne wil ik U hier bedanken voor de steun en de kritiek, die ik van U bij het bewerken van dit proefschrift mocht ondervinden en voor Uw welwillendheid om, ondanks Uw drukke werkzaamheden, zovele uren daarvoor vrij te maken.

Hooggeleerde VAN UVEN en KUIPER, Uw colleges zijn voor mij onvergetelijk. De belangstelling voor de wiskundige statistiek, welke daardoor werd gewekt, is voor mijn werk van grote betekenis gebleken.

Zeergeleerde TOXOPEUS, gaarne wil ik op deze plaats mijn erkentelijkheid betuigen voor het vele, dat ik onder Uw leiding heb geleerd. Uw grote kennis en de manier, waarop U moeilijke problemen voor onderzoek toegankelijk weet te maken, hebben een diepe indruk op mij gemaakt.

Beste Oom At, zonder dat U zich daarvan bewust zult zijn geweest, heeft U bij mij de belangstelling voor de natuurwetenschappen weten op te wekken en daardoor een beslissende invloed uitgeoefend op mijn beroepskeuze. Ik ben U daarvoor zeer dankbaar, want in mijn werk heb ik een grote bevrediging gevonden.

Weledelgestrenge BIJLOO, met veel genoegen denk ik terug aan de tijd, die wij tezamen in de „barak" doorbrachten en aan de vele gesprekken, die wij daar gevoerd hebben. Mijn hartelijke dank voor de vele hulp, die ik steeds van je mocht ondervinden.

Het Bestuur en de Directie van de Stichting voor Plantenveredeling dank ik ten zeerste voor de hulp en de in velerlei opzichten tegemoetkomende houding, die ik van hen mocht ondervinden.

Ook van de zijde van het Bestuur en de Beheerscommissie van de T.N.O.-werkgroep W.O.B.A. werd veel steun ondervonden; in het bijzonder dank ik Dr. BRIEJÈR voor de jarenlange gastvrijheid, die ik op zijn instelling mocht genieten.

Beste Joke en Noor, mede dank zij jullie ijver en volharding – het werk met het aardappelcystenaaltje is vaak moeizaam en eentonig – is het mogelijk geworden dit onderzoek te verrichten.

Ten slotte een woord van dank aan allen, die op enigerlei wijze aan de totstandkoming van dit proefschrift hebben medegewerkt; de Heer UILENBURG voor de vertaling van de samenvatting in het Engels, ir. VAN AMERONGEN voor de controle van de Engelse tekst. Mejuffrouw HEINSIUS voor de correctie van de drukproeven en de Heren POST SR. en HAVLIK voor het maken van enige foto's en tekeningen.

# INLEIDING

Toen in 1941 de eerste gevallen van aardappelmoeheid in Nederland werden ontdekt, was het voor ingewijden duidelijk, dat in ons land een ziekte was binnengedrongen, welke gedurende vele jaren een grote waakzaamheid en strenge maatregelen zou eisen. De ervaringen in andere landen met deze parasiet *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER opgedaan, waren zeer verontrustend. De ziekte kan een totale misoogst ten gevolge hebben. De parasiet kan jarenlang in een perceel achterblijven, ook wanneer geen aardappelen meer worden verbouwd. Door grond, welke aan schoenen, werktuigen en geoogste produkten hecht, kan de ziekte gemakkelijk worden verspreid. Rechtstreekse bestrijdingsmiddelen waren niet bekend en alle aardappelrassen werden zonder uitzondering aangetast. Voor Nederland met zijn belangrijke export van pootaardappelen, bloembollen en andere agrarische produkten vormde de aardappelmoeheid, ook in dit opzicht, een ernstige bedreiging.

Met grote voortvarendheid zijn maatregelen getroffen om de ziekte te localiseren en de nog onbekende haarden op te sporen. Op grond van de Wet Bestrijding Aardappelmoeheid 1948 werd de teelt van aardappelen op besmet verklaarde velden verboden, terwijl voor het gehele land werd bepaald, dat op hetzelfde veld ten hoogste eenmaal in drie opeenvolgende jaren aardappelen geteeld mogen worden.

Deze maatregelen zijn zeer ingrijpend voor de Nederlandse landbouw. De kosten van de controle op de naleving van de voorschriften en de geldelijke vergoedingen bedragen per jaar enige miljoenen guldens. Zij, die belast zijn met de uitvoering van de wettelijke voorschriften, verrichten een weinig benijdenswaardige taak, daar vele telers niet of onvoldoende doordrongen zijn van de noodzaak van de getroffen maatregelen.

Hoewel door dit snelle en krachtdadige ingrijpen groter onheil werd voorkomen, ligt het toch voor de hand, dat men heeft gezocht naar middelen om deze parasiet op een meer directe wijze te bestrijden en de getroffen personen op een meer doelmatige manier te helpen. Als een der mogelijkheden werd al spoedig genoemd het kweken van onvatbare of resistente rassen. Aanvankelijk was er geen reden om op dit punt optimistisch te zijn, omdat er geen enkele aanwijzing bekend was van het bestaan van resistentie tegen het aardappelcystenaaltje. Later bleek echter, dat in *Solanum andigenum*[1], een botanische soort, welke in grote delen van Zuid-Amerika door de inheemse bevolking wordt gebruikt, een enkele maal een bepaalde vorm van resistentie wordt gevonden. Nader onderzoek toonde aan, dat *S. andigenum* gemakkelijk is te kruisen met *S. tuberosum* en dat deze „wilde" aardappel op zoveel punten overeenkomt met de gewone aardappel, dat geen onoverkomelijke moeilijkheden zijn te verwachten bij het combineren van de resistentie met gunstige praktijkeigenschappen.

[1] Volgens de internationale regels der Taxonomie zou *S. andigenum* genoemd moeten worden: *S. tuberosum* subsp. *andigena* en *S. tuberosum: S. tuberosum* subsp. *tuberosum*. (HAWKES, J. G., Taxonomic Studies on the tuber-bearing Solanums, I, *Solanum tuberosum* and the tetraploid species complex. Proc. of the Linnean Society of London. 166 Session, 1953–1954, Pts 1 & 2, Jan. 1956). Uit praktische overwegingen wordt in deze verhandeling de naam *S. andigenum* aangehouden voor de, uit de Andes, afkomstige soorten van *S. tuberosum* en de naam *S. tuberosum* voor de cultuurrassen van West-Europa en Noord-Amerika.

Bij mijn aanstelling bij de Stichting voor Plantenveredeling te Wageningen in 1951 werd het deel van het werkprogramma, dat betrekking heeft op de aardappelmoeheid, aan mij opgedragen. Mijn taak heeft in hoofdzaak bestaan uit het zoeken naar goede toetsingsmethoden voor het opsporen van resistentie tegen het aardappelcystenaaltje, het bestuderen van de wijze, waarop de resistentie overerft en het opbouwen van geniteurs voor de winning van nieuwe praktijkrassen.

In de volgende hoofdstukken zal mededeling worden gedaan over de bij dit werk gerezen problemen, de verrichte onderzoekingen en de verkregen uitkomsten.

## HOOFDSTUK I

# DE LEVENSCYCLUS EN DE BESTRIJDING VAN HET AARDAPPELCYSTENAALTJE

### 1.1. DE LEVENSCYCLUS VAN HET AARDAPPELCYSTENAALTJE

De aardappelmoeheid wordt veroorzaakt door een nematode, het aardappelcystenaaltje (*Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER) genaamd. Alle Heterodera's, dus ook deze parasiet, tasten in hoofdzaak de wortels van hun waardplanten aan en doorlopen hun gehele levenscyclus in de grond. De levenscyclus van het aardappelcystenaaltje is vrij ingewikkeld, doch voor een goed begrip van het komende is het gewenst deze in het kort te behandelen.

Als uitgangspunt is hier gekozen het stadium, waarin de larven van het aaltje zich vrij in de grond bewegen. De wortels van de waardplanten – in hoofdzaak de aardappel en de tomaat – scheiden een stof af, algemeen „wortelsecreet" genoemd, die de larven naar de wortels lokt. Omtrent de samenstelling van deze lokstof (stoffen?) is nog slechts zeer weinig bekend.

De larven (lengte ± 0,5 mm; breedte ± 0,03 mm) dringen in het schorsparenchym van de wortels en prikken met hun mondstekel cellen van dit weefsel aan. De normale celdeling wordt daardoor verstoord; wel delen zich de kernen en worden de cellen groter, doch er vormen zich geen tussenschotten. Uit de aldus ontstane „reuzencellen" zuigen de larven hun voedsel.

Over de wijze, waarop de aaltjes hun schadelijke werking uitoefenen, lopen de meningen van de auteurs uiteen. Als mogelijke oorzaken worden genoemd: het afscheiden van toxinen, het onttrekken van voedingsstoffen aan de plant, beschadiging van het wortelweefsel door de opzwellende wijfjes, het binnendringen van andere parasieten door de zoëven genoemde wortelbeschadigingen en tenslotte het dichtdrukken van de zeefvaten door de reuzencellen; het is ook denkbaar, dat twee of meer van deze oorzaken werkzaam zijn.

In de wortels maken de larven een nogal gecompliceerde ontwikkeling door. Binnen een periode van enkele weken vervellen ze enige malen. Over het aantal vervellingen zijn de meningen verdeeld. De ♂ larven ontwikkelen zich tot zeer lange aaltjes (lengte ± 1 mm), die de wortels verlaten; bij de ♀ larven zwelt het achterlijf sterk op, zodat het door de schors heen barst en aan de buitenzijde van de wortel te voorschijn komt. Aanvankelijk is het achterlijf doorzichtig en min of meer langwerpig; later wordt het kogelrond en ondoorzichtig. De ovaria groeien tot zeer grote afmetingen uit. Hierin worden de talrijke eieren gevormd. Of er bevruchting van de wijfjes plaatsvindt, is niet bekend. Copulatie is een enkele maal waargenomen.

In dit stadium zijn de wijfjes gemakkelijk met het blote oog als witte bolletjes (middellijn ± 0,5 mm) op de wortel te zien. Zijn de eieren gevormd, dan sterft het moederdier. De kleur van de lichaamswand wordt dan via geel en oranje donkerbruin. De wand krijgt een zodanige structuur, dat hij een zeer goede bescherming geeft aan de in het bolletje aanwezige eieren.

Deze donkerbruine bolletjes – de cysten – zijn als het ware zakjes met eieren; het zakje zelf is de lichaamswand van het afgestorven wijfje. De doorsnede van de cysten

kan variëren van ± 0,2 mm tot ± 0,8 mm, het aantal eieren van ± 10 tot ± 600.

Hoewel per seizoen enkele generaties kunnen worden gevormd, is dit voor de praktijk in Nederland niet van belang, daar de vermeerdering van de cysten in hoofdzaak door de eerste generatie wordt bepaald.

Bij de oogst blijven de wortels met de cysten, welke zeer gemakkelijk loslaten, in de grond achter. Met grond kunnen de cysten dus worden verspreid.

Gedurende de winter verkeren de cysten in een rusttoestand. Worden nu in het voorjaar aardappelen verbouwd, dan worden de larven uit de zich in de cysten bevindende eieren gelokt. Ze verlaten de cysten via de natuurlijke lichaamsopeningen van het oude moederdier om de aardappelwortels op te zoeken.

Hiermede is in het kort de levenscyclus beschreven, voor zover deze van belang is voor een goed begrip van hetgeen volgt.

Indien in de grond betrekkelijk weinig cysten voorkomen, wordt de aan het gewas toegebrachte schade nog niet zichtbaar. Naarmate de besmettingsgraad door herhaalde aardappelverbouw stijgt, worden de symptomen van de ziekte bovengronds steeds duidelijker: de planten blijven kleiner en spichtiger dan de gezonde; ook vergelen ze zeer vroeg. Worden nu elk jaar aardappelen verbouwd op een besmet perceel, dan neemt het aantal cysten in de grond en daarmee het aantal de wortels binnendringende larven zodanig toe, dat er tenslotte misoogsten optreden.

De besmettingsgraad van de grond wordt het beste aangegeven door het aantal levende eieren per gewichtseenheid luchtdroge grond, ofwel per volume-eenheid grond. Volgens OOSTENBRINK (38) kunnen reeds aardappelmoeheidsverschijnselen optreden bij een besmettingsgraad van ongeveer 100 larven per 20 cc grond; bij 800 larven per 20 cc grond bleek in meer dan de helft van het aantal onderzochte gevallen, ondanks goede verzorging en bemesting, een misgewas op te treden.

Verbouwt men op besmette grond geen aardappelen meer, dan neemt het aantal eieren in de grond geleidelijk af. Deze afname wordt veroorzaakt, doordat het bodemwater enigszins lokkend werkt en de vrijkomende larven door afwezigheid van een waardplant gedoemd zijn om te verhongeren. Vele eieren gaan ook te gronde door schimmel- of bacterie-aantasting. Op den duur blijven alleen de lege cysten achter. Hoe lang het duurt, voordat bij een vruchtwisseling zonder aardappelen in besmette grond geen levende eieren meer voorkomen, is niet bekend.

## 1.2. DE BESTRIJDING VAN HET AARDAPPELCYSTENAALTJE

### 1.2.1. *De verschillende bestrijdingswijzen en hun perspectieven*

Uit bovenstaande beschrijving van de levenscyclus van het aardappelcystenaaltje is wel gebleken, dat de aardappelmoeheid een echte bodemziekte is. De gehele ontwikkeling van de parasiet speelt zich in de grond af. Is het, in het algemeen, al niet gemakkelijk om tegen een bodemparasiet rechtstreeks maatregelen te treffen, de bestrijding van het aardappelcystenaaltje wordt nog in hoge mate bemoeilijkt, doordat de eieren zo uitstekend beschermd worden door de wand van de cyste.

Behalve met deze biologische facetten van de bestrijding zal men ook met de economische kant van het probleem rekening moeten houden. Zo vindt de verbouw van aardappelen meestal plaats op relatief grote oppervlakten – groot vergeleken met die, waarop tuinbouwgewassen worden geteeld.

De aardappel is bovendien een goedkoop produkt: de kosten van de bestrijding mogen dus niet al te hoog zijn, wil de cultuur lonend blijven.

In de methoden, welke tot nu toe onderzocht zijn om aan de kwaal het hoofd te bieden, zijn drie richtingen te onderscheiden.

1. De bestrijding richt zich op de cysteninhoud. Men tracht de eieren te doden, hetzij door chemische middelen, dan wel door toepassing van fysische of biologische methoden.

2. De bestrijding is gericht op de zich in de grond vrij bewegende larven. Men tracht deze uit de cysten te lokken om ze daarna in de grond te laten verhongeren, ofwel door ze te doden met chemische middelen.

3. Men tracht de schade van de ziekte binnen de perken te houden door slechts met grote tussenpozen aardappelen te verbouwen en door cultuurmaatregelen (b.v. zware bemesting), waardoor ondanks de schade, welke de aardappelmoeheid aan het gewas toebrengt, nog een rendabele teelt mogelijk wordt.

In zijn dissertatie geeft OOSTENBRINK (38) een overzicht van de verschillende mogelijkheden van de bestrijding en hun perspectieven, zoals deze zich in 1950 lieten aanzien. Hieraan is het volgende ontleend.

Ad 1. *Het doden van de cysteninhoud*

Het gebruik van fysische middelen, zoals stoom, verhitting, hoogfrequente trillingen, etc. is niet mogelijk door de hoge kosten, die aan deze methoden inherent zijn. Met de doding door chemische middelen was men ook nog niet ver gekomen, hetgeen ook niet te verwonderen is; een chemisch bestrijdingsmiddel moet aan zulke zware eisen voldoen, dat het zeer de vraag is, of zo'n middel wel ooit gevonden zal worden. Een eenvoudige berekening leert, dat een bouwvoor van een ha een inhoud heeft van 2500 $m^3$, de dikte van de bouwvoor op 25 cm stellend. Hierin moet het middel dan homogeen verdeeld worden. We zullen dan nog niet eens spreken over de mogelijke microbiologische afbraak, de adsorbtie aan de gronddeeltjes, de fytotoxische werking, etc. etc. Het is echter wel duidelijk, dat het niet eenvoudig zal zijn een bruikbaar cystendodend middel te vinden.

Wat de biologische bestrijding betreft, kan worden medegedeeld, dat enkele op de cysteninhoud parasiterende schimmels bekend waren, doch met deze wijze van bestrijding had men nog zeer weinig ervaring.

Ad 2. *Het doden van de uit de cysten vrijgekomen larven*

Een eenvoudig, doch veel te duur, middel zou zijn, aardappelen te verbouwen en deze te rooien, voordat de cysten rijp zijn geworden. Men moet zich echter niet voorstellen, dat men de ziekte na één zo'n dergelijke behandeling kwijt zou zijn! Deze richting van bestrijding zou pas aantrekkelijk kunnen worden, wanneer het mogelijk zou zijn de lokkende werking van het aardappelgewas te vervangen door die van een chemische stof. Veel is er gezocht naar dergelijke verbindingen, echter zonder veel succes. Met het zoeken naar de samenstelling van de natuurlijke lokstof was men in Engeland en Amerika reeds bezig.

Ad 3. *Het binnen de perken houden van de schade door geëigende cultuurmaatregelen*

Daar de verbouw van aardappelen op besmette grond in Nederland verboden is,

heeft het geen zin na te gaan op welke wijze men de schadelijke gevolgen zou kunnen beperken door speciale cultuurmaatregelen voor dit gewas.

Een goedkope en afdoende maatregel zou mogelijk worden, wanneer men zou beschikken over aardappelrassen, welke niet door de ziekte zouden worden aangetast. Merkwaardigerwijs is er tot 1950 slechts betrekkelijk weinig onderzoek verricht over deze toch zo voor de hand liggende bestrijdingsmethode, d.w.z. weinig, vergeleken met de hoeveelheid werk, besteed aan de chemische bestrijding, die eigenlijk, wanneer men de zaken nuchter bekijkt, veel minder perspectieven biedt. Zeer zeker zal de wetenschap, dat alle in die tijd bekende rassen in sterke mate werden aangetast, er de oorzaak van zijn, dat men van de veredeling op resistentie weinig heil verwachtte.

### 1.2.2. *De bestrijding in Nederland*

In Nederland wordt een methode van indirecte bestrijding toegepast. Deze wordt geregeld in de Wet Bestrijding Aardappelmoeheid 1948. De essentiële maatregelen, welke deze wet voorschijft, zijn:

1. „Het is verboden op enig tijdstip aardappelplanten of andere door Onze Minister aangewezen planten te telen op grond, waarop zich binnen de twee aan dat tijdstip voorafgaande kalenderjaren zulke planten hebben bevonden." (Art. 1 van het Besluit van 24 mei 1952, houdende wijziging in de voorschriften met betrekking der aardappelmoeheid en vervanging der Wet Bestrijding Aardappelmoeheid).

Door deze maatregel geeft men aan mogelijk reeds verspreide aaltjes geen kans om zich sterk te vermenigvuldigen, aangezien de vermeerdering van het aantal levenskrachtige eieren door de verbouw van een gewas aardappelen weer geheel teniet wordt gedaan door de afname van dit aantal gedurende de verbouw van niet vatbare gewassen.

2. „Het is verboden aardappelplanten en andere door Onze Minister aangewezen planten te telen in de gebieden en op terreinen, welke Onze Minister aanwijst.

Aangewezen kunnen worden o.a.: gebieden en terreinen, waarbinnen of waarop de aanwezigheid van het aardappelcystenaaltje is aangetoond of wordt vermoed." (Art. 2 van het Besluit van 24 Mei 1952.)

Met deze maatregel wordt beoogd de verhindering van de verspreiding van de cysten en uitroeiing van de ziektehaarden door uithongering van de parasiet.

Deze maatregelen hebben wel het beoogde doel tot gevolg gehad, doch ze zijn zeer ingrijpend voor het economische en sociale leven op het platteland (1, 44).

Teneinde het onderzoek naar bestrijdingsmiddelen te intensiferen, werd in 1950 opgericht de T.N.O. werkgroep W.O.B.A. (Werkgroep Onderzoek Bestrijding Aardappelcystenaaltje). Men kwam reeds spoedig tot vier richtingen in het onderzoek, waarop men zich zou concentreren:

1. De chemische bestrijding
2. De biologische bestrijding
3. De bestrijding door middel van lokstoffen
4. Het kweken van resistente aardappelrassen.

### 1.2.3. *De resultaten van het onderzoek naar bestrijdingsmogelijkheden in Nederland, einde 1954*

In september 1954, dus ongeveer vier jaar na de publikatie van de dissertatie van OOSTENBRINK, brachten de onderzoekers van de W.O.B.A. verslag uit over hun werk in de Nederlandse landbouwpers. Hieraan kan het volgende worden ontleend.

1. De chemische bestrijding: Enig inzicht was verkregen in de samenhang tussen de chemische structuur van de bestrijdingsmiddelen en hun nematicide werking. Dit inzicht had echter nog niet geleid tot de ontwikkeling van praktisch bruikbare middelen.
2. De biologische bestrijding: Een aantal op de cysteninhoud parasiterende schimmels was ontdekt. Ook was een amoebe gevonden met dezelfde eigenschap. De moeilijkheden bij het onderzoek om deze organismen voor de bestrijding te benutten, waren echter zo groot, dat toepassing in de praktijk voorlopig nog illusoir lijkt.
3. De bestrijding door lokstoffen: Zeer grote moeilijkheden werden ondervonden bij het in zuivere toestand brengen van het lokkend agens, dat door de aardappelwortels wordt afgescheiden. Aan de bepaling van de samenstelling was men dus nog niet toe. Er werden geen andere stoffen gevonden met een voldoende lokkende werking.
4. Het zoeken naar resistente aardappelrassen: Op dit gebied waren aanzienlijke vorderingen gemaakt. Een zeer hoge graad van resistentie was gevonden in *S. andigenum*, een aardappelsoort, welke nauw verwant is aan onze cultuuraardappel (*S. tuberosum*).

In andere landen, waar men ook intensief naar bestrijdingsmogelijkheden zoekt, heeft zich eenzelfde ontwikkeling voorgedaan. Het ligt buiten het bestek van deze studie daarop uitvoerig in te gaan. In de volgende hoofstukken zullen echter wel de resultaten van het veredelingswerk in het buitenland worden behandeld.

## HOOFDSTUK II

# DE TOETSING OP RESISTENTIE

Zoals reeds eerder is medegedeeld, stond men aanvankelijk zeer sceptisch tegenover de mogelijkheid om door middel van de veredeling op resistentie de aardappelmoeheid het hoofd te bieden.

Toen de aardappelmoeheid in Nederland werd geconstateerd, was er geen enkel geval bekend van resistentie tegen de verwekker van deze ziekte. De ervaringen met *Phytophthora infestans* en met de Coloradokever hadden echter geleerd, dat resistentiefactoren, welke nooit waren gevonden in *S. tuberosum*, wel voorkomen in andere knolvormende vertegenwoordigers van het geslacht *Solanum*. Met deze voorbeelden voor ogen, moest het niet uitgesloten geacht worden, dat ook voor de aardappelmoeheid het geval niet zo hopeloos was, als het op het eerste gezicht leek. Doch deze voorbeelden hielden tevens de waarschuwing in, dat een lange en moeizame weg zou moeten worden bewandeld.

De eerste vondst van resistentie tegen het aardappelcystenaaltje in „wild" aardappelmateriaal werd gemeld door ELLENBY (10). Hij vond, dat planten van *S. ballsii*, opgroeiend in zwaar besmette grond, slechts zeer weinig cysten op hun wortels vertoonden.

In navolging van ELLENBY, werd door mij gezocht naar aardappelvormen, welke verbouwd in besmette grond, geen of slechts een zeer lichte cystenbezetting vertoonden. In hoofdstuk 5 zal nader ingegaan worden op de aard van deze vorm van resistentie.

Het zoeken naar resistente vormen – het toetsen op resistentie – is het onderwerp van dit hoofdstuk. Begonnen zal worden met een bespreking van door anderen gebruikte methoden; daarna zal die, welke thans in Wageningen bij de Stichting voor Plantenveredeling wordt toegepast, uitvoerig behandeld worden.

### 2.1. DOOR ANDEREN GEBRUIKTE TOETSINGSMETHODEN

GOFFART (19) pootte knollen van te onderzoeken aardappelrassen in bakken, gevuld met zwaar besmette grond. Na verloop van acht tot tien weken werden de planten voorzichtig uitgegraven, de wortels schoongespoeld en vervolgens werd het aantal cysten per cm wortellengte geteld. Op deze wijze verkreeg hij een quantitatieve indruk van de cystenvorming.

ELLENBY (9) gebruikte bij zijn onderzoek van het materiaal van de Commonwealth Potato Collection twee methoden. Bij de eerste werden de knollen van de te onderzoeken kloon uitgeplant op besmet terrein. Aan het einde van de groeiperiode rooide hij de planten en onderwierp de wortels aan een nauwkeurige inspectie. De mate van de cystenvorming werd op het oog beoordeeld, zonder de cysten te tellen. Bij de tweede methode plantte hij knollen in potten van 20 cm middellijn, welke met besmette grond waren gevuld en vervolgens ingegraven. Na afloop van het seizoen werden de planten voorzichtig en met zoveel mogelijk wortels uit de potten gegraven en op cysten bekeken, eveneens zonder deze te tellen.

OOSTENBRINK (38) onderzocht aardappelzaailingen door ze te verspenen in porse-

leinen bakjes, gevuld met besmette grond (zavel). Iedere zaailing stond a.h.w. in een vierkant, enigszins conisch toelopend, potje van 4 × 4 × 8 cm. Na afloop van de groeiperiode werden de grondkluitjes uit de bakjes gedrukt en de wortels op aanwezigheid van cysten beoordeeld. Het nadeel van deze methode was, dat vele zaailingen afstierven of, voor zover ze in leven bleven, zeer slecht groeiden. Volgens OOSTENBRINK ging 40 % dood! Hierbij werd vermoedelijk te weinig rekening gehouden met het feit, dat aardappelzaailingen zeer gevoelige planten zijn, welke zorgvuldig moeten worden opgekweekt.

De tweede methode, die OOSTENBRINK volgde, was deze. Een tablet in de kas werd gevuld met zwaar besmette duingrond. De cysten in die grond activeerde hij vervolgens door gedurende veertien dagen voor het zaaien elke dag lokstofbevattend water over de grond te sproeien. (Voor de winning van deze vloeistof, zie blz. 120 van (38)). Daarna werd gezaaid; volgens een foto „breedwerpig". Ook bij deze methode gingen vele zaailingen voortijdig dood, hetgeen niet verwonderlijk is, daar duinzand geen geschikt medium is om aardappelzaailingen tot goede ontwikkeling te brengen. Of het besproeien van de grond met lokstofhoudend water enig effect had op de sterkte van de infectie, wordt niet vermeld. De resistentie werd ook hier weer beoordeeld naar het voorkomen van cysten op de wortels. Het door elkaar heen groeien van de wortels van de zaailingen is een beletsel voor een goede beoordeling van de individuele plantjes.

Bij al deze methoden is een groot bezwaar, dat de wortels eerst moeten worden uitgegraven vóór ze worden bekeken. Iedere beweging doet cysten van de wortels afvallen. Ze zitten er nl. aan het einde van het seizoen zeer los aan. Een beoordeling van de graad van bezetting door de cysten te tellen zou veel werk eisen, doch de resultaten van deze tellingen zijn verre van nauwkeurig. Ook dient men zich er van bewust te zijn, dat bij het uitgraven van het wortelstelsel slechts een deel hiervan te voorschijn komt, hoe zorgvuldig men ook werkt.

### 2.2. DE IN EIGEN ONDERZOEK TOEGEPASTE METHODE VAN TOETSEN

Na verschillende mislukte experimenten werd de volgende toetsingsmethode zeer bruikbaar bevonden.

*a.* Onderzoek van zaailingen.

De zaailingen worden op de bij het I.V.V.L. gebruikelijke manier opgekweekt, d.w.z. na het uitzaaien in zaaipannen twee keer verspeend; de eerste maal in een zaaipan, gevuld met gezeefde teelaarde (60–80 zaailingen per pan). Daarna, wanneer de plantjes ongeveer 5 cm hoog zijn, worden ze overgeplant in stekpotjes van 6 cm middellijn, eveneens met gezeefde teelaarde gevuld. Hierin blijven ze staan, totdat de gehele potkluit goed doorworteld is. Vervolgens worden de zaailingen, met hun potkluit, overgeplant in bloempotten van 16 cm Ø, gevuld met grond, afkomstig van een zwaar besmet perceel. Deze grond wordt vooraf zorgvuldig dooreen gemengd. Bij het overplanten van de zaailingen worden de potkluitjes goed platgedrukt en enigszins stuk gemaakt. Vervolgens worden de potten tot de rand ingegraven.

In Wageningen wordt gebruik gemaakt van zwaar besmette zandgrond. Het vooraf mengen van deze zandgrond met bladaarde of turfmolm blijkt niet nodig te zijn. Na het overplanten moeten de planten goed vochtig gehouden worden. Teneinde vaak gieten overbodig te maken, worden de ingegraven potten aangeaard met behulp van een aanaardploegje: de potranden komen dan onder de grond, waardoor de verdam-

ping van water uit de pot aanzienlijk vermindert. De potten moeten zorgvuldig vrij van onkruid worden gehouden.

*b.* Onderzoek van planten, opgekweekt uit knollen.

De te onderzoeken planten, waarvan knollen aanwezig zijn, worden als volgt behandeld. De knollen worden direct in de potten met besmette grond gepoot; daarna worden de potten ingegraven. Zijn de knollen zeer klein, of heeft men met kostbaar materiaal te maken, dan verdient het aanbeveling de knollen eerst te laten kiemen en bewortelen in stekpotjes.

Bij de teelt in potten ziet men, dat na enige tijd een groot deel van de wortels als een meer of minder dichte mat tegen de wand van de pot groeit. De gehele kluit is dan gemakkelijk uit de pot te halen en ook, na inspectie, weer gemakkelijk in de pot terug te brengen, waarna de planten zich verder kunnen ontwikkelen. Dit laatste is van groot belang, omdat men zo de plant op verschillende tijdstippen kan controleren. (Foto 1).

Zowel bij het onderzoek van zaailingen als bij dat van knollen, kan 6–8 weken na het planten met de beoordeling worden begonnen. Het juiste tijdstip van toetsing is aangebroken, wanneer het merendeel van de nieuwgevormde cysten een heldergele tot oranje kleur heeft aangenomen. Niet voor niets wordt deze parasiet in Amerika de „golden nematode" genoemd! In dit stadium zijn de cysten buitengewoon gemakkelijk te onderscheiden van gronddeeltjes en ze steken ook duidelijk af tegen de wortels. Door het regelmatig controleren van enkele in de proef opgenomen vatbare[1] zaailingen, kan men het geschikte tijdstip om met de beoordeling te beginnen, gemakkelijk vaststellen. Dit zal des te scherper kunnen, naarmate de te toetsen zaailingen minder uiteenlopen in ontwikkeling en als groep een groter overeenkomst vertonen met de in de proef opgenomen controleplanten.

Gebleken is nu, dat bij het onderzoek van zaailingen afkomstig van kruisingen tussen vatbare *tuberosum*-rassen steeds alle potkluiten zwaar met cysten waren bezet. Voor het vaststellen van de vatbaarheid is het niet nodig de potkluit in zijn geheel te onderzoeken. Het bleek voldoende te zijn slechts het aan de buitenkant van de potkluit zichtbare deel van het wortelstelsel op cystenbezetting te inspecteren. (Foto 2).

Bij het beoordelen van de zaailingen is gezocht naar een methode om het tijdrovende tellen van cysten te vermijden. Op grond van ervaring is de volgende indeling van de mate van cystenbezetting zeer bruikbaar gebleken.

1. Geen zichtbare aantasting: bij intensief zoeken zijn geen cysten op de wortelmat te ontdekken.
2. Zeer licht: bij intensief zoeken zijn enkele cysten op de wortelmat te vinden; hun aantal bedraagt echter minder dan vijf.
3. Licht: het aantal cysten bedraagt 5–20.
4. Matig: het aantal cysten bedraagt meer dan twintig, doch zo op het oog is de aantasting niet zwaar.
5. Zwaar: het aantal cysten op de wortels is zeer groot. Sommige wortels zijn voorzien van bijna aaneengesloten rijen van cysten.

[1] De termen resistent, vatbaar en onvatbaar worden in de literatuur vaak gebruikt voor verschillende begrippen. Indien hier wordt gesproken van een vatbaar ras, dan wordt daarmede aangegeven, dat zulke rassen, indien verbouwd in besmette grond, zwaar met cysten bezet zijn (zie verder hoofdstuk 5).

Op de duur krijgt men zoveel ervaring in dit werk, dat men met één oogopslag de planten kan indelen in de klassen „licht", „matig" en „zwaar". Met de klassen „geen aantasting" en „zeer licht" ondervindt men echter meer moeilijkheden. Voordat men kan neerschrijven, dat er geen cysten op de wortelmat van een plant vallen te bespeuren, moet men wel zeker van zijn zaak zijn en de plant goed bekeken hebben.

Aan de planten in de klassen „matig" en „zwaar" wordt verder geen aandacht meer besteed. De verschillen tussen de planten in deze klassen zijn vermoedelijk niet van erfelijke aard. Bovendien menen wij voor de veredeling op resistentie planten met een dergelijke graad van aantasting niet te moeten gebruiken.

Daar de meeste planten, welke getoetst worden, vatbaar zijn en dus in de bovengenoemde twee klassen vallen, kan men per dag heel wat nummers afwerken. Dit nu is voor een methode, die gebruikt wordt in de plantenveredeling, buitengewoon belangrijk. Het is hier nl. vaak veel effectiever, wanneer men zeer grote aantallen individuen kan onderzoeken met een snelle methode, die toch voldoende nauwkeurigheid biedt, dan dat men een klein aantal onderzoekt volgens een tijdrovende methode, welke zeer nauwkeurig vastgestelde cijfers oplevert, welker betrouwbaarheid vaak bij kritische beschouwing kleiner is, dan zij suggereren.

### 2.3. Enige beschouwingen over de gevolgde methode

Bij deze wijze van toetsen dient men er zich van bewust te zijn, dat de volgende fout gemaakt kan worden: een vatbare plant wordt als resistent geklassificeerd, omdat er geen of slechts zeer weinig cysten op een bepaald tijdstip op de wortels voorkomen. (Het omgekeerde, dat een resistente plant als vatbaar wordt geklassificeerd, is uit de aard der zaak niet zeer goed mogelijk).

Dit verschijnsel kan verschillende oorzaken hebben.

*a.* Er bevonden zich geen of althans zeer weinig cysten in de pot. Deze verklaring lijkt misschien gezocht, maar men zal er toch rekening mee moeten houden, aangezien cysten zeer onregelmatig in de grond verdeeld kunnen zijn. Men zal deze fout kunnen voorkomen door de te gebruiken grond goed te mengen en van deze gemengde grond eerst de besmettingsgraad (het aantal cysten en het aantal levende eieren per gewichtseenheid luchtdroge grond) te bepalen.

Neemt men nu aan, dat in het meest gunstige geval de cysten in de potgrond volgens de Wet van Poisson verdeeld zijn, dan kan men een betrouwbaarheidsgebied berekenen voor het aantal cysten, dat in de potten zal voorkomen.

*b.* De wortels waren nog niet ver genoeg ontwikkeld om reeds cysten in een voor het blote oog zichtbaar stadium te vertonen.

Aan deze bron van fouten moet terdege aandacht worden geschonken. Niet alle zaailingen van een zaaisel ontwikkelen zich even snel, terwijl voor het bepalen van de ouderdom van de wortels niet kan worden afgegaan op de ontwikkeling van de bovengrondse delen. Soms is het wel aan de wortels te zien, of ze nog te jong zijn: ze zijn dan zilverachtig wit en nog in het bezit van wortelharen. Oudere wortels zien er dofgrijs of enigszins geelachtig uit; de ervaring leerde, dat ook deze kleur nog geen aanwijzing is voor een beoordeling van de ouderdom.

Tegen het maken van deze fout kan men zich wapenen door b.v. tweemaal te toetsen. Men verwijdert dan bij de eerste toetsing alle zwaar aangetaste zaailingen en be-

waart de planten, die nog vrij van cysten zijn. De plant wordt dan met de kluit weer in de pot gebracht. Hij heeft van deze behandeling weinig of niet te lijden. Enige weken later beoordeelt men dan voor de tweede maal.

Het verschijnsel, dat aan de buitenzijde van de potkluit geen cysten te zien zijn, dient nader te worden besproken. Neemt men dit verschijnsel waar, dan wil dit nog niet zeggen, dat er op het gehele wortelstelsel van zo'n plant geen cysten voorkomen. Weliswaar is het zichtbare deel van het totale worteloppervlak van het wortelstelsel bij deze methode van toetsing zeer groot, toch wordt slechts een deel van dit worteloppervlak bekeken. Komen er op een resistente zaailing nu zeer weinig cysten voor, b.v. een tiental, dan is er een kans, dat geen enkele cyste bij de toetsing wordt waargenomen. De plant wordt dan geklassificeerd in de klasse „geen zichtbare aantasting". Er bestaat echter ook een kleine kans, dat b.v. van de tien cysten zes of meer aan de buitenkant van de potkluit worden geteld en in dat geval wordt de plant ingedeeld in de klasse „lichte aantasting".

Komen er dus in een zaaisel planten voor, welke geheel vrij van cysten worden bevonden bij de beoordeling, naast andere, waarop enkele cysten voorkomen, dan is het niet zeker, dat er tussen beide klassen zaailingen een genetisch verschil in resistentie bestaat.

### 2.4. De toepassing van de toetsing in het veredelingswerk

Bij het zoeken naar resistentie tegen het aardappelcystenaaltje in wild en geteeld materiaal is wel gebleken, dat deze eigenschap slechts zeer sporadisch voorkomt (12). Praktisch alle in Wageningen onderzochte zaalingen – een aantal, dat in de duizenden loopt – werden vatbaar bevonden. Dank zij de eenvoudige techniek, konden dergelijke grote aantallen onderzocht worden, zonder dat dit te veel tijd vergde.

Moeilijkheden ontstaan pas, wanneer planten gevonden worden, welke een duidelijk zichtbare geringere cystenbezetting vertonen dan de vatbare controle-planten. Men vraagt zich dan meteen af, of dit beeld ontstaan is door oorzaken, welke niets met resistentie te maken hebben (zie par. 2.3.), of dat het een gevolg is van een zekere graad van resistentie.

Om aan te tonen, dat inderdaad sprake is van resistentie, is uitvoeriger onderzoek in dat geval noodzakelijk.

Hiertoe wordt van zo'n zaailing een kloon opgekweekt, hetzij door de plant knollen te laten vormen, hetzij door van de stengels stekken te snijden en deze te laten bewortelen.

Dergelijke klonen worden dan weer op de in par. 2.2. besproken wijze onderzocht. Blijken alle individuen van de kloon hetzelfde gunstige beeld van cystenbezetting te vertonen, dan kan men er zeker van zijn, dat men te maken heeft met een bepaalde graad van resistentie. Bij dit onderzoek verdient het aanbeveling voor vergelijking een vatbare kloon in de toetsing op te nemen.

De beoordeling op het oog kan worden aangevuld met een onderzoek naar de invloed van zo'n resistente zaailing op de cysten in de pot. Hierbij worden de zaailingen opgekweekt in potten, gevuld met cystenvrije grond, waaraan een bekend aantal cysten is toegevoegd. Van deze cysten is tevens een schatting gemaakt van de inhoud aan levende eieren. Na afloop van de groeiperiode van de zaailingen wordt dan nagegaan, hoeveel cysten zich in de pot bevinden en tevens hoeveel eieren deze cysten bevatten.

Met behulp van die gegevens kan dan worden nagegaan, hoeveel cysten door de resistente planten zijn gevormd en of er meer eieren zijn leeggelokt dan nieuw gevormd.

In de komende hoofdstukken zal gelegenheid zijn uitvoerig op dergelijke problemen in te gaan.

HOOFDSTUK III

# ONDERZOEK NAAR HET VOORKOMEN VAN RESISTENTIE TEGEN HET AARDAPPELCYSTENAALTJE IN KNOLVORMENDE SOORTEN VAN HET GESLACHT *SOLANUM*

## 3.1. LITERATUUROVERZICHT

Uit de in hoofdstuk I gegeven beschouwingen is wel gebleken, dat de teelt van resistente aardappelrassen de eenvoudigste en goedkoopste methode van bestrijding van de aardappelmoeheid zou zijn.

Uit het volgende zal blijken, dat het zoeken naar resistentie op grote schaal en met geëigende methoden pas laat op gang is gekomen, ondanks het voor de hand liggend praktisch belang van deze richting van onderzoek.

Dit is voor een deel toe te schrijven aan het feit, dat er hier sprake is van een ziekte, welke nog betrekkelijk kort geleden ontdekt werd en in de beginne slechts van locale betekenis was. In Duitsland werd hij voor het eerst waargenomen in 1913, in Engeland in 1917 en in Nederland pas in 1941. In 1948 en 1949 werd de ziekte voor de eerste maal in Frankrijk resp. België geconstateerd. Door het sluipende karakter van deze ziekte heeft men lange jaren het gevaar daarvan onderschat.

Het ligt voor de hand, dat men begon met het zoeken naar resistentie in *S. tuberosum*, waartoe alle in West-Europa verbouwde rassen behoren.

Reeds in 1931 publiceerden O'BRIEN en PRENTICE (37) hun onderzoekingen in Schotland met 24 Engelse rassen. GOFFART (Duitsland) onderzocht vanaf 1931 alle rassen, welke in de Duitse Rassenlijst waren opgenomen, benevens alle rassen, welke men voor plaatsing in deze lijst had aangemeld. In Nederland toetste OOSTENBRINK alle aardappelrassen, die op het aardappelproefbedrijf te Oostwold (Groningen) en het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen te Wageningen beschikbaar waren; in totaal 358. Alle werden vatbaar bevonden.

VAN DEN BRANDE en zijn medewerkers verrichtten eenzelfde soort onderzoek in België (4).

Tot nu toe zijn nog geen gevallen bekend van resistentie van enige betekenis in de aardappelrassen, behorende tot *S. tuberosum*. Wel werden kleine verschillen in de mate van aantasting gevonden. Zowel GEMMEL (17) als OOSTENBRINK (38) hebben beschouwingen aan deze kleine verschillen gewijd. Ze zijn echter niet van praktische betekenis, omdat zelfs de rassen met de minst zware graad van aantasting de cystenpopulatie in de grond sterk vermeerderen.

Gelukkig evenwel is later gebleken, dat enkele knolvormende soorten van het geslacht *Solanum*, welke waren verzameld in Zuidamerikaanse landen, meer perspectieven openden.

In de loop der jaren zijn door verschillende landen expedities uitgerust naar deze streken (o.a. Noord-Argentinië, Peru, Bolivia en Mexico) – het genencentrum van de aardappel – om materiaal te verzamelen. Vooral de Russische, Duitse, Zweedse en Engelse expedities zijn zeer bekend geworden.

Het verzamelde materiaal is naar Europa gebracht en min of meer stelselmatig

onderzocht op eigenschappen, welke voor de aardappelveredeling van belang zouden kunnen zijn.

Zeer bekend is o.a. de Engelse collectie, de Commonwealth Potato Collection (C.P.C.) te Cambridge.

De eerste onderzoeker, die zich met het zoeken naar resistentie tegen aardappelmoeheid in Zuidamerikaans materiaal bezig hield, was de Engelse nematoloog ELLENBY. In 1941 begon hij met het systematisch doorwerken van de bovengenoemde C.P.C.-collectie. De eerste, nog negatieve, resultaten werden door hem gepubliceerd in 1945 (9). In 1948 deelde hij mede een zeer hoge graad van resistentie te hebben gevonden in *S. ballsii* (C.P.C. 105); ook vond hij resistentie in vijf lijnen van *S. andigenum*, nl. in de nummers C.P.C. 1595, 1647, 1673, 1685 en 1692 (11). Deze laatste vondst werd echter pas gepubliceerd, nadat de resultaten door onderzoek in Wageningen waren bevestigd (47). In 1955 werd een overzicht gepubliceerd van alle door hem onderzochte nummers (12).

In Nederland begon OOSTENBRINK in 1946, in samenwerking met het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen te Wageningen, met het onderzoek naar resistentie in „wilde" en gekweekte Zuidamerikaanse soorten. In 1950 konden nog geen positieve resultaten vermeld worden (38). Wellicht is dit mede een gevolg van de destijds toegepaste methode van onderzoek, (zie par. 2.1.).

In België werd in 1950 begonnen met dit veredelingswerk; in een publikatie van 1952 werden geen vondsten van resistentie vermeld (4).

MAI en PETTERSON in de V.S. vonden resistentie in *S. sucrense* (33).

In Duitsland begonnen GOFFART en ROSS omstreeks 1951 met het zoeken naar resistentie in de verzameling van aardappelmateriaal van het MAX-PLANCK-Institut für Züchtungsforschung, thans te Vogelensang. In 1954 werden hun resultaten gepubliceerd (21). Zij vonden een hoge graad van resistentie in enkele *andigenum*-lijnen en in *S. famatinae*. Uit latere mondelinge mededelingen moet echter worden afgeleid, dat deze vondsten nog bevestiging behoeven.

### 3.2. EIGEN ONDERZOEKINGEN

Toen door schrijver dezes in het begin van 1951 met zijn onderzoek werd begonnen, was de stand van zaken als volgt:

1. In geen enkel ras van *S. tuberosum* was resistentie van enige betekenis gevonden.
2. Een groot aantal „wilde" en geteelde aardappelen, behorende tot verschillende botanische soorten, was reeds op resistentie onderzocht. Daarbij was wel gebleken, dat deze eigenschap zelden voorkomt.
3. Een hoge graad van resistentie was gevonden in *S. ballsii*, *S. sucrense* en in een vijftal *S. andigenum*-lijnen van de C.P.C. te Cambridge. Dr. TOXOPEUS, verbonden aan het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen te Wageningen, had in januari 1951 enkele zaden van drie van de vijf eerder genoemde *andigenum*-lijnen ontvangen met het verzoek een nader onderzoek te willen instellen naar de resistentie, die ELLENBY in dit materiaal vermoedde.

In drie richtingen werd nu gewerkt.

1. Begonnen werd met het toetsen van het in Wageningen aanwezige Zuidamerikaanse materiaal.

2. Een uitvoerig onderzoek werd ingesteld naar de resistentie in de drie uit Engeland afkomstige *andigenum*-lijnen.

3. Het onderzoek naar de erfelijkheid van de resistentie, voorkomende in *S. ballsii* en *S. sucrense*, werd voortgezet.

3.2.1. *Het zoeken naar resistentie in Zuidamerikaans materiaal*

Vanaf 1951 werd elk jaar een groot aantal nummers, zowel van „wild" als van geteeld materiaal, op resistentie onderzocht. In 1951 voerde ik de toetsing nog uit volgens de methode van OOSTENBRINK (zie par. 2.1.), doch vanaf 1952 werd de in par. 2.2. beschreven „pottenmethode" gebruikt (Foto 3).

Hieronder volgt een overzicht van het materiaal, dat werd getoetst en van de daarbij verkregen resultaten.

1951: 32 zaaisels werden onderzocht met de methode van OOSTENBRINK. Tussen haakjes is het aantal in de proef opgenomen herkomsten van elke botanische soort vermeld.

*S. chacoense* (9), *S. rybinii* (8), *S. demissum* (1), *S. stenotomum* (1), *S. boergerii* (1), *S. sucrense* (3), *S. andigenum* (5), *S. caldasii* (1), *S. gibberulosum* (1), *S. commersonii* (2).

Alle zaailingen, ongeveer 3000 in totaal, werden in sterke mate aangetast.

1952: In dit jaar werd voor de eerste maal bij dit werk de in hoofdstuk 2 beschreven „pottenmethode" toegepast. Per herkomst werden 10–15 zaailingen getoetst. Het zaad was steeds afkomstig van spontaan gevormde bessen.

*S. andigenum* (42), *S. demissum* (84), *S. longipedicellatum* (10), *S. simplicifolium* (1), *S. acaule* (3), *S. tlaxcalense* (1), *S. ajuscoense* (1), *S. macolae* (1), *S. famatinae* (3).

Een zeer hoge graad van resistentie werd gevonden in de zaaisels van *S. macolae* en *S. famatinae:* alle onderzochte planten in deze zaaisels waren geheel vrij van cysten. Het zaad van deze soorten was afkomstig van materiaal, dat Dr. BRÜCHER, Tucuman (Noord-Argentinië) op verzoek van de Stichting voor Plantenveredeling (S.V.P.) had verzameld.

Verder werden planten onderzocht, gegroeid uit knollen en wel van de hieronder vermelde soorten:

*S. andigenum* (118; materiaal uit Peru en Bolivia), *S. sucrense* × Sirtema, *S. sucrense* × Z.2, *S. stenotomum* (3), *S. kesselbrennerii* (3), *S. rybinii* (3), *S. aquascalientes* (1), *S. demissum* (1), *S. pampanense* (1), *S. cardanasii* (1), *S. ajanhuiri* (1), *S. artificale* (1), *S. sucrense* (5), *S. longipedicellatum* (1).

Een hoge graad van resistentie werd gevonden in het *andigenum*-nummer Potozi 7.

1953: 35 nummers van diverse wilde soorten werden uitgezaaid. De opkomst was echter zeer slecht; slechts 13 zaaisels, elk van 10–15 zaailingen, konden getoetst worden.

*S. demissum* (3), *S. andigenum* (9), *S. simplicifolium* (1) . Alle zaailingen werden sterk aangetast.

1954: Van de 50 zaaisels konden er door slechte opkomst 33 worden beoordeeld.

*S. andigenum* (8), *S. rybinii* (1), *S. kesselbrennerii* (1), *S. sucrense* (1), *S. parodii* (1), *S. jamesii* (1), *S. chacoense* (6), Chacta 2B × Condor 4, Condor 4 × Chacta 2A (Chacta 2A en 2B behoren tot de soort *S. macolae*).

Een hoge graad van resistentie werd slechts gevonden in de laatste twee nummers. Het zijn beide kruisingen met *S. macolae*; het zaad werd toegestuurd door Dr. BRÜCHER, Tucuman.

1955: Een begin werd gemaakt met het onderzoek naar resistentie in de collectie van door de bevolking geteeld aardappelmateriaal, dat door TOXOPEUS tijdens zijn reis naar Peru in het voorjaar van 1955 werd bijeengebracht. Een deel van deze verzameling is afkomstig uit Bolivia (verzameld door OCHOA), een ander deel uit Noord-Argentinië (verzameld door Dr. BRÜCHER). Per nummer werd slechts één knol onderzocht. De naam is die van het dorp of de stad in welks omgeving werd verzameld.
Cantha (18), Rarga Pata (25), Oca Lama (10), Tarma (9), Casa Blanca (3), Cinchero (23), Anch (13), Puno (24), Cuszco (9), Kcaira (18), Lima (3), materiaal, verzameld door Dr. BRÜCHER: 83 nummers (Totaal 238 nrs).

Vier nummers uit het materiaal van Dr. BRÜCHER vertoonden geen of zeer geringe cystenvorming. Het onderzoek met deze nummers wordt voortgezet.

1956: Met het onderzoek van de bovengenoemde collectie werd doorgegaan. Er werden 446 nieuwe nummers getoetst. Twee bleken geen cysten te vertonen. Ook met deze twee nummers wordt het onderzoek voortgezet.

Het resultaat van dit onderzoek was dus, dat resistentie werd gevonden in:

*S. macolae* (2n = 24)
*S. famatinae* (2n = 24)
*S. andigenum* (2n = 48), een nummer genaamd Potozi 7.
Enkele nog niet op naam gebrachte nummers, door TOXOPEUS verzameld.

Het is uit het bovenstaande wel duidelijk geworden, dat resistentie tegen het aardappelcystenaaltje slechts sporadisch voorkomt.

### 3.2.2. *Onderzoek naar de resistentie in het S. andigenum-materiaal, in 1951 van de Commonwealth Potato Collection te Cambridge ontvangen*

In januari 1951 ontving TOXOPEUS uit Cambridge van de Commonwealth Potato Collection het volgende materiaal:

*S. andigenum* C.P.C. 1673: 35 zaden.
*S. andigenum* C.P.C. 1685: 20 zaden.
*S. andigenum* C.P.C. 1692: 10 zaden.

Daar in een begeleidend schrijven werd medegedeeld, dat de nematoloog ELLENBY resistentie in dit materiaal meende gevonden te hebben, werd aan dit zaad grote aandacht besteed.

Onmiddellijk na ontvangst werden de zaden uitgezaaid. Van de zaailingen werden, nadat ze zich voldoende hadden ontwikkeld, stekken genomen, welke in potjes, gevuld met cystenvrije grond tot beworteling werden gebracht. Op deze wijze gelukte het van bijna alle zaailingen een kloon van 3–6 planten op te kweken.

Toen alle stekken flink beworteld waren, werden ze overgeplant in potten van 16 cm Ø, gevuld met zwaar besmette grond en twee maanden later konden ze op de gebruikelijke manier onderzocht worden. Het bleek toen, dat alle planten van een kloon òf even zwaar met cysten waren bezet als de vatbare controle-planten (Eigenheimers), òf geheel vrij of nagenoeg geheel vrij van cysten waren.

Door deze wijze van toetsen, waarbij elke zaailing tenminste in drievoud, sommige zelfs in zesvoud, werd onderzocht, kwam vast te staan, dat de zaaisels bestonden uit resistente en vatbare zaailingen. Het verschil in cystenbezetting tussen beide groepen zaailingen was zeer groot en kon met één oogopslag worden vastgesteld.

Overgangen in cystenbezetting tussen de vatbare en resistente zaailingen kwamen niet voor. De resultaten van de toetsing zijn vermeld in Tabel 3.1.

TABEL 3.1. AANTALLEN RESISTENTE EN STERK AANGETASTE ZAAILINGEN IN ZAAISELS VAN ENKELE *andigenum*-LIJNEN.

TABLE 3.1. *Numbers of resistant and susceptible seedlings in sowings of some S andigenum-lines*

| Materiaal (*Material*) | Aantallen getoetste klonen (*Numbers of clones tested*) | Aantallen klonen: (*Numbers of clones*) | |
|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) |
| C.P.C. 1673 . . . . . | 20 | 16 | 4 |
| C.P.C. 1685 . . . . . | 10 | 7 | 3 |
| C.P.C. 1692 . . . . . | 2 | 2 | 0 |

Hoewel de aantallen getoetste zaailingen per zaaisel te klein zijn om er splitsingsgetallen uit te kunnen berekenen, mag echter wel de voorlopige conclusie worden getrokken, dat de resistentie dominant overerft. Latere onderzoekingen hebben dit volledig bevestigd.

Door het stekken was het te laat in het seizoen geworden om nog enten op tomaat voor kruisingsdoeleinden te maken.

De *andigenum*-zaailingen waren over het algemeen weinig ontwikkeld en hadden spichtige blaadjes; de stolonen waren kort en de knollen klein, doch mooi gevormd, met ondiepe ogen en geelvlezig.

### 3.2.3. *Onderzoek naar de overerving van de resistentie in S. ballsii en S. sucrense*

In de jaren voorafgaande aan 1951 was door TOXOPEUS reeds aan dit probleem gewerkt, zodat bij de aanvang van mijn werkzaamheden enig materiaal van *S. ballsii* en *S. sucrense* aanwezig was. Beschikt werd over:

A. Eén knol van *S. ballsii* (C.P.C. 105)

B. Enkele tetraploid gemaakte zaailingen van de volgende afstamming:

*S. stenotomum* × (*S. calcense* × *S. ballsii*)
*S. rybinii* × (*S. calcense* × *S. ballsii*)
(*S. calcense* × *S. ballsii*) × *S. sucrense*

Ter toelichting moge dienen, dat TOXOPEUS uit Engeland knollen ontving van planten van de kruising *S. calcense* × *S. ballsii*. Hij maakte met deze planten kruisingen met verschillende diploide vormen met de volgende bedoelingen.

*a.* Mogelijke waardevolle genen te conserveren in het zaad. Zaad is gemakkelijker lange tijd te bewaren dan knollen. Daar moeten elk jaar opnieuw planten uit opgekweekt worden voor het in stand houden van het materiaal. Aantasting door virusziekten is daarbij praktisch niet te vermijden.

*b.* Planten te verkrijgen, waarmede mogelijk kruisingen met *S. tuberosum* gemaakt

zouden kunnen worden; het was hem nl. niet gelukt rechtstreeks zaad te verkrijgen door *S. tuberosum* te kruisen met *S. calcense* × *S. ballsii.*

Diploid zaad van bovenstaande kruisingen was door TOXOPEUS naar SWAMINATHAN, die toentertijd in Cambridge werkte, gestuurd. Deze verkreeg hieruit door colchicine-behandeling enkele tetraploide planten. Dit tetraploide materiaal werd door hem weer naar Wageningen teruggezonden.

C. Zaad van kruisingen tussen *S. sucrense* en *S. tuberosum.*

Kruisingen werden door mij gemaakt tussen de door SWAMINATHAN tetraploid gemaakte planten en verschillende *tuberosum*-rassen en tussen verschillende zaailingen van *S. sucrense* × *S. tuberosum*-kruisingen.

3.2.3.1. *Het onderzoek naar de overerving van de resistentie, voorkomende in S. ballsii*

In de zomer van 1952 werden zaailingen van kruisingen van *tuberosum*-rassen en de door SWAMINATHAN tetraploid gemaakte planten getoetst op resistentie. De zaailingen werden daarbij ingedeeld in de klassen, vermeld in par. 2.2. In de volgende tabel (Tabel 3.2.) zijn de resultaten van deze toetsing weergegeven.

TABEL 3.2. RESULTATEN VAN DE TOETSING VAN ZAAILINGEN VAN *ballsii*-KRUISINGEN
TABLE 3.2. *Results of the testing of seedlings of ballsii-crossings*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings tested*). | Aantallen zaailingen met graad van cystenbezetting: (*Numbers of seedlings with rate of attack.*) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | zeer licht (*very slight*) | licht (*slight*) | matig (*moderate*) | zwaar (*heavy*) |
| Carnea × (*S. stenotomum* × (*S. calcense* × *S. ballsii*))IV[1] | 180 | 2 | 16 | 128 | 34 |
| Furore × (*S. rybinii* × (*S. calcense* × *S. ballsii*))IV . . . | 125 | 10 | 44 | 64 | 7 |
| Noordeling × (*S. rybinii* × (*S. calcense* × *S. ballsii*))IV . . | 145 | 16 | 35 | 84 | 10 |
| Majestic × ((*S. calcense* × *S. ballsii*) × *S. sucrense*)IV . . | 76 | 8 | 9 | 53 | 6 |
| Wiga × ((*S. calcense* × *S. balsii*) × *S. sucrense*)IV . . . | 167 | 29 | 45 | 86 | 7 |
| (*S. rybinii* × (*S. calcense* × *S. ballsii*))IV × 1257 . . . . | 117 | 30 | 50 | 35 | 2 |
| totaal | 810 | | | | |
| *S. tuberosum* (Zeeburger sp.) . | 44 | — | — | 4 | 40 |

[1] IV : tetraploid

Uit de cijfers van tabel 3.2. volgt, dat in ieder zaaisel planten voorkwamen, welke onderling zeer uiteenliepen wat het aantastingsbeeld betreft. Alle overgangen van zeer zware naar zeer lichte cystenbezetting kwamen voor, zodat het vaak niet gemakkelijk was, de zaailingen te classificeren. Vermeld zij nog, dat bij de toetsing geen planten werden gevonden, geheel vrij van cysten. Dat in de zaaisels toch wel resistentie voorkomt, blijkt wel bij vergelijking van de uitkomsten van de toetsing met die van een

aantal zaailingen van *S. tuberosum*. Geen enkele daarvan kon in de klassen „zeer licht" of „licht" worden geclassificeerd.

#### 3.2.3.2. *Het onderzoek naar de overerving van de resistentie, voorkomende in S. sucrense*

In de zomer van 1954 werden enkele zaaisels van *S. sucrense* op resistentie getoetst. De resultaten zijn weergegeven in Tabel 3.3.

TABEL 3.3. RESULTATEN VAN DE TOETSING VAN EEN AANTAL ZAAISELS VAN *S. sucrense*
TABLE 3.3. *Results of the testing on resistance of seedlings of S. sucrense*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings* | Aantallen zaailingen met graad van cystenbezetting: (*Numbers of seedlings with rate of attack*) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | zeer licht (*very slight*) | licht (*slight*) | matig (*moderate*) | zwaar (*heavy*) |
| *S. sucrense* 1 sp. . . . . | 39 | 8 | 15 | 9 | 7 |
| *S. sucrense* 2 × *S. sucr.* 3 . . | 10 | – | – | – | 10 |
| *S. sucrense* 6 × *S. sucr.* 3 . . | 40 | – | – | 7 | 33 |
| *S. sucrense* 5 × *S. sucr.* 2 . . | 17 | – | – | – | 17 |

Slechts in één zaaisel werd resistentie gevonden. Het was hier zeer moeilijk de zaailingen te classificeren, daar alle mogelijke overgangen in de mate van cystenbezetting aanwezig waren. Er kwamen geen planten voor, welke geheel vrij van cysten waren. Een hypothese over de wijze van de overerving van de resistentie kon naar aanleiding van deze resultaten niet worden opgesteld. Zeker is echter wel, dat de resistentie in *S. sucrense* niet zo eenvoudig overerft als die, voorkomende in de *andigenum*-lijnen C.P.C. 1673, 1685 en 1692. Hier toch konden bij de toetsing alle zaailingen zonder moeite worden ingedeeld in twee klassen, welke scherp van elkaar waren te onderscheiden.

In het begin van mijn onderzoek werden enige honderden zaailingen van *sucrense* × *tuberosum*-kruisingen onderzocht. Er werd daarin geen resistentie van enige betekenis gevonden.

### 3.3. DE PERSPECTIEVEN VOOR DE VEREDELING OP RESISTENTIE, ZOALS DEZE ZICH EIND 1952 LIETEN AANZIEN

Toen in de winter van 1952/53 de resultaten van de toetsingen werden bestudeerd, was het wel duidelijk, dat voor de winning van resistente praktijkrassen het meeste resultaat verwacht mocht worden van de resistente *andigenum*-lijnen als geniteurs.

De belangrijkste motieven voor deze verwachting waren wel:

*a.* De zeer nauwe verwantschap tussen *S. andigenum* en *S. tuberosum*.
*b.* De graad van resistentie van de *andigenum*-zaailingen was zeer hoog.
*c.* De schifting tussen resistente en vatbare zaailingen was zeer gemakkelijk.
*d.* Er waren duidelijke aanwijzingen, dat de resistentie dominant overeft.
*e.* Vele rassen van *S. andigenum* worden in landen als Peru en Bolivia als cultuurras gebruikt.

Om al deze redenen werd besloten het zwaartepunt van het werk te leggen in het onderzoek naar de erfelijkheid en aard van de resistentie, voorkomende in de eerder genoemde *andigenum*-lijnen. In verband met het aantal beschikbare hulpkrachten en de aanwezige kasruimte en mede gezien mijn opdracht bij de S.V.P., moesten de werkzaamheden met *S. ballsii* en *S. sucrense* grotendeels worden stopgezet.

## HOOFDSTUK IV

# DE OVERERVING VAN DE RESISTENTIE TEGEN AARDAPPELMOEHEID VOORKOMENDE IN ENKELE *ANDIGENUM*-LIJNEN

In hoofdstuk 3 (par. 3.2.2.) wordt een proef beschreven, waaruit geconcludeerd kan worden, dat het vrijblijven van cysten van de daar genoemde *andigenum*-lijnen mag worden toegeschreven aan resistentie, dus aan een erfelijk bepaalde aanleg. De aantallen zaailingen in de onderzochte zaaisels zijn echter te klein om nadere inlichtingen te kunnen verschaffen over de wijze van overerven van deze resistentie.

In de winter van 1952/53 werden enkele grotere zaaisels onderzocht van kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen onderling en van kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen en vatbare rassen. Uit de verkregen uitkomsten kon worden afgeleid, dat de resistentie dominant vererft. Voor de veredeling van een gewas, dat als regel vegetatief wordt vermeerderd, is een dergelijk gedrag uitermate gunstig. Het leek daarom verantwoord een begin te maken met een uitgebreid veredelingsprogramma. Om spoedig tot bruikbare resultaten te komen, werd besloten om op grote schaal te kruisen. Daardoor ontstond tevens de gelegenheid de wijze van overerving nog uitvoerig te bestuderen.

### 4.1. MATERIAAL EN METHODEN

In 1951 vond de toetsing op resistentie van de toen aanwezige *andigenum*-zaailingen van de nummers C.P.C. 1673, 1685 en 1692 zó laat plaats, dat geen kruisingen meer gemaakt konden worden. Wel was het toen nog mogelijk vele knollen te verzamelen, doch door de late oogst mocht verwacht worden, dat vele hiervan door virusziekten zouden zijn aangetast. In het vroege voorjaar van 1952 werden alle in 1951 geoogste knollen uitgeplant in stekpotjes (Ø 8 cm) en de hieruit opgroeiende plantjes beoordeeld op virusaantasting. Van de gezonde of schijnbaar gezonde werden stengeltoppen gesneden, welke voor het verkrijgen van een rijke bloei, op tomaat werden geënt (46).

De bloei van deze enten was goed, van sommige zelfs overvloedig, zodat een groot aantal kruisingen kon worden gemaakt.

De bloemen van de *andigenum*-enten werden daags voor het opengaan gecastreerd, doch na de castratie niet ingehuld. De kunstmatige bestuiving vond plaats op de dag, volgend op die van de castratie.

De planten, waarvan de enten waren gesneden, werden in potten van 16 cm middellijn overgeplant en in de kas geplaatst. Ze ontwikkelden zich daar zeer voorspoedig. Ook hiermede is veel gekruist.

Behalve, dat de *S. andigenum*-planten onderling werden gekruist, gebruikten we hun stuifmeel ook voor het bestuiven van vatbare *tuberosum*-rassen. Om van deze rassen veel bloemen te verkrijgen, werden knollen uitgeplant op stenen, een methode, die o.a. door THIJN is beschreven (46).

De toetsing van de op deze wijze verkregen hybriden vond plaats op de in hoofdstuk 2 vermelde wijze.

## 4.2. Splitsingen in resistent en vatbaar in zaaisels van kruisingen tussen resistente *ANDIGENUM*-zaailingen onderling

In 1953 werden enige honderden zaailingen van kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen getoetst.

De resultaten van dit onderzoek zijn weergegeven in Tabel 4.1.

Tabel 4.1. Splitsingen in resistent en vatbaar in zaaisels, afkomstig van kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen onderling

Table 4.1. *Segregations in resistant and susceptible plants in progenies derived from crosses between resistant andigenum-seedlings*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings tested*) | Aantallen zaailingen: (*Numbers of seedlings*) | |
|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) |
| 1673- 1 × 1673- 8 . . . . . | 38 | 36 | 2 |
| 1673- 1 × 1673-20 . . . . . | 58 | 56 | 2 |
| 1673- 3 × 1673- 1 . . . . . | 47 | 43 | 4 |
| 1673- 3 × 1673- 5 . . . . . | 39 | 27 | 12 |
| 1673- 5 × 1673- 1 . . . . . | 45 | 43 | 2 |
| 1673- 8 × 1673- 3 . . . . . | 43 | 31 | 12 |
| 1673- 8 × 1673- 5 . . . . . | 42 | 35 | 7 |
| 1673-15 × 1673- 5 . . . . . | 46 | 26 | 20 |
| 1673-18 × 1673-15 . . . . . | 51 | 47 | 4 |
| 1673-20 × 1673- 3 . . . . . | 48 | 46 | 2 |
| 1673-20 × 1673- 5 . . . . . | 43 | 37 | 6 |
| 1673-20 × 1673- 8 . . . . . | 18 | 15 | 3 |
| 1673-20 × 1673-18 . . . . . | 16 | 14 | 2 |
| 1673-24 × 1673- 3 . . . . . | 27 | 24 | 3 |

Uitgaande van de hypothese, dat de resistentie berust op één dominante factor en aannemende, dat het erfelijkheidsschema van de autotetraploiden mag worden gevolgd, zijn de verkregen aantallen nader gerangschikt.

Volgens de zojuist genoemde hypothese kan een resistente plant dan worden voorgesteld door een van de volgende combinaties van genen:

Hhhh: simplex
HHhh: duplex
HHHh: triplex
HHHH: quadruplex,

een vatbare plant door de combinatie: hhhh (nulliplex).

Wat gebeurt er nu, wanneer men planten van bovenstaande combinaties onderling gaat kruisen? Het meest eenvoudige model, volgens welke de verkregen splitsingen kunnen worden beschreven, is dat van de chromosoomvererving. Men neemt dan aan, dat de vier homologe chromosomen, waarin de factor H is gelocaliseerd, bij de reductiedeling geheel volgens het toeval paren vormen en vervolgens eveneens geheel volgens het toeval twee aan twee over de gameten worden verdeeld. Daar de chromosomen zich bij de meiosis in chromatiden splitsen, welke onderling door overkruising stukken kunnen uitwisselen, is bovenstaand model te simplistisch. Voor een gen, dat

zo dicht bij het centromeer gelegen is, dat geen overkruising tussen het locus van het gen en het centromeer voorkomt, is dit model echter op zijn plaats. Voor genen, die verder van het centromeer af zijn gelegen, is het model zeker niet juist; de afwijkingen in de splitsingen zijn echter niet groot (34, 35).

De theoretisch te verwachten splitsingsverhoudingen in resistent en vatbaar, die men krijgt, wanneer planten van verschillende genetische combinaties met elkaar gekruist worden, zijn vermeld in Tabel 4.2. Voor de wijze van berekening van deze verhoudingen, zie men bijv. het artikel van HALDANE (23).

TABEL 4.2. DE THEORETISCHE SPLITSINGSVERHOUDINGEN IN RESISTENT EN VATBAAR BIJ KRUISING VAN RESISTENTE ZAAILINGEN

TABLE 4.2. *Theoretical segregations in resistant and susceptible seedlings in crossings between resistant seedlings with all possible genotypes*

| ♀ \ ♂ | Simplex | Duplex | Triplex | Quadruplex |
|---|---|---|---|---|
| Simplex . . | 3:1 | 11:1 | 1:0 [1] | 1:0 |
| Duplex . . | 11:1 | 35:1 | 1:0 | 1:0 |
| Triplex . . | 1:0 | 1:0 | 1:0 | 1:0 |
| Quadruplex | 1:0 | 1:0 | 1:0 | 1:0 |

[1] : symbolisch voor: alle planten resistent. (*All plants resistant*).

Een bestudering van Tabel 4.1. maakt het waarschijnlijk, dat de zaailingen 1673-1, -18, -20 en -24 duplex zijn en de zaailingen 1673-3, -5, -8 en -15 simplex. In Tabel 4.3. zijn de resultaten, neergelegd in Tabel 4.1., gerangschikt volgens de mogelijke combinaties van de genotypen van de ouders.

Uit de vermelde overschrijdingskansen blijkt, dat de waargenomen splitsingen goed door de hypothese worden verklaard. In verband met de zeer geringe aantallen in de klasse der vatbare planten werden geen Chi$^2$-waarden berekend; in plaats daarvan werden tweezijdige overschrijdingskansen opgezocht, behorende bij de binomiale verdeling.

Het zaaisel 1673-15 × 1673-5 heeft wel een zeer hoog aantal vatbare zaailingen. Vermoedelijk heeft hier een fout plaatsgevonden en kloppen de opgegeven ouders niet met de in werkelijkheid opgetreden combinatie. Men heeft hier waarschijnlijk te doen met de kruising van een simplex resistente *andigenum*-zaailing met een vatbare (nulliplex). In dit geval had men nl. een 1:1 verhouding moeten vinden; de waargenomen splitsing komt hiermede zeer goed overeen.

Alle zaailingen waren zonder moeilijkheden in te delen in de klassen resistent en vatbaar. Op een klein aantal resistente planten werden soms enkele cysten gevonden; dergelijke planten werden toch resistent genoemd, omdat bij verdere inspectie van het wortelstelsel geen cysten meer te vinden waren. Ook nader genetisch onderzoek heeft uitgewezen, dat deze planten, met een zeer gering aantal cysten, het gen H bezitten en derhalve juist zijn geclassificeerd.

Een geheel andere situatie doet zich in dit opzicht voor bij C.P.C. 1685-kruisingen.

Het aantal zaden van *S. andigenum* C.P.C. 1685, dat in het voorjaar van 1951 uit Engeland werd ontvangen, was veel geringer dan dat van C.P.C. 1673. Een gevolg

TABEL 4.3. DE SPLITSINGEN VAN TABEL 4.1., GERANGSCHIKT VOLGENS DE MOGELIJKE COMBINATIES VAN GENOTYPEN VAN DE OUDERS
TABEL 4.3. *The segregations of Table 4.1., rearranged after the possible combinations of genotypes of the parents*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen zaailingen (*Total numbers of seedlings tested*) | Aantallen zaailingen: (*Numbers of seedlings*) | | Theoretische splitsingsverhouding (*Theoretical ratio*) | Theor. aantallen zaailingen (*Theor. numbers of seedlings*) | | P[1] |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | |
| Simplex × Duplex | | | | | | | |
| 1673– 1 × 1673– 8 . . . . . | 38 | 36 | 2 | 11:1 | 34,8 | 3,2 | 0,756 |
| 1673– 3 × 1673– 1 . . . . . | 47 | 43 | 4 | 11:1 | 43,1 | 3,9 | 1,000 |
| 1673– 5 × 1673– 1 . . . . . | 45 | 43 | 2 | 11:1 | 41,2 | 3,8 | 0,534 |
| 1673–18 × 1673–15 . . . . . | 51 | 47 | 4 | 11:1 | 46,7 | 4,3 | 1,000 |
| 1673–20 × 1673– 3 . . . . . | 48 | 46 | 2 | 11:1 | 44,0 | 4,0 | 0,556 |
| 1673–20 × 1673– 5 . . . . . | 43 | 37 | 6 | 11:1 | 39,4 | 3,6 | 0,292 |
| 1673–20 × 1673– 8 . . . . . | 18 | 15 | 3 | 11:1 | 16,5 | 1,5 | 0,372 |
| 1673–24 × 1673– 3 . . . . . | 27 | 24 | 3 | 11:1 | 24,7 | 2,3 | 0,786 |
| Totaal . . . . . | | 291 | 26 | 11:1 | 290,5 | 26,4 | |
| Simplex × Simplex | | | | | | | |
| 1673– 3 × 1673–5 . . . . . | 39 | 27 | 12 | 3:1 | 29,25 | 9,75 | 0,506 |
| 1673– 8 × 1673–3 . . . . . | 43 | 31 | 12 | 3:1 | 32,25 | 10,75 | 0,772 |
| 1673– 8 × 1673–5 . . . . . | 42 | 35 | 7 | 3:1 | 31,50 | 10,50 | 0,242 |
| 1673–15 × 1673–5 . . . . . | 46 | 26 | 20 | 3:1 | 34,50 | 11,50 | 0,0048 |
| Totaal . . . . . | | 119 | 51 | 3:1 | 127,50 | 42,50 | |
| Duplex × Duplex | | | | | | | |
| 1673– 1 × 1673–20 . . . . . | 58 | 56 | 2 | 35:1 | 56,4 | 1,6 | 0,946 |
| 1673–20 × 1673–18 . . . . . | 16 | 14 | 2 | 35:1 | 15,6 | 0,4 | 0,124 |
| | 74 | 70 | 4 | 35:1 | 72,0 | 2,00 | |

[1] P: Kans op (tweezijdig) even of meer afwijkende proefuitkomsten. (*Chance of a result so much or more deviating*).
Berekend m.b.v.: Tables of the Binomial Probability Distribution (Dept of Commerce, National Bureau of Standards. Appl. Math. Series 6)
(*Obtained from*): 50–100 Binomial Tables. (Romig, H. New York, John Wiley & Sons Inc. 1952)

hiervan was, dat in het voorjaar van 1952 veel minder knollen van dit nummer beschikbaar waren, om er planten voor kruisingsdoeleinden uit op te kweken. Daardoor is het aantal zaaisels van kruisingen tussen C.P.C. 1685-zaailingen ook veel geringer.

Het onderzoek naar de overerving van de resistentie, voorkomende in deze *andigenum*-lijn is dan ook veel minder uitvoerig dan dat van de resistentie in C.P.C. 1673.

Een aantal zaaisels bleek geheel uit vatbare planten te bestaan; ze zijn voor ons doel van generlei waarde, daar beide ouders vatbaar geweest moeten zijn. Enkele zaaisels van kruisingen tussen C.P.C. 1673 en C.P.C. 1685 werden wel onderzocht. (Zie tabel 4.4)

De waargenomen splitsingen kunnen geheel worden verklaard door de hypothese, dat de resistentie in C.P.C. 1685 ook berust op het gen H. Er is echter wel een verschil tussen de zaailingen van de kruisingen tussen de 1673-zaailingen onderling en van die tussen vatbare 1673- en resistente 1685-zaailingen. Onder de laatste kwamen nl. vrij veel planten voor, waarop enkele cysten zichtbaar waren en wel veel meer dan onder de resistente planten van de eerstgenoemde kruisingen. Op dit verschijnsel zal nog nader worden ingegaan.

### 4.3. Splitsingen in resistent en vatbaar in kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen en vatbare aardappelrassen

Uit de splitsingsverhoudingen resistent: vatbaar in de $F_1$-zaaisels van kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen, kan de conclusie worden getrokken, dat de hypothese van de dominante monogene overerving van de resistentie zeer goed de waarnemingen verklaart.

Bij kruising van resistente *andigenum*-zaailingen met vatbare *tuberosum*-rassen zal men dan ook een 1:1 of een 5:1 splitsing in resistente en vatbare zaailingen mogen verwachten, naar gelang de resistente ouder simplex of duplex is. In tabel 4.5. zijn de resultaten van de toetsingen van dergelijke kruisingen verzameld.

Onder de splitsingen in resistent en vatbaar van de zaaisels, welke in 1953 werden getoetst, zijn er enkele, die nogal afwijken van de 1:1 en de 5:1 verhoudingen. Steeds vindt men een overmaat aan vatbare planten. De splitsingen in de zaaisels, getoetst in 1954, zijn echter geheel in overeenstemming met de bovengenoemde verhoudingen.

De overmaat aan vatbare planten in sommige zaaisels van 1953 behoeft dan ook geen nadere genetische verklaring.

Daar de gecastreerde bloemen niet werden ingehuld, kan het zijn, dat de natuurlijke kruisbestuiving in het jaar 1952 in hogere mate optrad dan in 1953, de jaren, waarin de zaden werden verkregen, waarvan de zaailingen resp. in 1953 en 1954 werden getoetst. Een andere mogelijkheid is, dat fouten zijn gemaakt bij het kruisen of bij het oogsten van de bessen. Vooral bij de Sirtema-kruisingen is deze verklaring zeer aannemelijk, omdat op dezelfde planten ook door anderen is gekruist. Het oogsten van enkele verkeerde bessen moet altijd een verhoging van het aantal vatbare planten in de zaaisels tot gevolg hebben.

Ook met C.P.C. 1685 zijn in 1952 en de daarop volgende jaren kruisingen gemaakt met vatbare rassen; uit de aard der zaak echter veel minder dan met C.P.C. 1673. De resultaten zijn vermeld in tabel 4.6.

TABEL 4.4. SPLITSINGEN IN RESISTENT EN VATBAAR IN ZAAISELS, AFKOMSTIG VAN KRUISINGEN TUSSEN RESISTENTE C.P.C. 1673- EN C.P.C. 1685-ZAAILINGEN
TABLE 4.4. *Segregations in resistant and susceptible plants in progenies derived from crosses between resistant C.P.C. 1673- and C.P C. 1685-seedlings.*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings tested*) | Aantallen zaailingen (*Numbers of seedlings*) | | Aard van de kruising (*Proposed genotypes*) | Aantallen zaailingen met enkele cysten (*Numbers of plants with a few cysts*) | Theor. verhouding (*Theor. ratio*) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | | |
| (1673–24 × 1673–1)–7 × 1685–1 . . | 76 | 76 | 0 | HHHH, HHHh, HHhh × HHhh | 1 | alles resistent of 35:1 |
| 1673–31 × 1685–15 . . . . . | 50 | 31 | 19 | hhhh × Hhhh | 13 | 1:1 |
| 1685–15 × 1673–29 . . . . . | 57 | 39 | 18 | Hhhh × Hhhh | 1 | 3:1 |
| 1673–24 × 1685– 4 . . . . . | 76 | 72 | 4 | HHhh × Hhhh | 3 | 11:1 |
| 1685– 4 × 1673–24 . . . . . | 52 | 48 | 4 | Hhhh × HHhh | 3 | 11:1 |

TABEL 4.5. SPLITSINGEN IN RESISTENT EN VATBAAR IN ZAAISELS VAN KRUISINGEN TUSSEN RESISTENTE C.P.C. 1673-ZAAILINGEN EN VATBARE *tuberosum*-RASSEN

TABLE 4.5. *Segregations in resistant and susceptible plants in progenies derived from crosses between resistant andigenum-seedlings, C.P.C.* 1673, *and susceptible commercial potato varieties*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings tested*) | Aantallen zaailingen (*Numbers of seedlings*) | | Theor. verhouding (*Theor. ratio*) | Theor. aantallen zaailingen: (*Theor. numbers of seedlings*) | | Chi² | P |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | |
| a) Kruisingen met simplex *andigenum*-zaailingen (*Crossings with simplex andigenum-seedlings*) | | | | | | | | |
| Resultaten van proeven in 1953 (*Results of experiments in 1953*) | | | | | | | | |
| Sirtema × 1673-15 . . . . | 80 | 42 | 38 | 1:1 | 40 | 40 | 0,200 | 0,70-0,50 |
| 1673-3 × Furore . . . . . | 142 | 71 | 71 | 1:1 | 71 | 71 | 0,000 | 0,99-0,98 |
| Sirtema × 1673- 3 . . . . | 154 | 79 | 75 | 1:1 | 77 | 77 | 0,104 | 0,80-0,70 |
| Sirtema × 1673- 5 . . . . | 144 | 58 | 86 | 1:1 | 72 | 72 | 5,444 | <0,02 |
| Sirtema × 1673- 8 . . . . | 180 | 78 | 102 | 1:1 | 90 | 90 | 3,200 | 0,10-0,05 |
| Furore × 1673-11 . . . . | 134 | 66 | 68 | 1:1 | 67 | 67 | 0,030 | 0,90-0,80 |
| Resultaten van proeven in 1954 (*Results of experiments in 1954*) | | | | | | | | |
| 1673-5 × Libertas . . . . | 40 | 18 | 22 | 1:1 | 20 | 20 | 0,400 | 0,70-0,50 |
| Voran × 1673-8 . . . . . | 89 | 49 | 40 | 1:1 | 44,5 | 44,5 | 0,910 | 0,50-0,30 |
| Furore × (1673-1 × 1673-24)-19 . . . . . | 45 | 21 | 24 | 1:1 | 22,5 | 22,5 | 0,200 | 0,70-0,50 |
| b) Kruisingen met duplex *andigenum*-zaailingen (*Crossings with duplex andigenum-seedlings*) | | | | | | | | |
| Resultaten van proeven in 1953 (*Results of experiments in 1953*) | | | | | | | | |
| Katahdin × 1673-1 . . . . | 163 | 121 | 42 | 5:1 | 135,8 | 27,2 | >8 | <0,01 |
| Record × 1673-1 . . . . . | 210 | 164 | 46 | 5:1 | 175,0 | 35,0 | >4 | 0,05-0,02 |
| Kerr's Pink × 1673-24 . . . | 101 | 74 | 27 | 5:1 | 84,2 | 16,8 | >6 | <0,01 |
| Maritta × 1673-24 . . . . | 123 | 93 | 30 | 5:1 | 102,5 | 20,5 | >4 | 0,05-0,02 |
| D.C.T. 14-33 × 1673-24 . | 81 | 64 | 17 | 5:1 | 67,5 | 13,5 | 1.088 | 0,30-0,20 |
| 1673-24 × Capella . . . . | 44 | 34 | 10 | 5:1 | 36,7 | 7,3 | 1,198 | 0,30-0,20 |
| Resultaten van proeven in 1954 (*Results of experiments in 1954*) | | | | | | | | |
| Ph 71 × 1673-1 . . . . . | 96 | 79 | 17 | 5:1 | 80 | 16 | 0,682 | 0,50-0,30 |
| 1673-24 × Libertas . . . . | 37 | 28 | 9 | 5:1 | 31 | 6 | 1,519 | 0,30-0,20 |
| Rode Star × 1673-24 . . . | 56 | 49 | 7 | 5:1 | 46,7 | 9,3 | 0,682 | 0,50-0,30 |
| Saskia × 1673-24 . . . . . | 122 | 101 | 21 | 5:1 | 101,7 | 20,3 | 0,028 | 0,90-0,80 |
| 1673-1 × „Ross" . . . . | 74 | 62 | 12 | 5:1 | 61,7 | 12,3 | 0,009 | 0,95-0,90 |

TABEL 4.6. SPLITSINGEN IN RESISTENT EN VATBAAR IN ZAAISELS VAN KRUISINGEN TUSSEN RESISTENTE C.P.C. 1685-ZAAILINGEN EN VATBARE *tuberosum*-RASSEN
TABLE 4.6. *Segregations in resistant and susceptible plants in progenies derived from crosses between resistant C.P.C. 1685-seedlings and susceptible commercial potato varieties*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings tested*) | Aantallen zaailingen: (*Numbers of seedlings*) | | Theor. verhouding (*Theor. ratio*) | Theor. aantallen zaailingen: (*Theor. numbers of seedlings*) | | Aantallen planten met enkele cysten (*Numbers of plants with a few cysts on their roots*) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | |
| a) Kruisingen met simplex resistente zaailingen (*Crossings with simplex resistant seedlings*) | | | | | | | |
| Resultaten van proeven in 1953 (*Results of experiments in 1953*) | | | | | | | |
| Prof. Wohltman × 1685–15 . . . | 148 | 34 | 114 | 1:1 | 74 | 74 | ? |
| St. 3 × 1685–15 . . . . . | 64 | 14 | 50 | 1:1 | 32 | 32 | ? |
| DCTT 3–24 × 1685–15 . . . . . | 193 | 46 | 147 | 1:1 | 96,5 | 96,5 | ? |
| Resultaten van proeven in 1954 (*Results of experiments in 1954*) | | | | | | | |
| Alpha × 1685–4 . . . . . | 54 | 30 | 24 | 1:1 | 27 | 27 | 13 |
| Bintje × 1685–4 . . . . . | 56 | 28 | 28 | 1:1 | 28 | 28 | 16 |
| b) Kruisingen met duplex resistente zaailingen (*Crossings with duplex resistant seedlings*) | | | | | | | |
| Resultaten van proeven in 1954 (*Results of experiments in 1954*) | | | | | | | |
| Rode Star × 1685–1 . . . . . | 78 | 65 | 13 | 5:1 | 65 | 13 | 19 |
| Alpha × 1685–1 . . . . . | 37 | 31 | 6 | 5:1 | 30,9 | 6,1 | 7 |

De splitsingsverhoudingen in de $F_1$-zaaisels, welke in 1953 werden getoetst, wijken wel heel sterk af van de theoretisch te verwachten waarden. Inplaats bijv. van de 1:1 verhouding lijkt het meer op een 1:3-verhouding (resistent: vatbaar).

In de eerste publikatie over dit onderwerp (48) werd daarom ter verklaring van deze splitsingen het bestaan aangenomen van twee genen, welke slechts resistentie geven, wanneer ze tezamen optreden. De resultaten van de toetsingen in 1954 blijken echter weer zeer goed in overeenstemming te zijn met de 1:1 en de 5:1 verhoudingen. De verklaring voor deze verschillende resultaten is als volgt.

In de zaaisels van kruisingen tussen resistente C.P.C. 1685-zaailingen en vatbare *tuberosum*-rassen komen vele resistente planten voor met enkele cysten op het wortelstelsel.

In 1953 was nog niet voldoende ervaring opgedaan met de toetsing op resistentie en werden vele van dergelijke planten als vatbaar geklassificeerd. In 1954 werd het voorkomen van planten met enkele cysten, die wel degelijk het gen H bezitten en dus resistent zijn, zorgvuldig aangetekend.

Uit een en ander blijkt wel, dat de klassificatie van het materiaal, dat van C.P.C. 1685 afstamt, heel wat moeilijker is dan die van de zaailingen, welke van C.P.C. 1673 zijn afgeleid.

### 4.4. Splitsingen in resistent en vatbaar in de eerste en tweede terugkruisingsgeneraties

Resistente zaailingen van de kruising Record × 1673-1 werden in 1953 teruggekruist met verschillende *tuberosum*-rassen, waarna in 1954 de toetsing volgde van de verkregen zaaisels.

Hiermede werd reeds zeer vroeg in het jaar begonnen. Het grootste deel van het zaad werd half januari uitgezaaid en de daaruit opgroeiende zaailingen verplant in potten van 12 cm middellijn, gevuld met zwaar besmette grond. De planten bleven in de kas; eind mei vond de beoordeling plaats (voorjaarstoetsing). Het resterende deel van het zaad werd op de meer gebruikelijke wijze gedurende de zomer beoordeeld. De uitkomsten van deze toetsing werden gebruikt ter controle van die van de voorjaarstoetsing. Er kon geen invloed worden aangetoond van de vroege zaai op de verhouding resistent: vatbaar.

In tabel 4.7. zijn de resultaten van de voorjaars- en de zomertoetsing verzameld. Daar de splitsingsverhoudingen vrijwel alle in de buurt van de 1:1 en de 5:1 liggen, is afgezien van de berekening van $Chi^2$-waarden.

Daar 1673-1 een duplex resistente zaailing is, zal gemiddeld één op de vijf resistente planten van de kruising Record × 1673-1 duplex moeten zijn. Op de 20 resistente planten werden er 17 simplex en 3 duplex bevonden. Theoretisch had dit moeten zijn: 16 simplex en 4 duplex; hetgeen dus bij dit geringe aantal als bevredigend mag worden beschouwd.

In de zomer van 1955 werden enige zaaisels van de tweede terugkruising op resistentie getoetst. (Zie tabel 4.8.). Door de droogte in het voorjaar van 1955 gingen vele zaailingen verloren; zaaisels, met een daardoor zeer klein aantal planten, zijn niet in de tabel opgenomen.

In de nakomelingen, verkregen door driemaal kruisen met *S. tuberosum*, bleek de

TABEL 4.7. RESULTATEN VAN DE VOORJAARS- EN ZOMERTOETSING VAN DE NAKOMELINGEN VAN DE EERSTE TERUGKRUISING
TABLE 4.7. *Results of spring and summer testing of seedlings of the first backcross-generation*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen zaailingen getoetst in het voorjaar (*Numbers of seedlings tested in spring*) | Aantallen zaailingen (*Numbers of seedlings*) | | Aantallen zaailingen getoetst in de zomer (*Numbers of seedlings tested in summer*) | Aantallen zaailingen: (*Numbers of seedlings*) | | Theor. verhouding (*Theor. ratio*) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | |
| A6[1]–3 × G 865 . . . . . | 10 | 6 | 4 | | | | 1:1 |
| A6– 5 × Libertas . . . . | 82 | 41 | 41 | | | | 1:1 |
| A6– 6 × Libertas . . . . | 30 | 16 | 14 | 38 | 18 | 20 | 1:1 |
| A6– 7 × G 874 . . . . . | 38 | 20 | 18 | | | | 1:1 |
| A6– 8 × G 874 . . . . . | 54 | 29 | 25 | | | | 1:1 |
| A6– 9 × Libertas . . . . | 30 | 15 | 15 | | | | 1:1 |
| A6–12 × Libertas . . . . | 28 | 13 | 15 | 36 | 20 | 16 | 1:1 |
| A6–14 × G 865 . . . . . | 24 | 15 | 9 | | | | 1:1 |
| A6–20 × G 865 . . . . . | 36 | 16 | 20 | | | | 1:1 |
| A6–21 × Furore . . . . . | | | | 47 | 24 | 23 | 1:1 |
| A6–26 × G 865 . . . . . | 25 | 11 | 14 | | | | 1:1 |
| A6–33 × Libertas . . . . | 34 | 21 | 13 | | | | 1:1 |
| A6–37 × Libertas . . . . | | | | 12 | 8 | 4 | 1:1 |
| A6–39 × G 865 . . . . . | 35 | 20 | 15 | | | | 1:1 |
| A6–41 × G 874 . . . . . | 32 | 18 | 14 | | | | 1:1 |
| A6–47 × Libertas . . . . | 16 | 8 | 8 | | | | 1:1 |
| A6–48 × G 874 . . . . . | 13 | 7 | 6 | | | | 1:1 |
| Totaal (*total*): . . . . . | 487 | 256 | 231 | 133 | 70 | 63 | 1:1 |
| Theoretisch (*theoretical*): . . | | 243,5 | 243,5 | | 67,5 | 67,5 | |
| A6–18 × Libertas . . . . | 19 | 16 | 3 | | | | 5:1 |
| A6–34 × G 865 . . . . . | 21 | 17 | 4 | | | | 5:1 |
| A6–44 × G 874 . . . . . | | | | 77 | 59 | 18 | 5:1 |
| Totaal (*total*): . . . . . | 40 | 33 | 7 | 77 | 59 | 18 | 5:1 |
| Theoretisch (*theoretical*): . . | | 33,3 | 6,7 | | 64,2 | 12,8 | 5:1 |

[1] A.6: Record × 1673–1

resistentie zich onverzwakt te handhaven. Voor de veredeling is dit van zeer grote betekenis!

TABEL 4.8. SPLITSINGEN IN RESISTENT EN VATBAAR IN NAKOMELINGEN VAN DE TWEEDE TERUGKRUISING
TABLE 4.8. (*Segregations in resistant and susceptible plants in seedlings of the 2d backcross- generation*)

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedling tested*) | Aantallen zaailingen (*Numbers of seedlings*) | |
|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) |
| ATT 54–114–2 × Sirtema . . | 19 | 9 | 10 |
| ATT 54–111–2 × Sirtema . . | 8 | 5 | 3 |
| ATT 54–112–1 × Record . . | 36 | 19 | 17 |
| Totaal (*Total*) . . . . . | 63 | 33 | 30 |
| Theoretisch: (*Theoretical*) . . | | 31,5 | 31,5 |

## 4.5. DE ERFELIJKHEID VAN DE RESISTENTIE, VOORKOMENDE IN POTOZI 7, EEN *S. ANDIGENUM*-NUMMER

Een aantal zaaisels van kruisingen tussen het resistente *andigenum*-nummer Potozi 7 en vatbare *tuberosum*-rassen werd op de gebruikelijke manier getoetst.

Bij het klassificeren van deze zaailingen ondervonden we nog grotere moeilijkheden dan bij dat van het van 1685 afstammende materiaal. Het handhaven van slechts twee klassen – resistent en vatbaar – bleek niet meer mogelijk. Bij de toetsing werden de zaailingen ingedeeld in de drie volgende klassen:

1) *Resistente zaailingen:* Bij deze planten waren aan de buitenkant van de potkluit slechts enkele cysten te zien. Zo op het oog leken deze cysten kleiner te zijn dan die, welke voorkwamen op de wortels van de vatbare zaailingen. Het bleek echter naderhand niet mee te vallen dit grootte-verschil statistisch betrouwbaar aan te tonen.

2) *Vatbare zaailingen:* De wortels van deze planten waren zwaar met cysten bezet.

3) „*Intermediaire*" *zaailingen:* Het aantastingsbeeld van de planten van deze groep vormde een overgang tussen dat van de zaailingen der eerste twee groepen.

Bij de toetsing werd geen enkele plant gevonden, geheel vrij van cysten. De ongeveer gelijke aantallen planten in de klassen 1 en 2 (zie tabel 4.9.) doen vermoeden, dat de resistentie in Potozi 7 ook berust op één hoofdgen. De graad van resistentie is echter veel minder hoog dan die, voorkomend in C.P.C. 1673 en 1685.

In het jaar volgend op dat van de toetsing werden van enkele zaailingen uit de drie verschillende klassen twee of meer knollen uitgeplant in potten met onbesmette grond, waaraan een bekend aantal cysten was toegevoegd. Na de groeiperiode werd de besmettingsgraad van alle potten gemeten. (Voor de cijfers: zie hoofdstuk 6 par. 6.2). Op deze wijze kan nauwkeuriger de graad van resistentie van de planten worden vastgesteld. Het bleek nu, dat bij de toetsing geen grote fouten waren gemaakt. Geen enkele als resistent geklassificeerde zaailing bleek bij het grondonderzoek vatbaar te zijn;

wel hadden enkele beter in de intermediaire klasse geplaatst kunnen worden. Alle vatbare zaailingen vormden zeer vele cysten. In de intermediaire klasse werden enkele zaailingen geplaatst, die eigenlijk in de klasse der resistente zaailingen thuishoorden.

TABEL 4.9. SPLITSINGEN IN RESISTENTE, VATBARE EN „INTERMEDIAIRE" ZAAILINGEN IN ZAAISELS VAN KRUISINGEN TUSSEN HET RESISTENTE NUMMER POTOZI 7 EN VATBARE *tuberosum*-RASSEN

TABLE 4.9. *Segregations in resistant, susceptible and intermediate seedlings in sowings of crosses between the resistant andigenum-number Potozi 7 and susceptible commercial potato-varieties*

| Kruising (*Parentage*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings tested*) | Aantallen zaailingen: (*Numbers of seedlings*) | | |
|---|---|---|---|---|
| | | resistent (*resistant*) | intermediair (*intermediate*) | vatbaar (*susceptible*) |
| Aquila × Potozi 7 . . . . . | 50 | 20 | 8 | 22 |
| Capella × Potozi 7 . . . . . | 46 | 20 | 7 | 19 |
| Furore × Potozi 7 . . . . . | 50 | 16 | 12 | 22 |
| S.V.P. 49480 × Potozi 7 . . . | 43 | 15 | 8 | 20 |
| Urgenta × Potozi 7 . . . . . | 51 | 20 | 15 | 16 |
| 1257 × Potozi 7 . . . . . | 49 | 20 | 5 | 24 |
| Totaal: (*Total*) | 289 | 111 | 55 | 123 |

## 4.6. RESISTENTIE IN ANDERE *ANDIGENUM*-HERKOMSTEN

In hoofdstuk 3 (par. 3.2.1.) wordt medegedeeld, dat in 1952 van 42 verschillende herkomsten van *S. andigenum* 10–15 zaailingen werden getoetst.

Hoewel op alle planten zonder uitzondering cysten aanwezig waren, kwamen toch vele zaaisels voor met een groot percentage planten in de klassen „zeer licht" en „licht" (zie tabel 4.10).

TABEL 4.10. RESULTATEN VAN DE TOETSING VAN EEN AANTAL *andigenum*-HERKOMSTEN

TABLE 4.10. *Results of the testing of some andigenum-sowings*

| Materiaal (*Material*) | Aantallen getoetste zaailingen (*Numbers of seedlings tested*) | Aantallen zaailingen met graad van cystenbezetting: (*Numbers of seedlings with rate of attack*) | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | geen cysten (*no cysts*) | zeer licht (*very slight*) | licht (*slight*) | matig (*moderate*) | zwaar (*heavy*) |
| La Molina sp. 378 . . | 15 | – | 1 | 1 | 10 | 3 |
| La Molina sp. 383 . . | 14 | – | – | – | 7 | 7 |
| La Molina sp. 696 . . | 15 | – | 1 | 4 | 9 | 1 |
| La Molina sp. 320 . . | 12 | – | 2 | 5 | 5 | 0 |
| La Molina sp. 341 . . | 16 | – | 6 | 6 | 4 | 0 |
| La Molina sp. 394 . . | 14 | – | 8 | 3 | 3 | 1 |
| *S. andigenum* 160–202 | 15 | – | 1 | 2 | 10 | 2 |
| *S. andigenum* 160–350 | 14 | – | 8 | 2 | 4 | 0 |
| *S. andigenum* 160–371 | 13 | – | 10 | 1 | 2 | 0 |

Daar de ervaring leerde, dat de betrouwbaarheid van de gevolgde manier van toetsen zeer hoog is, moet in deze *andigenum*-herkomsten resistentie aanwezig zijn. Daar

evenwel in geen enkel zaaisel een graad van resistentie werd aangetroffen, welke die, aanwezig in de C.P.C.-nummers 1673 en 1685, evenaarde, werd geen aandacht meer aan dit materiaal geschonken.

De waarnemingen zijn theoretisch echter zeer interessant. Het lijkt niet onaannemelijk, dat in het Zuidamerikaanse *andigenum*-assortiment alle mogelijke graden van resistentie voorkomen. Een extreem hoge resistentie – zoals in C.P.C. 1673 – zal dan natuurlijk slechts sporadisch gevonden worden, doch het blijkt niet veel moeite te kosten minder resistente herkomsten te vinden; in ons veredelingsprogramma, berustend op de methode van de herhaalde terugkruisingen, zijn deze uiteraard van weinig belang.

Indien deze theorie juist is, moet het zeker mogelijk geacht worden *andigenum*-materiaal te vinden met een nog hogere graad van resistentie dan die, aanwezig in C.P.C. 1673. Om dit te vinden zal men echter een zeer grote verzameling moeten bijeenbrengen en toetsen.

### 4.7. Nadere beschouwingen over de overerving van de resistentie in verband met het optreden van resistente planten met enkele cysten op het wortelstelsel

Uit de tot dusver medegedeelde resultaten van verhoudingen resistent: vatbaar blijkt wel, dat door de hypothese, dat de resistentie berust op één dominant gen, de waargenomen splitsingen zeer goed kunnen worden verklaard.

Er moet echter wel met nadruk op gewezen worden, dat al deze resultaten werden verkregen met behulp van de in hoofdstuk 2 (par. 2.2.) beschreven toetsingsmethode, waarbij alleen de aan de buitenkant van de potkluit zichtbare wortels worden geïnspecteerd.

In het voorafgaande is reeds opgemerkt, dat bij de beoordeling resistente planten werden gevonden met enkele cysten. (De toevoeging „op het, aan de buitenkant van de potkluit zichtbare deel van het wortelstelsel" zal worden weggelaten).

Door het toetsen van $F_1$-zaailingen van kruisingen tussen dergelijke resistente planten en vatbare rassen kwam vast te staan, dat ook hier de resistentie kon worden verklaard door de aanwezigheid van een dominant gen H.

Het ligt voor de hand aan de planten met enkele cysten een, erfelijk vastgelegde, geringere graad van resistentie toe te schrijven, doch in par. 2.2. is er reeds op gewezen, dat dit in het geheel niet het geval behoeft te zijn. Om over dit probleem nadere gegevens te verkrijgen, werd de volgende proef uitgevoerd.

Van een aantal resistente zaailingen van kruisingen tussen resistente 1673-planten en vatbare rassen, werden telkens twee knollen uitgeplant in potten, gevuld met cystenvrije grond. Een deel van deze zaailingen bestond uit planten, welke bij de toetsing geheel vrij van cysten waren bevonden, een ander deel uit planten met enkele cysten. Ook waren enkele knollen van vatbare rassen in de proef opgenomen.

Al deze potten werden nu kunstmatig geïnfecteerd door de potgrond te vermengen met een suspensie van levende eieren. Per pot werden 80000–100000 levende eieren toegevoegd. Na afloop van de groeiperiode werd in elke pot het aantal nieuwgevormde cysten bepaald.

De toegepaste methode: De luchtdroge grond uit de potten wordt opgespoeld met behulp van een FENWICK-kan (13). Het op de fijne zeef verzamelde débris, waarin de cysten zich moeten bevinden, wordt gedroogd en daarna gebracht in een maatkolfje met lange hals. Vervolgens wordt dit gevuld met zuivere aceton. De cysten, vermengd met slechts zeer weinig débris, drijven dan naar boven en worden nu afgeschonken op

TABEL 4.11. AANTALLEN CYSTEN, GEVONDEN IN POTTEN, WELKE KUNSTMATIG WAREN GEINFECTEERD MET 80 000–100 000 LEVENDE EIEREN EN WAARIN HADDEN GEGROEID A) RESISTENTE PLANTEN, GEHEEL VRIJ VAN CYSTEN BIJ DE BEOORDELING, B) PLANTEN MET ENKELE CYSTEN EN C) PLANTEN VAN ENKELE VATBARE RASSEN.

TABLE 4.11. *Numbers of cysts found in pots which were artificially infected with a suspension of* 80 000–100 000 *living eggs and in which had grown a) resistant plants entirely free from cysts, when tested b) resistant plants on which a few cysts were detected and c) some plants of susceptible commercial varieties*

| Plantmateriaal (*Material*) | | Aantallen in de potgrond gevonden cysten (*Numbers of cysts found in the potsoil*) |
|---|---|---|
| A) Vatbare rassen (*Susceptible commercial varieties*) | | |
| Doré | | 2000 |
| Bintje | | 1750 |
| Noordeling | | 1900 |
| B) Resistente klonen: (*Resistant clones*) | | |
| (1673–24 × Libertas)–421 | A | 18 |
| | B | 9 |
| (Sirtema × 1673– 3)–23 | A | 9 |
| | B | 13 |
| (Sirtema × 1673– 3)–36 | A | 16 |
| | B | 12 |
| (Record × 1673–20)–723 | A | 9 |
| | B | 5 |
| (Sirtema × 1673–18)–667 | A | 5 |
| | B | 6 |
| (Record × 1673–18)–58 | A | 17 |
| | B | 14 |
| C) Resistente klonen, waarop bij de toetsing enkele cysten werden waargenomen (*Resistant clones with a few cysts on the roots*) | | |
| (Sirtema × 1673–8)–12 | A | 18 |
| | B | 21 |
| (Sirtema × 1673–8)–12 | A | 27 |
| | B | 28 |
| (Sirtema × 1673–3)– 3 | A | 26 |
| | B | 17 |
| (Sirtema × 1673–8)–38 | A | 32 |
| | B | 12 |
| (Sirtema × 1673–8)–37 | A | 29 |
| | B | 39 |
| (Sirtema × 1673–3)–150 | A | 7 |
| | B | 17 |

een filtreerpapiertje, dat in een trechter is geplaatst. Op deze wijze gelukt het de cysten in sterke mate te concentreren. Deze aceton-methode is door DEN OUDEN toegepast bij zijn werk met het bietencystenaaltje (8). Uit het mengsel débris en cysten worden de cysten met behulp van een HESLING-apparaatje opgezogen en geteld (24).

Uit de resultaten van de proef (zie tabel 4.11) blijkt, dat op alle onderzochte resistente planten enkele cysten werden gevonden. Op de planten „met enkele cysten" echter meer dan op die, welke bij de toetsing geheel vrij van cysten bleken te zijn. Dit verschil is statistisch betrouwbaar. (Getoetst met de toets van WILCOXON). De duplo's zijn goed met elkaar in overeenstemming te brengen.

Uit de proef kunnen de volgende conclusies worden getrokken.

1) Op alle resistente planten, afstammende van C.P.C. 1673, kunnen vermoedelijk wel enkele cysten tot ontwikkeling komen. Het aantal van deze cysten is zeer klein vergeleken met dat wat op de wortels van vatbare rassen tot ontwikkeling komt.

2) Tussen de resistente zaailingen komen kleine verschillen in de graad van resistentie voor. Planten „met enkele cysten" blijken in de meeste gevallen bij volgende toetsingen iets meer cysten op hun wortels te bezitten dan de planten, welke bij de beoordeling geheel vrij van cysten werden bevonden. In de meeste gevallen, want gezien het geringe aantal cysten en de plaats, waar deze op het wortelstelsel kunnen voorkomen, speelt het toeval bij de beoordeling uiteraard een grote rol.

Er is reeds op gewezen, dat onder de resistente zaailingen van het materiaal, afstammende van C.P.C. 1673, veel minder planten „met enkele cysten" gevonden worden dan onder die, afstammende van het nummer C.P.C. 1685. Dit laatste materiaal is echter in dit opzicht weer beter dan de resistente zaailingen van kruisingen tussen vatbare rassen en Potozi 7.

In het licht van het hierboven behandelde betekent dit, dat de gemiddelde graad van resistentie op de nakomelingsschap overgebracht door 1673 hoger is dan die door 1685, de graad van resistentie overgebracht door 1685 weer hoger dan die door Potozi 7.

Het is verleidelijk om nu in beschouwingen te vervallen over het voorkomen van „modifying genes" of over het bestaan van een serie allelen. De beschikbare gegevens laten echter niet toe een keuze te maken tussen beide mogelijkheden voor de verklaring van de bovengenoemde verschijnselen. Hiervoor zou een uitgebreid genetisch onderzoek noodzakelijk zijn.

### 4.8. EEN AANWIJZING VOOR HET VOORKOMEN VAN DUBBELE REDUCTIE

De verhoudingen tussen resistent en vatbaar, welke als theoretisch model worden gebruikt voor de verklaring van de waargenomen splitsingen, gelden slechts voor het geval van de zg. chromosoomvererving.

De gametencombinaties en hun onderlinge verhoudingen zijn dan als volgt:

Simplex: . . . . . 1Hh : 1hh
Duplex: . . . . . 1HH : 4Hh : 1hh
Triplex: . . . . . 1HH : 1Hh
Quadruplex: . . . . . uitsluitend HH

In het algemeen is de zaak echter niet zo eenvoudig. Uit de cytologie is bekend, dat

de chromosomen bij de reductiedeling zich, alvorens uiteen te wijken, splitsen in chromatiden. Men heeft dus niet te maken met de verdeling van chromosomen over de gameten, doch met de verdeling van chromatiden, of nog beter gezegd, met de verdeling van stukken van chromatiden, over de gameten.

Dit leidt in een fractie van de verschijnselen tot de zg. dubbele reductie, d.w.z. de aanwezigheid van gameten, waarin twee homologe chromosomen voorkomen, welke delen bevatten, die van één chromosoom afkomstig zijn. Dit kan alleen plaats vinden, als er tenminste één chiasma voorkomt tussen het locus van het gen, dat men beschouwt en het centromeer.

Men spreekt van volledige chromatidenvererving, wanneer de chromatidenfragmenten geheel, volgens het toeval over de gameten worden verdeeld. Volgens MATHER (34, 35) is hiervoor o.a. noodzakelijk, dat er een oneindig aantal chiasmata ligt tussen het gen, dat bestudeerd wordt en het centromeer. Behalve, dat in dit geval de verhouding tussen de gameten anders wordt, ontstaan er ook gameten met combinaties, die niet bij zuivere chromosoomvererving zouden optreden. De nieuwe verhoudingen zijn dan als volgt:

| | |
|---|---|
| Simplex: . . . . . | 1HH : 12Hh : 15hh |
| Duplex: . . . . . | 3HH : 8Hh : 3hh |
| Triplex: . . . . . | 15HH : 12Hh : 1hh |
| Quadruplex: . . . . . | uitsluitend HH. |

Bovenstaande gametenverhoudingen zijn te beschouwen als limieten; in proeven zal men steeds verhoudingen vinden, gelegen tussen die behorende bij de chromosoomen die bij chromatidenvererving.

Voor het statistisch betrouwbaar vaststellen van de geringe verschillen in de gametenverhoudingen bij de twee genoemde mechanismen van overerven, is een onderzoek van zeer grote aantallen noodzakelijk. Wil men het optreden van chromatidenvererving aantonen, dan is het veel gemakkelijker, althans in dit geval, om te zoeken naar de nieuwe gametencombinaties, die hierbij optreden.

Hier zou dubbele reductie bijv. kunnen worden vastgesteld door de aanwezigheid aan te tonen van vatbare zaailingen in zaaisels, afkomstig van kruisingen tussen vatbare en triplex resistente planten.

De volgende proef werd hiertoe verricht. Van een kruising tussen twee duplex resistente *andigenum*-zaailingen (1673-1 en 1673-20) werden 56 zaailingen verkregen, welke bloeiden. In het geval van chromosoomvererving is de verhouding van de verschillende genotypen van deze planten als volgt.

1HHHH : 8HHHh : 18HHhh : 8Hhhh : 1hhhh.

Een op de vier zaailingen zou dus triplex of quadruplex moeten zijn. Van alle 56 planten werden kruisingen gemaakt met vatbare *tuberosum*-rassen, waardoor 56 zaaisels konden worden opgekweekt en getoetst op resistentie. Op deze wijze werd getracht van al deze *andigenum*-zaailingen het genotype vast te stellen.

Bij chromosoomvererving zou in een vierde deel van al die zaaisels, nl. in de nakomelingschappen van triplex en quadruplex planten, geen enkele vatbare plant gevonden mogen worden. De resultaten van de toetsing zijn weergegeven in tabel 4.12. Met nadruk wordt er op gewezen, dat alle in deze tabel voorkomende vatbare planten in-

derdaad vatbaar waren. In geen van de gevallen was er sprake van een plant met enkele cysten. Uit de gevonden proefresultaten blijkt, dat slechts vier zaaisels werden aangetroffen, geheel vrij van vatbare planten. Theoretisch hadden dit er 14 moeten

TABEL 4.12. RESULTATEN VAN DE TOETSING VAN 56 *andigenum-tuberosum*-ZAAISELS, WAARVAN DE *andigenum*-OUDERS WILLEKEURIGE ZAAILINGEN WAREN UIT EEN ZAAISEL, AFKOMSTIG VAN EEN KRUISING TUSSEN TWEE DUPLEX RESISTENTE *andigenum*-PLANTEN

TABLE 4.12. *Results of the testing of 56 andigenum-tuberosum-sowings. The andigenum-parents were random seedlings raised from seed obtained by crossing two duplex resistant andigenum-seedlings*

| Nr zaaisel (*Number of the sowing*) | Aantallen zaailingen: (*Numbers of seedlings*) | | Theoretische aantallen zaailingen: (*Theoretical numbers of seedlings*) | | Chi² | P |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | |
| A. *Andigenum*-ouder (*andigenum-parent*): nulliplex | | | | | | |
| 1 | 4 | 41 | 0 | 45 | | |
| B. *Andigenum*-ouder: simplex | | | | | | |
| 2 | 19 | 20 | 19,5 | 19,5 | | |
| 3 | 24 | 26 | 25 | 25 | | |
| 4 | 36 | 24 | 30 | 30 | | |
| 5 | 16 | 31 | 23,5 | 23,5 | | |
| 6 | 27 | 28 | 27,5 | 27,5 | | |
| 7 | 30 | 20 | 25 | 25 | | |
| 8 | 32 | 22 | 27 | 27 | | |
| 9 | 24 | 15 | 19,5 | 19,5 | | |
| 10 | 27 | 23 | 25 | 25 | | |
| 11 | 8 | 15 | 11,5 | 11,5 | | |
| C. *Andigenum*-ouder: mogelijk duplex (*possibly duplex*) | | | | | | |
| 12 | 27 | 6 | 27,5 | 5,5 | 0,000 | |
| 13 | 46 | 5 | 42,5 | 8,5 | 1,270 | |
| 14 | 16 | 1 | 14,2 | 2,8 | 0,723 | |
| 15 | 27 | 5 | 26,7 | 5,3 | | |
| 16 | 35 | 3 | 31,7 | 6,3 | 1,387 | |
| 17 | 30 | 6 | 30 | 6 | 0,000 | |
| 18 | 34 | 7 | 34,2 | 6,8 | 0,000 | |
| 19 | 35 | 5 | 33,3 | 6,7 | 0,258 | |
| 20 | 26 | 4 | 25 | 5 | 0,060 | |
| 21 | 35 | 5 | 31,7 | 6,3 | 0,258 | |
| 22 | 32 | 11 | 35,8 | 7,2 | 0,817 | |
| 23 | 31 | 10 | 34,2 | 6,8 | 1,285 | |
| 24 | 43 | 4 | 39,2 | 7,8 | 1,674 | |
| 25 | 44 | 5 | 40,8 | 8,2 | 1,068 | |
| 26 | 38 | 4 | 35 | 7 | 1,072 | |
| 27 | 25 | 9 | 28,3 | 5,7 | 1,652 | |
| 28 | 39 | 6 | 37,5 | 7,5 | 0,160 | |
| 29 | 43 | 10 | 44,2 | 8,8 | 0,057 | |
| 30 | 29 | 4 | 27,5 | 5,5 | 0,218 | |
| 31 | 34 | 5 | 32,5 | 6,5 | 0,185 | |

| Nr zaaisel (*Number of the sowing*) | Aantallen zaailingen: (*Numbers of seedlings*) | | Theoretische aantallen zaailingen: (*Theoretical numbers of seedlings*) | | Chi² | P |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | resistent (*resistant*) | vatbaar (*susceptible*) | | |
| 32 | 45 | 4 | 40,8 | 8,2 | 2,006 | |
| 33 | 48 | 5 | 44,2 | 8,8 | 1,484 | |
| 34 | 44 | 5 | 40,8 | 8,2 | 1,068 | |
| 35 | 22 | 6 | 23,3 | 4,7 | 0,163 | |
| 36 | 33 | 5 | 31,7 | 6,3 | 0,122 | |
| 37 | 45 | 9 | 45 | 9 | 0,000 | |
| 38 | 31 | 4 | 29,2 | 5,8 | 0,349 | |
| 39 | 45 | 9 | 45 | 9 | 0,000 | |
| 40 | 42 | 6 | 42 | 6 | 0,000 | |
| 41 | 44 | 5 | 40,8 | 8,2 | 1,068 | |
| 42 | 34 | 4 | 31,7 | 6,3 | 0,616 | |
| 43 | 43 | 7 | 41,7 | 8,3 | 0,092 | |
| 44 | 31 | 10 | 34,2 | 6,8 | 1,285 | |
| 45 | 28 | 7 | 29,2 | 5,8 | 0,862 | |
| 46 | 24 | 5 | 24,2 | 4,8 | 0,000 | |
| D. *Andigenum*-ouder: mogelijk triplex of duplex (*possibly triplex or quadruplex*) | | | | | | |
| 47 | 62 | 0 | 51,7 | 10,3 | 11,182 | 0,01 |
| 48 | 55 | 0 | 45,8 | 9,2 | 9,880 | 0,01 |
| 49 | 47 | 1 | 40 | 8 | 6,337 | 0,01 |
| 50 | 42 | 0 | 36 | 7 | 7,210 | 0,01 |
| 51 | 33 | 0 | 27,5 | 5,5 | 5,454 | 0,02–0,01 |
| 52 | 49 | 2 | 42,5 | 8,5 | 5,082 | 0,02–0,01 |
| 53 | 40 | 1 | 34,2 | 6,8 | 4,952 | 0,05–0,02 |
| 54 | 35 | 1 | 30 | 6 | 4,050 | 0,05–0,02 |
| 55 | 38 | 1 | 32,5 | 6,5 | 4,615 | 0,05–0,02 |
| 56 | 44 | 1 | 37,5 | 7,5 | 5,760 | 0,02–0,01 |

zijn. Daar het verschil tussen het theoretische en het gevonden aantal te groot is om door toevallige afwijkingen te kunnen worden verklaard, volgt uit de proef, dat er zaaisels, afkomstig van triplex resistente *andigenum*-planten voorkwamen, waarin vatbare zaailingen aanwezig zijn. Hiermede is het optreden van dubbele reductie aannemelijk gemaakt.

Uit de tabel blijkt, dat getracht is de zaaisels in te delen naar de verschillende mogelijke genotypen van de resistente ouder. Zeer gemakkelijk ging dit voor de nulliplex en de simplex ouders. (Over het algemeen blijken in de hiertoe behorende zaaisels te veel resistente planten voor te komen, hetgeen geweten zou kunnen worden aan een te vroeg tijdstip voor de toetsing. Daardoor konden nog niet alle vatbare planten als zodanig worden herkend).

Het onderscheiden van de triplex en de duplex zaaisels was echter veel moeilijker en zelfs in wezen niet mogelijk. Die zaaisels, welke een $Chi^2 > 4$ bezaten, werden door mij geacht afkomstig te zijn van een kruising tussen een triplex resistente plant en een vatbare. Een vrij willekeurige indeling dus. In verband met de geringe aantallen plan-

ten per zaaisel was het evenmin mogelijk een onderscheid te maken tussen zulke afkomstig van triplex- en van quadruplex resistente *andigenum*-planten.

Een afdoend bewijs voor het optreden van de dubbele reductie kan pas worden gegeven na onderzoek van het genotype van zaailingen in de verschillende, als triplex of quadruplex aangegeven, zaaisels. Dit onderzoek vergt echter enige jaren.

Uit het literatuuroverzicht over de cytologie en de erfelijkheid van de aardappel van SWAMINATHAN en HOWARD (43) blijkt, dat slechts door LUNDEN op afdoende wijze dubbele reductie is aangetoond. Hij vond nl. een duplex plant in een kruising Rrrr × rrrr en nulliplex planten in de kruising DDDd × dddd. (De factoren R en D zijn genen voor de rode kleur van de aardappelschil.)

HOOFDSTUK V

# DE AARD VAN DE RESISTENTIE IN ENKELE LIJNEN VAN *S. ANDIGENUM*

In deze beschouwingen wordt vastgehouden aan de definities van resistentie en vatbaarheid, zoals die door QUANJER zijn vastgelegd (40). Onder resistentie wordt dan verstaan: het vermogen van de plant om de ontwikkeling van een parasiet meer of minder af te remmen. Onder onvatbaarheid: het geheel van soort- of raseigenschappen, dat een plant ongeschikt maakt als voedsterplant voor een bepaalde parasiet.

JONES (28) geeft een zeer bruikbare indeling voor de graden van resistentie tegen het aardappelcystenaaltje. Hij onderscheidt:

1) Onvatbaar: De larven dringen de wortels niet binnen.
2) Resistent: De larven dringen de wortels wel binnen.
   *a*) De binnengedrongen larven ontwikkelen zich niet verder.
   *b*) De larven ontwikkelen zich wel enigszins, doch worden niet volwassen.
   *c*) De larven worden wel volwassen, doch de volwassen wijfjes zijn weinig talrijk en bevatten weinig eieren.
3) Vatbaar: Grote aantallen zeer vruchtbare wijfjes ontwikkelen zich.

Aangezien enkele cysten op de resistente planten werden aangetroffen, kan men daaruit de gevolgtrekking maken, dat de beschouwde *andigenum*-lijnen thuishoren in categorie 2c.

## 5.1. DE LOKSTOF-AFSCHEIDING VAN DE RESISTENTE *ANDIGENUM*-NUMMERS

Teneinde een nader inzicht te verkrijgen in de aard van de resistentie, werd begonnen met een onderzoek naar de werking van de wortelsecreten van vatbare en resistente *andigenum*-zaailingen en van resistente en vatbare planten van de kruising *andigenum* × *tuberosum*.

Methode: De voor dit onderzoek gebruikte planten werden opgekweekt in potten van 16 cm Ø, gevuld met rivierzand. Bij het vullen van de potten werd eerst de opening afgedekt met een prop glaswol. Daarop kwam een laagje grind. Pas daarna werden de potten met zand gevuld tot ongeveer 1 cm onder de potrand.

De winning van het wortelsecreet nam pas een aanvang, nadat de planten goed waren beworteld en ook bovengronds flink ontwikkeld waren.

Voor de winning van het wortelsecreet werden eerst de potten verzadigd met water. Na een half uur wachten werd dan nog een tiental cc water bijgegoten en het daardoor onder uit de pot druppelend vocht opgevangen. (Enkele cc per pot per keer). Dit proces werd driemaal per week herhaald. Het percolaat van elke pot werd steeds in een aparte voorraadfles verzameld, zodat na verloop van veertien dagen van elke zaailing een mengmonster van de vloeistof was verkregen (Foto 4).

De sterkte van het hierin voorkomend wortelsecreet werd op de gebruikelijke manier onderzocht, door de uitlokking na te gaan van een aantal voorgeweekte en geselecteerde cysten, welke in deze vloeistof werden gebracht (14). Zo vaak als nodig was, werd ververst. Voor elk monster vloeistof gebruikten wij in vijfvoud telkens tien cysten.

De cysten waren geselecteerd, hetgeen wil zeggen, dat ongeveer even grote en even zware cysten werden gekozen; zulks om de variatie in de verkregen proefcijfers te verminderen.

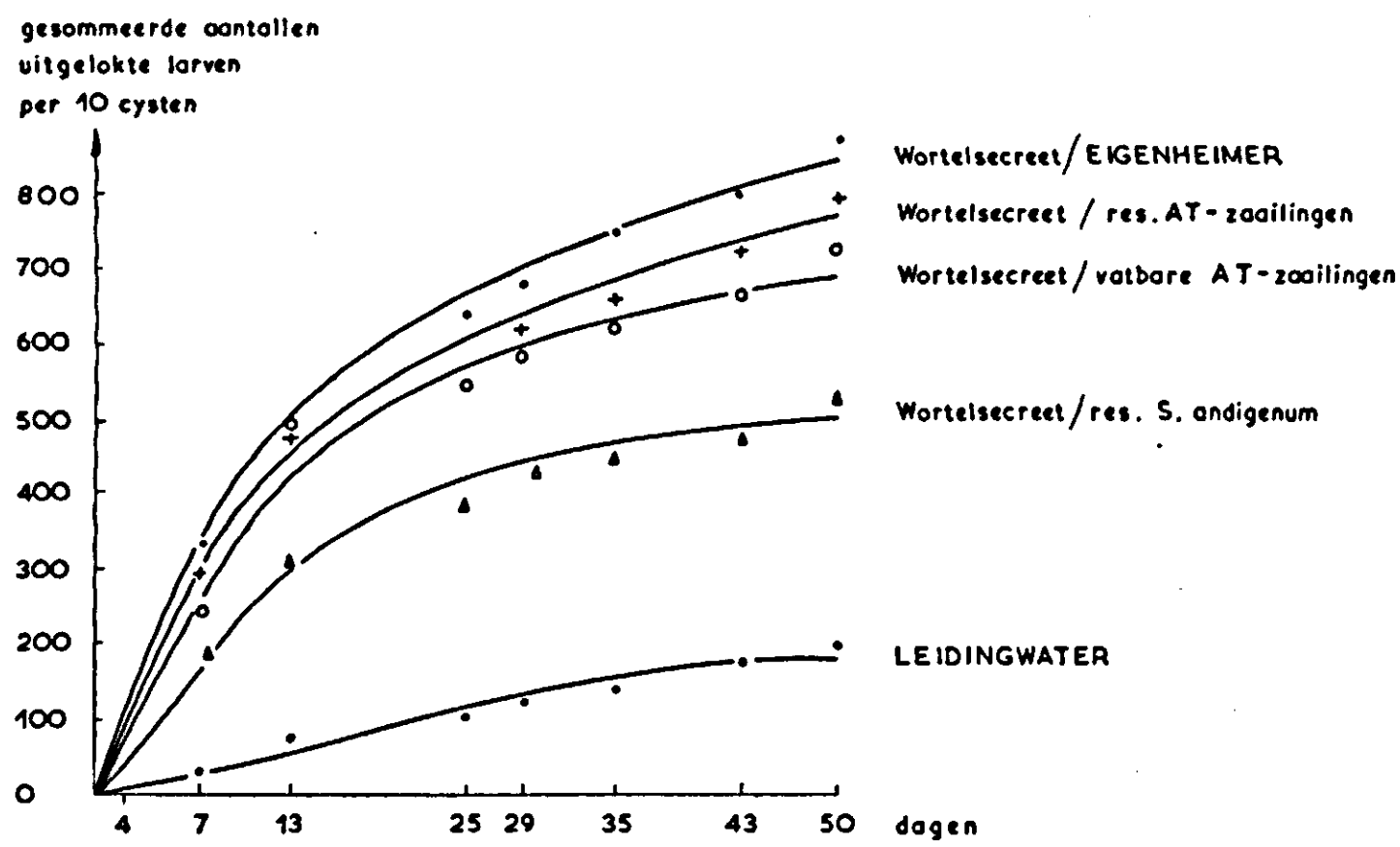


FIG. 5.1. HET VERLOOP VAN DE UITLOKKING VAN CYSTEN IN WORTELSECREET VAN RESISTENTE EN VATBARE AT-ZAAILINGEN EN VAN EEN RESISTENTE *andigenum*-ZAAILING.
*Hatching curves of cysts immersed in percolates of pots in which resistant and susceptible andigenum × tuberosum-seedlings and a resistant C.P.C 1673 -seedling were grown.*

De resultaten van een dergelijke proef zijn grafisch weergegeven in fig. 5.1. Langs de x-as is de tijd in dagen, langs de y-as zijn de gesommeerde aantallen larven afgezet.

Uit de figuur blijkt duidelijk, dat de resistente *andigenum*- en de resistente $F_1$-planten een sterk lokkend wortelsecreet afscheiden. Er konden geen statistisch betrouwbare verschillen worden gevonden tussen de aantallen, door de wortelsecreten van de resistente en vatbare *andigenum*- en $F_1$-zaailingen, uitgelokte larven.

Ook blijkt, dat de sterkten van deze wortelsecreten van dezelfde orde van grootte zijn als die van het vatbare ras Eigenheimer. In verband met de zeer grote variatie in de uitkomsten van deze lokproeven is het niet mogelijk om bovenstaande uitspraak nader te preciseren. Het zou een buitengewoon omvangrijk werk worden om een eventueel verschil in het lokkend vermogen tussen de in de proef opgenomen categorieën van planten statistisch betrouwbaar aan te tonen. Dergelijke kleine verschillen zullen echter voor de veredeling op resistentie van weinig of geen belang zijn.

## 5.2. ONDERZOEK NAAR DE ONTWIKKELING VAN DE, IN DE WORTELS VAN RESISTENTE PLANTEN, BINNENGEDRONGEN LARVEN

Nadat zekerheid verkregen was over het afscheiden van een sterk lokkend wortelsecreet door de resistente planten, werd het zeer waarschijnlijk geoordeeld, dat de larven van het aardappelcystenaaltje ook in de wortels van deze planten binnendringen.

Door een eenvoudig microscopisch onderzoek van de wortels van resistente planten, welke in besmette grond opgroeiden, kon worden vastgesteld, dat dit inderdaad het geval is.

Behalve dit feit is echter van belang, hoeveel larven de wortels binnendringen, vergeleken met het aantal, dat in de wortels van vatbare planten voorkomt.

In de inleiding is er op gewezen, dat de larven in de wortels van vatbare planten een gecompliceerde ontwikkeling doormaken. Zij vervellen herhaaldelijk, doch over het aantal malen is men het nog niet eens. O'BRIEN en PRENTICE (37) onderscheidden in 1931 twee vervellingen, CHITWOOD en BUHRER in 1946 vier (7).

Het zou nu van belang zijn te weten, hoe de ontwikkeling van de in de resistente wortels binnengedrongen larven verloopt, hoeveel procent er van een- of meermalen vervelt en welk percentage van beide geslachten volwassen wordt. Door het vergelijken van dergelijke cijfers van verschillende resistente planten, zou het mogelijk zijn de graad van resistentie te meten. Het is daarbij echter noodzakelijk, dat rekening gehouden wordt met de omvang van het wortelstelsel.

Een onderzoek van deze aard werd verricht, doch het bleek al spoedig, dat de variatie in de gevonden getallen zó groot was, dat geen nauwkeurige beschrijving gegeven kon worden van de ontwikkeling van de binnengedrongen larven. Bij de studie van het aardappelcystenaaltje stuit men voortdurend op de grote variatie in de proefuitkomsten. Dit heeft enerzijds het gevolg, dat men zeer voorzichtig moet zijn met het trekken van conclusies uit een niet al te omvangrijk waarnemingsmateriaal, anderzijds dat om enigszins betrouwbare uitkomsten te verkrijgen, de proeven uitgebreid moeten worden opgezet.

Om de ontwikkeling van de binnengedrongen larven na te gaan, werd een dertigtal knollen van een resistente *andigenum* × *tuberosum*-kloon en 24 knollen van een vatbare kloon van dezelfde kruising uitgeplant in potten van 16 cm Ø, gevuld met cystenvrije grond, waaraan per pot 200 cysten met gecontroleerde inhoud waren toegevoegd. Drie weken na het planten nam het onderzoek van de wortels een aanvang. Van vijf resistente en twee vatbare planten werd vastgesteld, hoeveel larven de wortels waren binnengedrongen en in welk stadium van ontwikkeling deze larven zich bevonden. Dit onderzoek werd nu elke week herhaald.

Om de graad van ontwikkeling van de larven gemakkelijk en snel te kunnen vaststellen onderscheidde ik een viertal stadia; deze komen echter niet overeen met die, welke beschreven zijn door CHITWOOD en BUHRER (7). Om de larven volgens deze onderzoekers in te delen, zou men ze zorgvuldig moeten kleuren en ze vervolgens onder een sterk vergrotend microscoop moeten bekijken.

De volgende stadia werden door mij onderscheiden:

*Stadium 1*: Het tweede stadium volgens CHITWOOD en BUHRER. Het is het stadium, van de de wortels binnendringende larven. (De eerste vervelling vindt in het ei plaats).

*Stadium 2*: Het derde stadium van CHITWOOD en BUHRER. De larven zijn dikker en de staart is korter en niet meer zo puntig.

*Stadium 3*: De wijfjes hebben het uiterlijk van flesvormige larven, waarin geen eieren voorkomen; de mannetjes liggen nog opgevouwen in de oude lichaamswand. Ze zijn aanzienlijk in lengte toegenomen.

*Stadium 4*: De wijfjes bevatten nu eieren en de mannetjes zijn zeer lange (± 1 mm) aaltjes.

De methode van onderzoek: Om de ontwikkeling van de larven in de wortels te onderzoeken werd gebruik gemaakt van de Waring-Blendor-techniek, welke is ontwikkeld door de Amerikaanse nematoloog TAYLOR. Een Waring-Blendor is een

gewone keukenmixer. TAYLOR ontdekte, dat wanneer hij geïnfecteerde wortels in een dergelijke mixer fijnmaalde, de wortels stukgeslagen werden tot kleine weefselfragmenten en de larven vrij kwamen. Van dit principe gebruik makend, werden de volgende handelingen verricht.

1) Het wortelstelsel van de geïnfecteerde planten, in bloempotten opgekweekt, wordt zeer zorgvuldig schoongespoeld.

2) De wortels worden tussen filtreerpapier gedroogd, totdat geen water meer door het papier wordt opgenomen. Daarna wordt het wortelstelsel gewogen. Op deze wijze verkrijgt men een ruwe schatting van het gewicht van de wortels.

3) De wortels worden nu in stukjes geknipt en vervolgens gekleurd met lactophenolfuchsine (22).

4) Nadat de overtollige kleurstof is weggespoeld, komen de wortelstukjes in de mixer met ongeveer 200 cc water. Daarna wordt een halve minuut op volle sterkte gedraaid.

5) De suspensie van wortelfragmenten en larven wordt nu in een bekerglas overgebracht, aangevuld tot bijv. 300 cc en met behulp van een fibro-mischer, een roerder of een luchtstroom, homogeen verdeeld.

6) Uit deze suspensie wordt met behulp van een pipet met wijde mond telkens één cc genomen en deze wordt onderzocht met een prepareermicroscoop. (Vergroting: 40×). Uit elke suspensie wordt minstens tienmaal een cc onderzocht, om voldoende nauwkeurige resultaten te verkrijgen.

Resultaten: Een groot aantal larven bleek de wortels van de resistente kloon binnen te dringen (200–400 per g levende wortel). Gevonden werd in deze proef, dat in de wortels van de resistente planten zeker niet minder larven binnendrongen dan in de wortels van de vatbare kloon.

Een zeer geringe mate van ontwikkeling van de larven in de wortels van de resistente planten bleek mogelijk te zijn. Larven in het tweede stadium (volgens definitie van blz. 43) waren vrij vaak aanwezig; het geslacht van deze larven werd niet vastgesteld. Na verloop van tijd bleek, dat praktisch alleen mannetjes van het derde stadium, naast larven van het eerste stadium, voorkwamen. Wijfjes in het derde stadium werden maar weinig gevonden; larven van het vierde stadium werden zeer sporadisch aangetroffen. Dit kan enerzijds een gevolg zijn van het feit, dat ze praktisch niet voorkomen – het geringe aantal cysten op de wortels van resistente planten wijst in deze richting – anderzijds is het ook mogelijk, dat de larven van dit stadium door de mixer worden stukgeslagen. In enkele preparaten konden soms wel eens fragmenten van volwassen mannetjes worden gevonden.

Reeds spoedig bleek, dat de variatie in de cijfers dermate groot was, dat geen duidelijk inzicht kon worden verkregen in de ontwikkeling van de binnengedrongen larven. Daarvoor hadden veel meer planten in het onderzoek betrokken dienen te worden. De resultaten van de proef zijn grafisch weergegeven in fig. 5.2.

Hoewel dus niet het gewenste doel werd bereikt, konden toch enkele belangrijke waarnemingen worden gedaan. In de eerste plaats kwam nl. vast te staan, dat enige ontwikkeling van de binnengedrongen larven plaats vindt. (Zie de opmerkingen over resistentie in de inleiding van dit hoofdstuk). In de tweede plaats, dat er veel meer mannetjes dan wijfjes tot hogere stadia van ontwikkeling geraken. De verklaring van dit verschijnsel lijkt niet moeilijk.

In de wortels van vatbare planten vond O'BRIEN in 1931 het volgende (37). Na een

verblijf in de wortel van ca. tien dagen gaan de mannetjes vervellen. De larve bevindt zich na de vervelling in de huid van de larve van het tweede stadium. Aangenomen wordt, dat ze na deze vervelling geen voedsel meer opnemen.

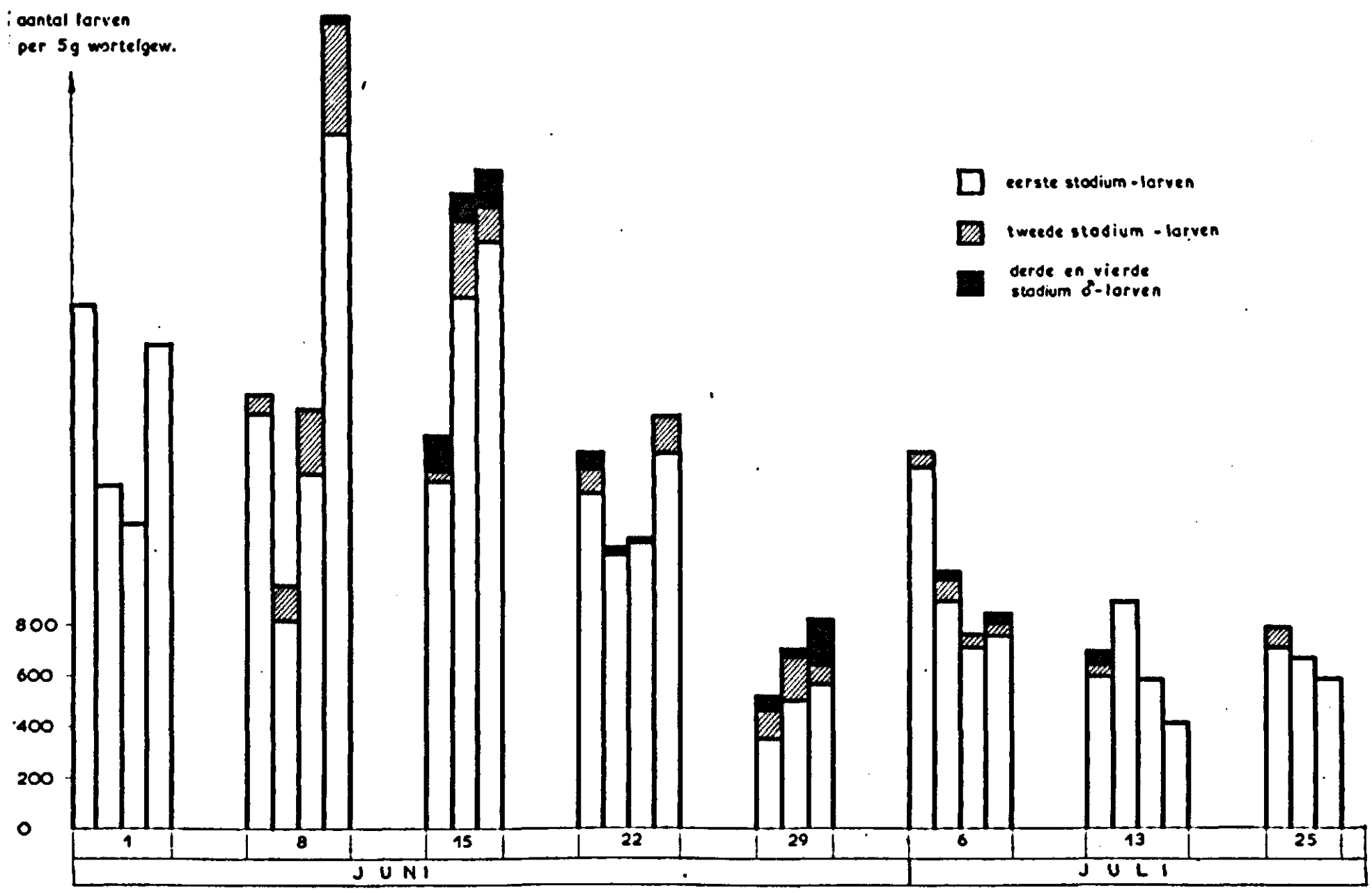


FIG. 5.2. GRAFISCHE VOORSTELLING VAN DE AANTALLEN LARVEN, DIE TIJDENS HET GROEISEIZOEN IN DE WORTELS VAN EEN RESISTENTE AT-KLOON BINNENDRONGEN EN VAN DE ONTWIKKELING VAN DEZE LARVEN.
*Numbers of larvae that penetrated into the roots of a resistant andigenum × tuberosum-clone and their development in the course of time. (▨: second stage larvae; ■: higher stages of male larvae).*

Om het tot dit vervellingsstadium te brengen, is een hoeveelheid voedsel nodig. De larven bekomen deze uit twee bronnen.

1) Uit het nog in het lichaam opgeslagen reservevoedsel.
2) Uit de stoffen, die de larven in de waardplant opnemen.

Wat het reservevoedsel betreft, de hoeveelheid hiervan in het lichaam van de larven zal in grote mate afhankelijk zijn van de tijd, welke de larven hebben nodig gehad om de wortels te bereiken. Er zullen er zijn, die praktisch nog alles hebben en andere, die reeds alles opteerden. Het zou ook wel zo kunnen zijn, dat de hoeveelheid voedsel in de eieren varieert. Kortom, een aantal mannelijke larven bevindt zich in een veel gunstiger conditie in de wortels dan andere; de gunstige varianten zouden het vervellingsstadium in de resistente wortels kunnen bereiken.

Of stoffen schadelijk voor de normale ontwikkeling, opgenomen tijdens het verblijf in de resistente wortels, nog een schadelijke werking uitoefenen op de mannelijke larve, die zich ontwikkelt na de vervelling, is niet bekend.

Bij de wijfjes is de ontwikkelingsgeschiedenis geheel anders. Bij de vervellingen blijven de mond en de anus steeds in verbinding met de buitenwereld. O'BRIEN schrijft

dan ook, dat de wijfjes bij hun ontwikkeling voedsel blijven opnemen. Dit is ook wel nodig, want voor de vorming van eieren is natuurlijk veel voedsel nodig. De voorraad reservevoedsel speelt hier dus maar een ondergeschikte rol en de ongunstige invloeden, welke in de resistente planten aanwezig zijn, oefenen hun werking dus uit gedurende de gehele ontwikkeling van het wijfje. Vele blijken dan ook voortijdig te sterven.

Tijdens de groei worden echter wel reuzencellen gevormd, evenals in de wortels van vatbare planten (52).

### 5.3. De levende inhoud van de cysten, welke op de wortels van resistente planten tot ontwikkeling komen

Teneinde ingelicht te worden over de inhoud van de cysten, welke op de wortels van resistente planten tot ontwikkeling komen, werd de volgende proef verricht.

Van een aantal resistente en vatbare zaailingen van de eerste terugkruisingsgeneratie van C.P.C. 1673 werden telkens twee knollen uitgeplant in potten, gevuld met cystenvrije grond.

Deze grond werd geïnfecteerd door daaraan per pot 200 cysten toe te voegen. Om het mogelijk te maken de cysten, die nieuw gevormd zouden worden, te kunnen onderscheiden van die, welke voor de infectie waren gebruikt, werd de volgende kunstgreep toegepast. De 200 cysten werden in zakjes van nylongaas in de grond gebracht. Dit weefsel had zodanige mazen, dat de cysten onmogelijk in de potgrond terecht konden komen; de larven van het aardappelcystenaaltje konden er echter gemakkelijk doorheen dringen.

Door een tiental monsters van 200 cysten uit dezelfde voorraadfles op inhoud te onderzoeken, bleek, dat per pot 23 000–54 000 levende eieren waren toegevoegd.

Na afloop van de proef werd de potgrond opgespoeld en de nieuwgevormde cysten verzameld (Zie hfdst. 4, par. 4.7.). De resultaten zijn vermeld in tabel 5.1.

In de eerste plaats blijkt wel, dat er geen verschillen in de graad van resistentie tussen de zaailingen konden worden vastgesteld. Ongetwijfeld is de infectie te gering geweest om deze kleine verschillen zichtbaar te kunnen maken (Zie hoofdstuk 4, par. 4.7.). Behalve dat het aantal eieren per pot misschien te gering was, kan ook de omstandigheid, dat alle cysten op één plaats in de pot voorkwamen, van invloed zijn geweest.

Verder blijkt, dat in de nieuwgevormde cysten behoorlijke aantallen eieren voorkomen (32). Zeker is het, dat hier niet gesproken kan worden van noodrijp geworden cysten! Integendeel, ze bevatten niet minder eieren dan willekeurige, op vatbare planten gevormde, cysten. Niet onmogelijk lijkt het, dat deze cysten zijn gegroeid op plaatsen in het wortelstelsel, waar de ongunstige invloed op de parasiet, uitgaande van de resistente plant, zich niet of slechts in geringe mate manifesteerde.

Uit de bepaling van de inhoud van de cysten in de nylonzakjes, na afloop van de proef, blijkt, dat deze in aanzienlijke mate zijn leeggelokt. De variatie in de cijfers is, zoals te verwachten viel, zeer groot.

### 5.4. Over de aard van de resistentie

De resistente *andigenum*-planten en de resistente afstammelingen hiervan scheiden dus een actief wortelsecreet af; talrijke larven dringen de wortels van deze planten

TABEL 5.1. AANTAL EN INHOUD VAN CYSTEN, GEVORMD OP RESISTENTE EN VATBARE ZAAILING EN VAN DE EERSTE TERUGKRUISINGSGENERATIE VAN C.P.C. 1673. (VOOR DE WIJZE VAN INFECTIE: ZIE DE TEKST)

TABLE 5.1. *Numbers of cysts and their contents, found on resistant and susceptible seedlings of the first backcross-generation of C.P.C. 1673. Each pot was infected with 200 cysts (contents: 23 000–54 000 living eggs) buried in the potsoil in little bags of nylongaze*

| Plantmateriaal (*Material*) | | Infectie (*Infection*) | Aantallen nieuw gevormde cysten (*Numbers of newly formed cysts*) | Aantallen lev. eieren per cyste (*Numbers of living eggs per cyst*) | Inhoud aan lev. eieren in het nylonzakje na afloop van de proef (*Contents of living eggs in the nylon bags after the experiment*) |
|---|---|---|---|---|---|
| Resistente klonen (*Resistant clones*): | | | | | |
| ATT 54– 3– 2 | A | In elke pot: | 1 | 150 | 24 000–29 000 |
| | B | 200 cysten | 2 | 150 | 15 000–19 000 |
| ATT 54–13– 9 | A | in een zakje van | 1 | 150 | |
| | B | nylongaas | 0 | – | |
| ATT 54–15– 6 | A | Inh.: 23 000–54.000 | 1 | 250 | 12 000–16 000 |
| | B | lev. eieren | 0 | – | |
| ATT 54–21– 7 | A | | 1 | 100 | 11 000–14 000 |
| | B | *In each pot:* | 0 | – | |
| ATT 54–25– 3 | A | *200 cysts* | 2 | 90 | 17 000–21 000 |
| | B | *buried in a bag of* | 0 | – | |
| ATT 54–24– 8 | A | *nylongaze* | 3 | 100 | 19 000–24 000 |
| | B | *Contents:* | 1 | 60 | |
| ATT 54–30–20 | A | *23 000–54 000* | 4 | 300 | 12 000–16 000 |
| | B | *living eggs* | 0 | – | |
| ATT 54–31–10 | A | | 1 | 200 | 26 000–31 000 |
| | B | | 0 | | |
| Vatbare klonen: (*Susceptible clones*) | | | | | |
| ATT 54– 4– 5 | A | | 153 | 110 | 15 000–19 000 |
| | B | | 93 | 100 | 14 000–18 000 |
| ATT 54–14–16 | A | | 235 | 130 | 12 000–16 000 |
| | B | | 147 | 110 | 10 000–13 000 |

binnen. Een geringe ontwikkeling van de larven heeft plaats en resulteert in het volwassen worden van een vrij groot aantal mannetjes en een zeer gering aantal wijfjes.

Uit het bovenstaande volgt wel, dat de oorzaak van de resistentie moeilijk kan zijn gelegen in een vorm van mechanische afweer. Anatomisch onderzoek van de wortels van resistente en vatbare planten bracht dan ook geen verschillen aan het licht.

De resistentie moet dus worden veroorzaakt door fysiologische eigenschappen, welke worden geïnduceerd door het gen H.

Enerzijds kan het mogelijk zijn, dat in het wortelweefsel een of meer chemische stoffen voorkomen, welke de normale ontwikkeling van de binnengedrongen larven verhinderen. Anderzijds kan het ook zijn, dat in de wortels juist een of meer stoffen ontbreken, waardoor de normale ontwikkeling niet mogelijk is.

Getracht werd hierover iets meer te weten te komen door de volgende proef.

Twaalf stengeltoppen van vatbare planten werden geënt op resistente planten en omgekeerd twaalf stengeltoppen van resistente planten op vatbare. De enting geschiedde vlak boven de grond. Zorgvuldig werd spruitvorming van de onderstam verwijderd. Bij de toetsing bleek, dat de ent generlei invloed had op het al of niet resistent zijn van de onderstam. De resultaten van deze proef geven ons dus geen nader inzicht in de aard van de resistentie.

In 1955 werd volgens het jaarverslag van het Rothamsted Experimental Station aldaar dezelfde proef verricht. De verkregen resultaten komen geheel overeen met de onze.

Uit een veldproef, welke naderhand nog uitvoerig zal worden besproken, kwam nog het volgende aan het licht. Door de aard van de inrichting van deze proef groeide hetzelfde mengsel van resistente *andigenum* × *tuberosum*-klonen op percelen met een zeer verschillende graad van besmetting; nl. op een aantal met een besmettingsgraad van ongeveer 40 000 levende eieren per 200 g luchtdroge grond en op een aantal met een besmettingsgraad van ongeveer 5000 levende eieren per 200 g luchtdroge grond. Met één oogopslag was nu te zien, dat de resistente planten op de zwaarbesmette percelen grote schade ondervonden van de binnendringende larven (zie foto 5).

De planten bleven klein, maar groeiden in de herfst nog lang door. De knolopbrengst op de zwaar besmette perceeltjes was slechts ongeveer 20 % van die op de minder zwaar besmette.

Ook toen twee jaar later de besmettingsgraad van deze perceeltjes was afgenomen tot resp. 16 000 en 2 000 levende eieren, bleek nog een aanzienlijk verschil in ontwikkeling van het gewas zichtbaar.

Uit het bovenstaande blijkt, dat de resistente planten grote schade kunnen ondervinden van de in de wortels binnendringende larven. Ze zijn dus wel gevoelig voor de ziekte (26).

HOOFDSTUK VI

# DE INVLOED VAN HET RESISTENTE AARDAPPELGEWAS OP DE CYSTENPOPULATIE IN DE GROND

De aard van de resistentie in alle, tot nu toe resistent bevonden, *S. andigenum*-nummers is dezelfde. Alle scheiden een lokkend wortelsecreet af en de larven dringen in grote aantallen de wortels binnen. Slechts een enkele van deze binnengedrongen larven ontwikkelt zich tot een cyste met eieren. Door de verbouw van resistente aardappelen worden de cysten in de grond, waarop deze aardappelen worden verbouwd, dus in meer of mindere mate leeggelokt. In hetgeen volgt zal nader ingegaan worden op de kwantitatieve zijde van dit verschijnsel.

## 6.1. DE BESMETTINGSGRAAD VAN DE GROND EN DE BEPALING VAN DEZE GROOTHEID

De besmettingsgraad van de grond wordt vastgelegd met behulp van twee getallen.
1) Het aantal cysten per gewichtseenheid luchtdroge grond.
2) Het aantal levende eieren per gewichtseenheid luchtdroge grond.

Zonder enige twijfel is het tweede getal de beste maatstaf voor de graad van besmetting. Immers, dit getal is gecorreleerd met het aantal larven, dat bij de verbouw van aardappelen het gewas zal gaan belagen. Het eerste getal geeft slechts aan over hoeveel „aanvalscentra" deze larven zijn verdeeld (de cysten).

Het opgeven van beide getallen heeft echter grote waarde. Door het aantal levende eieren te delen door het aantal cysten wordt een getal verkregen, dat genoemd wordt: de gemiddelde levende inhoud van de cysten. Dit is een belangrijk getal; is het hoog, dan heeft men te maken met een jonge populatie, is het laag, dan is de populatie oud. Het aantal levende eieren per cyste is dan gedaald, doordat een deel van de eieren is leeggelokt en/of door schimmels en bacteriën is vernietigd.

De uitdrukking „levende eieren" dient nog nader te worden toegelicht. In deze verhandeling wordt daaronder verstaan het aantal eieren, waarin duidelijk een goed ontwikkelde larve is waar te nemen. Of deze larven inderdaad levend zijn is niet vast te stellen. Tot nu toe is er nog geen enkele techniek bekend, waarmede het levend of dood zijn van de larven in de eieren nauwkeurig kan worden bepaald (30). Op zijn hoogst kan gezegd worden, dat het aantal werkelijk levende eieren gecorreleerd is met het aantal, dat als „levende eieren" door mij werd aangeduid.

Methoden voor bepaling van de besmettingsgraad.

*a*) Bepaling van het aantal cysten.

Hiervoor wordt verwezen naar hoofdstuk 4, par. 4.7.

*b*) Bepaling van het aantal levende eieren.

Verschillende methoden zijn hiervoor in gebruik. De oudste is de „bleekpoedermethode" van FENWICK (15), welke zeer bewerkelijk is en ook minder betrouwbaar. Een grote vooruitgang is de „homogenisatormethode" van BIJLOO (5), welke later weer door hem vereenvoudigd werd (6). Voor deze beide methoden zijn echter vrij kostbare apparaten nodig. Door schrijver dezes werd een methode ontwikkeld, welke te be-

TABEL 6.1. DE VERANDERINGEN IN DE CYSTENPOPULATIE IN POTTEN, WAARIN RESISTENTE, VATBARE EN INTERMEDIAIRE ZAAILINGEN VAN DE KRUISING *S. tuberosum* × POTOZI 7 GROEIDEN

TABLE 6.1. *Changes in the composition of cyst populations in pots with resistant, susceptible and intermediate seedlings of the cross S. tuberosum × Potozi 7. Each pot was infected with 200 cysts containing a total number of 47 000 ± 2 000 living eggs.*

| Plantmateriaal (*Material*) | | Uitslag v. d. toetsing op resistentie (*Results of the testing for resistance*) | Aantallen cysten, gevonden in de potten na afloop van de groeiperiode (*Total numbers of cysts in the pots at the end of the experiment*) | Schatting v.h. aantal lev. eieren in de potten na afloop v.d. groeiperiode (*Estimation of the numbers of living eggs in the pots at the end of the expt*) | Vermenigvuldigingsfactor (*Multiplicationfactor*) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | cysten (*cysts*) | lev. eieren (*living eggs*) |
| E 54–45– 1 | A | res. | 325 | 41 000 | 1,6 | 0,9 |
| | B | res. | 235 | 21 000 | 1,1 | 0,4 |
| E 54–45– 7 | A | res. | 225 | 34 000 | 1,1 | 0,7 |
| | B | res. | 300 | 40 000 | 1,6 | 0,8 |
| E 54–45–16 | A | res. | 255 | 8 000 | 1,3 | 0,2 |
| | B | res. | 235 | 20 000 | 1,2 | 0,4 |
| E 54–45–19 | A | res. | 430 | 47 000 | 2,2 | 1,0 |
| | B | res. | 500 | 61 000 | 2,5 | 1,3 |
| E 54–45–23 | A | res. | 285 | 26 000 | 1,4 | 0,6 |
| | B | res. | 255 | 30 000 | 1,3 | 0,6 |
| E 54–45–45 | A | res. | 264 | 26 000 | 1,3 | 0,6 |
| | B | res. | 260 | 28 000 | 1,3 | 0,4 |
| E 54–45–32 | A | intermed. | 354 | 44 000 | 1,8 | 0,8 |
| | B | intermed. | 480 | 47 000 | 2,4 | 1,0 |
| E 54–45–41 | A | intermed. | 650 | 92 000 | 2,4 | 1,0 |
| | B | intermed. | 493 | 44 000 | 3,3 | 2,0 |
| E 54–45–49 | A | intermed. | 223 | 16 000 | 1,1 | 0,3 |
| | B | intermed. | 300 | 28 000 | 1,5 | 0,6 |
| E 54–45–14 | A | vatbaar (*susc.*) | 775 | 112 000 | 3,9 | 2,4 |
| | B | vatbaar (*susc.*) | 1200 | 184 000 | 6,0 | 4,0 |
| E 54–45–35 | A | vatbaar (*susc.*) | 740 | 82 000 | 3,8 | 1,7 |
| | B | vatbaar (*susc.*) | 1070 | 207 000 | 5,4 | 4,4 |
| E 54–45–47 | A | vatbaar (*susc.*) | 2130 | 413 000 | 10,3 | 8,8 |
| | B | vatbaar (*susc.*) | 944 | 157 000 | 4,7 | 3,3 |

zaailingen, welke moeilijkheden opleverden bij de klassificatie, werd eveneens een vermeerdering van het aantal cysten gevonden. Uit de cijfers blijkt echter, dat sommige (E 54-45-32 en E 54-45-49) op grond van de eerder genoemde maatstaf, beter resistent genoemd hadden kunnen worden en andere daarentegen vatbaar (E 54-41-41).

Het spreekt wel vanzelf, dat de uitkomsten van potproeven niet zonder meer maatgevend zijn voor wat er in het vrije veld gebeurt. De groeiomstandigheden, zowel voor de plant als voor de parasiet, zijn daarvoor te zeer uiteenlopend. Voor het bestuderen van de invloed van de verbouw van een resistent aardappelgewas op de cystenpopulatie geeft een veldproef natuurlijk betere inlichtingen. Doch voor de aanleg van een

veldproef moet men over veel plantmateriaal kunnen beschikken en dit geeft in het begin van een veredelingsprogramma natuurlijk moeilijkheden.

In 1954 waren zoveel knollen van 1673-afstammelingen beschikbaar, dat een veldproef kon worden aangelegd. Het doel van deze proef was de grootte van de lokkende werking van de resistente aardappelen vast te stellen en de afname van de besmettingsgraad, daardoor veroorzaakt, te vergelijken met die, welke een gevolg is van de verbouw van een onvatbaar gewas.

In principe werden dezelfde resultaten bereikt als bij de potproef met het Potozi 7-materiaal, echter met dit verschil, dat de resistente nakomelingen van C.P.C. 1673 een zo hoge graad van resistentie bezitten, dat na verbouw van dit gewas geen vermeerdering van het aantal cysten kon worden aangetoond.

Voor de proef waren niet voldoende knollen aanwezig van één resistente kloon. Daarom werden mengsels van resistente klonen gebruikt. Op de percelen van het object „resistente aardappelen" werden telkens van alle klonen evenveel knollen geplant, zodat op alle veldjes hetzelfde materiaal, in genetisch opzicht, aanwezig was. Op de consequenties van het gebruik van dit mengsel van klonen in plaats van slechts één kloon zal nog worden ingegaan.

In 1954, toen de proef voor het eerst werd uitgevoerd, waren drie objecten opgenomen:

1) Een resistent aardappelgewas: een mengsel van resistente nakomelingen van C.P.C. 1673.
2) Een vatbaar aardappelras: het ras Libertas
2) Een onvatbaar gewas: stambonen.

De objecten werden in vijfvoud aangelegd. De afmetingen van de veldjes bedroegen 8 × 5 m, waarop per veldje 180 knollen werden gepoot. Vóór het poten en na het rooien werden grondmonsters genomen. Per veldje namen wij ongeveer 150 prikken met een grondboor van 25 cm lengte. Bij de bemonstering werd er voor gezorgd, dat steeds een halve meter uit de grenzen van de veldjes werd gebleven. Uit de aldus verzamelde grond werden, na droging, twee monsters van elk 200 g getrokken en van deze monsters stelden we de besmettingsgraad vast met behulp van de reeds vermelde methode.

De resultaten van de proef, verkregen in de jaren 1954 en 1955 zijn verzameld in tabel 6.2.

Bij het begin van de proef was de besmettingsgraad van alle perceeltjes gemiddeld 80 cysten met 140 levende eieren per cyste. (Deze laatste uitdrukking zal in het vervolg worden afgekort tot l.e./c.)

Na afloop van de proef werden de volgende besmettingsgraden gevonden:

Na Libertas (een vatbaar gewas): 317 cysten met 136 l.e./c.

Na resistente aardappelen: 74 cysten met 44 l.e./c.

Na stambonen (een onvatbaar gewas): 69 cysten met 74 l.e./c.

De levende inhoud van de cysten is dus door de verbouw van de resistente aardappelen meer afgenomen dan door de verbouw van het onvatbare gewas stambonen. De percentages bedragen resp. 70 en 50 %. Dit verschil moet echter met de nodige reserve worden aanvaard, omdat het, gezien de grote variatie in de cijfers, niet statistisch betrouwbaar vaststaat.

TABEL 6.2. VERLOOP VAN DE BESMETTINGSGRAAD VAN VELDJES, WAAROP EEN RESISTENT, EEN VATBAAR, EN EEN ONVATBAAR GEWAS WERD GETEELD

TABLE 6.2. *Changes in the degree of infestation in plots on which a resistant, a susceptible and an unsusceptible crop was grown*

| Perceel (*Plot number*) | Besmettingsgraad voorjaar 1954 (*Degree of infestation spring 1954*) | | | Gewas in 1954 (*Crop in 1954*) | Besmettingsgraad najaar 1954 (*Degree of infestation autumn 1954*) | | | Gewas in 1955 (*Crop in 1955*) | Besmettingsgraad najaar 1955 (*Degree of infestation autumn 1955*) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | aantal cysten /200 g.[1] (*number of cysts/200 g.*) | aantal lev. eieren/200 g. (*number of living eggs /200 g.*) | aantal lev. eieren/cyste (*number of living eggs/ cyst*) | | aantal cysten /200 g. (*number of cysts/200 g.*) | aantal lev. eieren/200 g. (*number of living eggs /200 g.*) | aantal lev. eieren/cyste (*number of living eggs/ cyst*) | | aantal cysten /200 g. (*number of cysts/200 g.*) | aantal lev. eieren/200 g. (*number of living eggs /200 g.*) | aantal lev. eieren/cyste (*number of living eggs/ cyst*) |
| A. 1 | 74 | 9 000 | 121 | Libertas | 308 | 45 600 | 148 | res. AT's | 294 | 15 200 | 52 |
| | 82 | 9 300 | 113 | | 296 | 48 300 | 163 | | 252 | 16 400 | 56 |
| B. 2 | 88 | 9 000 | 102 | Libertas | 350 | 48 500 | 138 | res. AT's | 378 | 17 700 | 47 |
| | 107 | 11.600 | 108 | | 358 | 42 000 | 117 | | 340 | 14 000 | 41 |
| C. 2 | 98 | 11.700 | 119 | Libertas | 331 | 42 000 | 125 | bonen | 356 | 29 200 | 82 |
| | 85 | 12 100 | 141 | | 380 | 42 000 | 110 | | 315 | 24 600 | 78 |
| D. 3 | 57 | 7 300 | 128 | Libertas | 289 | 52 500 | 182 | bonen | 308 | 33 000 | 107 |
| | 61 | 7 100 | 117 | | 278 | 39 700 | 143 | | 260 | 26 400 | 102 |
| E. 1 | 95 | 16 300 | 172 | Libertas | 284 | 37 500 | 132 | bonen | 266 | 19 200 | 72 |
| | 83 | 12 800 | 155 | | 294 | 33 000 | 112 | | 326 | 30 000 | 92 |
| A. 3 | 44 | 6 200 | 140 | res. AT's. | 68 | 3 600 | 53 | res. AT's | 94 | 700 | 7 |
| | 80 | 10 200 | 127 | | 57 | 3 840 | 67. | | 84 | 900 | 11 |
| B. 3 | 71 | 8 700 | 122 | res. AT's | 61 | 1 600 | 26 | res. AT's | 98 | 3 600 | 37 |
| | 63 | 9 100 | 145 | | 67 | 2 200 | 33 | | 96 | 2 300 | 24 |
| C. 1 | 100 | 16 500 | 165 | res. AT's | 70 | 2 500 | 36 | res. A.T's | 70 | 1 500 | 21 |
| | 118 | 19 600 | 166 | | 78 | 3 300 | 43 | | 97 | 2 500 | 26 |
| D. 2 | 56 | 10 500 | 187 | res. AT's | 82 | 2 700 | 32 | res. A.T's | 78 | 2 400 | 26 |
| | 99 | 10 600 | 107 | | 88 | 3 700 | 42 | | 89 | 1 100 | 31 |
| E. 2 | 65 | 12 300 | 188 | res. AT's | 83 | 4 400 | 52 | res. AT's | 90 | 2 300 | 25 |
| | 94 | 13 300 | 141 | | 84 | 4 900 | 58 | | 80 | 1 000 | 13 |
| A. 2 | 95 | 11 200 | 117 | bonen | 69 | 6 800 | 99 | bonen | 78 | 5 200 | 67 |
| | 83 | 9 900 | 119 | | 70 | 4 600 | 65 | | 70 | 4 200 | 60 |
| B. 1 | 60 | 10 100 | 169 | bonen | 53 | 3 700 | 70 | bonen | 71 | 3 800 | 60 |
| | 51 | 6 500 | 128 | | 76 | 4 800 | 63 | | 74 | 3 400 | 54 |
| C. 3 | 68 | 9 600 | 141 | bonen | 50 | 3 700 | 74 | bonen | 73 | 6 700 | 92 |
| | 78 | 10 800 | 138 | | 64 | 4 900 | 76 | | 60 | 4 500 | 75 |
| D. 1 | 129 | 19 600 | 152 | bonen | 87 | 4 900 | 56 | bonen | 74 | 4 000 | 54 |
| | 101 | 21 200 | 210 | | 95 | 7 700 | 81 | | 112 | 5 200 | 46 |
| E. 3 | 52 | 6 450 | 124 | bonen | 62 | 5 000 | 81 | bonen | 95 | 5 900 | 62 |
| | 48 | 7 000 | 146 | | 64 | 5 100 | 80 | | 53 | 2 200 | 42 |

[1] 200 g luchtdroge grond (*200 g airdry soil*)

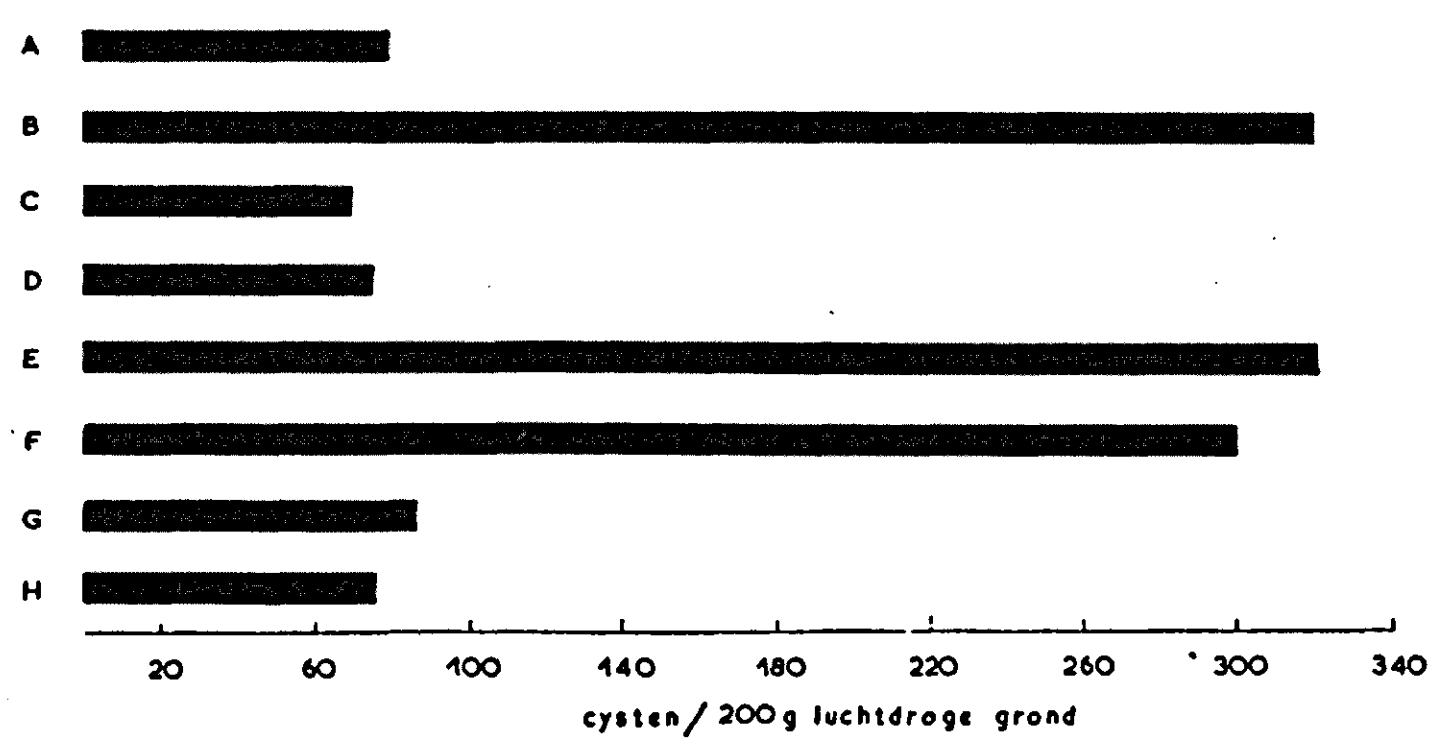


FIG. 6.2

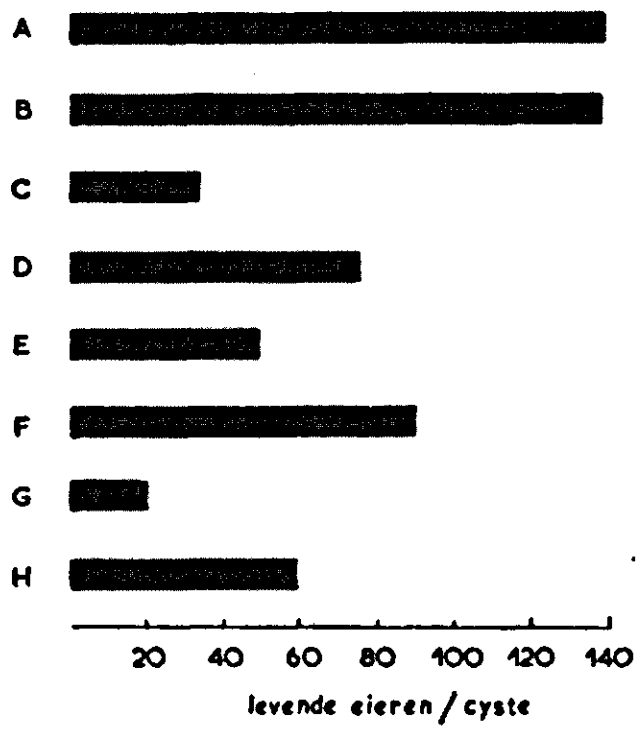


FIG. 6.3

FIG. 6.2. DIAGRAM VAN HET VERLOOP VAN HET AANTAL CYSTEN PER 200 G LUCHTDROGE GROND OP DE VELDJES VAN DE IN DE TEKST BESCHREVEN VELDPROEF.

A: Bij het begin van de proef
B: Na verbouw van het (vatbare) aardappelras Libertas
C: Na verbouw van bonen
D: Na verbouw van resistente aardappelklonen
E. Na verbouw van resistente aardappelen na Libertas
F: Na verbouw van bonen na Libertas
G: Na verbouw van resistente aardappelen gedurende twee jaar
H: Na verbouw van bonen gedurende twee jaar.

*Influence of growing of a susceptible potato variety (Libertas), a mixture of several resistant potato clones (progeny of C.P.C. 1673) and of an immune crop (beans) on the number of cysts in the soil of a permanent experimental field. The numbers of cysts in a soil sample of 200 g.*

*A: At the beginning of the experiment*
*B: After growing the susceptible potato variety Libertas*
*C: After growing beans*
*D: After growing resistant potatoes*
*E: After growing resistant potatoes following a crop of Libertas*
*F: After growing beans following a crop of Libertas*
*G: After growing resistant potatoes during two years*
*H: After growing beans during two years.*

FIG. 6.3. DIAGRAM VAN HET VERLOOP VAN DE AANTALLEN LEVENDE EIEREN PER CYSTE IN DE VELDJES VAN DE IN DE TEKST BESCHREVEN VELDPROEF.

A: Bij het begin van de proef
B: Na verbouw van Libertas
C: Na verbouw van resistente aardappelen
D. Na verbouw van bonen
E: Na verbouw van resistente aardappelen na Libertas
F: Na verbouw van bonen na Libertas
G: Na verbouw van resistente aardappelen gedurende twee jaar
H: Na verbouw van bonen gedurende twee jaar.

*Influence of the growing of several crops on the numbers of living eggs per cyst in the soil of a permanent experimental field.*

*A: At the beginning of the experiment*
*B: After growing Libertas*
*C: After growing resistant potatoes*
*D: After growing beans*
*E: After growing resistant potatoes after Libertas*
*F: After growing beans after Libertas*
*G: After growing resistant potatoes during two years*
*H: After growing beans during two years.*

Wat betreft het aantal cysten per gewichtseenheid grond:

Noch door de verbouw van de bonen, noch door die van de resistente aardappelen, kon een betrouwbaar verschil geconstateerd worden t.o.v. de oorspronkelijke aantallen, hetgeen op zichzelf geen verbazing behoeft te verwekken.

In het tweede jaar van de proef werd het object „vatbare aardappelen" weggelaten, omdat de besmettingsgraad op deze perceeltjes dermate was opgelopen, dat een totale misoogst verwacht moest worden. Op drie van de vijf daardoor vrijgekomen veldjes werden stambonen verbouwd, op de overige twee resistente aardappelen. De besmettingsgraad aan het begin van het tweede jaar van deze veldjes bedroeg dus 317 cysten met 136 l.e./c.

Na de oogst van het gewas bedroeg de besmettingsgraad:

Na bonen: 305 cysten met 89 l.e./c; na resistente aardappelen: 318 cysten met 50 l.e./c.

Ook hier is weer een duidelijk grotere afname waar te nemen van de levende inhoud van de cysten na verbouw van resistente aardappelen dan na verbouw van stambonen. (De afname is resp. 65 en 34 %).

Van de overige veldjes werden cijfers verkregen over de besmettingsgraden na de teelt van tweemaal achtereen hetzelfde gewas en wel:

Na twee jaar stambonen: 76 cysten met 59 l.e./c.

Na twee jaar resistente aardappelen: 88 cysten met 21 l.e./c.

Door de teelt van resistente aardappelen blijkt dus hier, dat na twee jaar 85 % van de levende eieren zijn verdwenen; door verbouw van bonen slechts 60 %. Een statistisch betrouwbare vermeerdering van het aantal cysten door gedurende twee jaar op dezelfde perceeltjes resistente aardappelen te planten, kon niet worden geconstateerd. In de figuren 6.2. en 6.3. zijn de resultaten van de proef grafisch voorgesteld.

In verband met het gebrek aan voldoende plantmateriaal van één resistente kloon werden op de objecten met resistente planten mengsels van knollen van resistente klonen uitgeplant. Het is van belang hier nogmaals de aandacht op te vestigen. Het spreekt welhaast vanzelf, dat de lokkende werking van een resistent aardappelras genetisch bepaald is. De omvang en morfologische bouw van het wortelstelsel zullen in dit verband van groot belang zijn. De cijfers van deze proef geven dus slechts een gemiddeld beeld weer.

## HOOFDSTUK VII

# HET KWEKEN VAN RESISTENTE AARDAPPELRASSEN VOOR DE PRAKTIJK

Zoals reeds eerder werd medegedeeld, is het onderzoek verricht in opdracht van de Stichting voor Plantenveredeling (S.V.P.). Deze stelt zich ten doel de bevordering van het kweken van nieuwe waardevolle rassen van landbouwgewassen. Bij voorkeur worden die problemen op het werkprogramma geplaatst, welke door de particuliere kweker moeilijk of niet ter hand genomen kunnen worden. De taak, die aan mij werd toebedeeld, is hiervan wel een sprekend voorbeeld. De S.V.P. laat het winnen van nieuwe praktijkrassen over aan het partikuliere initiatief. Door voorlichting, uitwerken van nieuwe methoden, verstrekken van materiaal en verlenen van controlediensten biedt zij de kweker de behulpzame hand.

Een en ander brengt mede, dat de onderzoeker wel eens materiaal ter beschikking stelt of werkwijzen bekend maakt op een tijdstip, dat de geneticus of phytopatholoog nog gaarne naar de diepere oorzaak van verschillende verschijnselen zou willen speuren.

Het streven spoedig een economisch resultaat te bereiken is oorzaak geweest, dat aan het nummer C.P.C. 1673 grote aandacht werd besteed, omdat dit de beste perspectieven opende voor een goede resistentie tegen de aardappelmoeheid. De nummers C.P.C. 1685 en C.P.C. 1692, alsmede andere botanische soorten, waarin resistentie was gevonden, zijn daardoor wat op de achtergrond geraakt. Evenwel was men er zich van bewust, dat hierdoor zeer veel op één kaart werd gezet. Het blijft dan ook wenselijk te blijven zoeken naar nieuw resistent materiaal om de kans op onaangename verrassingen zoveel mogelijk te verkleinen.

### 7.1. DOEL VAN HET VEREDELINGSPROGRAMMA

Het doel van dit veredelingsprogramma is het kweken van aardappelrassen, resistent tegen aardappelmoeheid. In verband met de bestemmingen van de in Nederland geteelde aardappelen zullen er rassen moeten komen, welke geschikt zijn voor binnenlandse consumptie, export, zetmeelfabricage en veevoeding.

Het zou reeds een aanzienlijke verbetering zijn, indien men alvast één resistent ras zou kunnen kweken, dat geschikt zou zijn voor zetmeelfabricage of voor veevoeding.

In de Veenkoloniën komen enkele bedrijven voor, waar de teelt van aardappelen is verboden. Deze bedrijven waren steeds beperkt in de keuze van hun gewassen. Proeven met nieuwe gewassen gaven in het algemeen niet het gewenste resultaat. De aardappel, welke daar vroeger een zeer belangrijk deel van het bedrijf in beslag nam, wordt dan ook node gemist. Naar men ons verzekerde zou een resistent ras met een opbrengst van 70 % van die, welke in dit gebied worden geteeld, reeds een ware uitkomst betekenen. Hoewel dit aantal bedrijven gering is moet het toch van groot belang worden geacht, dat deze bedrijven zo spoedig mogelijk worden geholpen.

Het ideaal zou zijn, dat men over een rassenassortiment zou beschikken, dat een keuze laat voor de verschillende doeleinden. Deze rassen zouden dus behalve resis-

tent tegen het aardappelcystenaaltje ook, wat de overige eigenschappen betreft, gelijkwaardig moeten zijn aan de bestaande rassen, of zo mogelijk beter moeten zijn dan deze.

Wanneer men ziet, hoe in elk land bepaalde rassen zich moeilijk door nieuwe laten verdringen, dan mag de verwezenlijking van dit ideaal de eerste tientallen jaren nog niet worden verwacht, wat niet wegneemt, dat elk nieuw ras, dat een bestaand ras kan vervangen, reeds een grote aanwinst betekent.

Volgens de thans geldende regeling moeten nieuwe rassen voor de praktijk onvatbaar zijn voor wratziekte. Deze eis zal men zeer waarschijnlijk ook in de toekomst handhaven. Het is verleidelijk om gelijktijdig te streven naar resistentie tegen *Phytophthora infestans*. Op dit gebied liggen de vooruitzichten niet ongunstig. Men zal zich echter terdege bewust dienen te zijn van de omstandigheid, dat elke factor meer, welke men in een ras wil combineren met andere, de kans op het vinden van zo'n ras verkleint, of wel, dat men de omvang van het werk nog aanzienlijk moet vergroten.

### 7.2. Het gevolgde veredelingsschema

Uit het voorafgaande is gebleken:

1. *S. andigenum* is evenals *S. tuberosum* tetraploid. Beide soorten zijn ook in andere opzichten zeer nauw aan elkaar verwant.
2. De resistentie erft dominant en monofactorieel over.
3. De resistentie handhaaft zich onverzwakt in de opvolgende terugkruisingsgeneraties.

Aangezien het resistente *S. andigenum*-materiaal voor de praktijk onbruikbaar is, ligt het voor de hand te werken volgens het schema van de herhaalde terugkruisingen, om te komen tot resistente praktijkrassen. Dit wordt nl. steeds dan gevolgd, wanneer men één gewenste eigenschap van een bepaalde herkomst wil combineren met zoveel mogelijk gunstige praktijkeigenschappen van bestaande rassen van een cultuurgewas.

In hoofdstuk 4 is reeds uitvoerig uiteengezet, dat wanneer resistente A-, AT- of ATT[1]-zaailingen gekruist worden met een vatbaar ras ongeveer 50 % van de nakomelingen resistent is, als de resistente ouder simplex voor deze eigenschap is en ongeveer 83 %, als deze ouder duplex is. Zou men de beschikking hebben over triplex of quadruplex resistente zaailingen, dan zou het percentage resistente nakomelingen van dergelijke planten theoretisch de 100 % benaderen.

Opgemerkt dient te worden, dat na enige terugkruisingen de duplex zaailingen praktisch verdwenen zijn.

Uit het bovenstaande volgt, dat het opkweken van grote aantallen resistente zaailingen geen moeilijkheden oplevert. De kans op het vinden van een zaailing, waarin de resistentie gecombineerd voorkomt met vele van al die kwaliteitseigenschappen, welke onze aardappelrassen zo waardevol maken, is echter buitengewoon klein.

De vraag, of men bij het veredelingswerk in de eerste plaats moet streven naar het zoeken van duplex resistente geniteurs, meen ik ontkennend te moeten beantwoorden.

[1]) In hetgeen volgt zal gemakshalve de *andigenum*-ouder worden aangeduid met het symbool „A", de *tuberosum*-ouder met „T". De $F_1$-generatie is voorgesteld door het symbool „AT", onverschillig of de *andigenum*-plant als vader of als moeder wordt gebruikt; de eerste terugkruising door ATT. Dit symbool kan dus zowel betekenen AT × T als T × AT.

Het voordeel van zulke planten is weliswaar, dat de nakomelingen er van voor ± 83 % resistent zijn. Bij de toetsing van de geselecteerde $F_1$-planten van zo'n geniteur valt dus maar een zeer gering percentage af wegens vatbaarheid, zulks in tegenstelling met de ongeveer 50 %, welke als vatbaar verwijderd moet worden bij het gebruik van een simplex plant als geniteur. Zoals reeds eerder is opgemerkt, gaat het niet in de eerste plaats om het aantal nakomelingen, dat resistent is, maar om de combinatie van deze resistentie met kwaliteitseigenschappen. Aan een geniteur, die simplex resistent is en in hoge mate de gunstige eigenschappen overbrengt op zijn nageslacht, dient de voorkeur gegeven te worden boven een duplex resistente plant, welke slechts weinige van die gunstige eigenschappen aan zijn nageslacht doorgeeft. Daar komt nog bij, dat het kweken van waardevolle duplex resistente geniteurs zeker geen eenvoudige taak is.

Het gevolgde terugkruisingsschema ziet er als volgt uit:

A (res.) × T

AT . . . . . $F_1$-generatie

Hierin selecteren op praktijkeigenschappen en de geselecteerde nummers toetsen op resistentie

AT (res. en geselecteerd) × T

ATT . . . . . eerste terugkruisingsgeneratie

Hierin selecteren op praktijkeigenschappen en de geselecteerde nummers toetsen op resistentie.

ATT (res. en geselecteerd) × T

ATTT . . . . . tweede terugkruisingsgeneratie

Een belangrijk punt van het te Wageningen gevolgde veredelingsprogramma komt in het bovenstaande schema niet tot uiting. Men zou hieruit nl. de indruk kunnen krijgen, dat elk jaar een tuberisatie (terugkruising met *S. tuberosum*) wordt gemaakt. Men vergeet dan echter, dat van de oudste generaties, dat zijn dus de $F_1$- en de eerste terugkruisingsgeneratie, in de loop der jaren steeds scherper geselecteerde zaailingen overblijven. In het veredelingsprogramma komt men daardoor voor een keus: òf zo snel mogelijk een groot aantal tuberisaties zien te maken, waarbij dan aan de geselecteerde resistente ouder geen al te hoge eisen kunnen worden gesteld, of wel het aantal tuberisaties beperken en kruisen met zeer scherp geselecteerde $F_1$- of eerste terugkruisingszaailingen. In het algemeen zal men beide wegen volgen. De ervaring heeft ons geleerd, dat grote waarde moet worden gehecht aan het gebruik van ouderplanten, welke niet alleen resistent zijn, doch die ook overigens zoveel mogelijk eigenschappen bezitten, die de praktijk eist.

### 7.3. Het te Wageningen verrichte veredelingswerk

Alvorens een overzicht te geven van het te Wageningen verrichte veredelingswerk eerst nog enkele algemene opmerkingen.

1) Het kruisingsprogramma: In 1952 konden voor de eerste maal kruisingen worden gemaakt tussen resistente *andigenum*-zaailingen en vatbare *tuberosum*-rassen. Er werd naar gestreefd, dat als kruisingspartner rassen werden gebruikt van alle mogelijke gebruiksrichtingen, dus zowel consumptie-, export-, fabrieks- en voeraardappelen. Bij de *andigenum*-zaailingen kon slechts gelet worden op de resistentie.

2) De $F_1$-generatie van de A×T-kruisingen: In de $F_1$-generatie werden alle mogelijke overgangen gevonden. Er kwamen wildgroeiende planten voor met vele stolonen, welke niet tot een knol uitgroeiden; ze vormden bovengronds weer een stengel. Daarnaast kwamen planten voor welke uiterlijk althans veel op *tuberosum*-zaailingen leken (Foto 6). Vele $F_1$-planten gaven een hoge opbrengst; de knollen waren echter te talrijk en te klein. De bossige indruk van vele $F_1$-planten, veroorzaakt door de weer bovengronds uitlopende stolonen en de vaak zeer hoge opbrengsten, geven de indruk van een zekere heterosiswerking. Er moet echter wel gedacht worden aan het feit, dat *S. andigenum* een soort is, die in Zuid-Amerika opgroeit onder korte dag-omstandigheden; het vormen van zeer lange stolonen en de forse ontwikkeling kan ook geheel of gedeeltelijk een gevolg zijn van de daglengte in de periode, waarin ze opgroeiden.

3) Speciale aandacht wordt nog gevraagd voor een bepaald soort kleine zaailingen, welke in wisselende aantallen in de zaaisels voorkomen. Deze planten sterven vroegtijdig af. Ondergronds blijken slechts weinig knollen te zijn gevormd, nl. meestal niet meer dan twee of drie. Deze zitten altijd zeer dicht tegen de ondergrondse stengel aan. In 1954 werden bij de selectie van de zaailingen van de eerste terugkruisingsgeneratie vele van dergelijke plantjes aangehouden. Er werd een afzonderlijke groep zaailingen van gevormd, zodat kon worden beoordeeld, hoe de planten zouden zijn, die uit knollen, afkomstig van dergelijke typen, opgroeien. In het daaropvolgend jaar bleek, dat de tweedejaarszaailingen van deze groep zich in geen enkel opzicht onderscheidden van die van de groep, afkomstig van andere typen aangehouden eerstejaarszaailingen. Een verklaring van dit verschijnsel is zonder nader onderzoek moeilijk te geven. Opgemerkt zij alleen, dat de zaailingen onder korte dag-omstandigheden zijn opgegroeid.

4) Op grote schaal werd gebruik gemaakt van de volgende, door TOXOPEUS uitgewerkte, techniek. Men snijdt van alle tweede- en derdejaars, die te velde staan, stengeltoppen, welke worden geënt op tomaat. Na afloop van de beoordeling worden alleen met de aangehouden nummers kruisingen gemaakt. Door deze techniek wordt het dus mogelijk om met de in een bepaald jaar aangehouden zaailingen nog in datzelfde jaar kruisingen te maken.

5) Vanaf 1953 werd aan het aardappelveredelingsbedrijf van de S.V.P. in de N.O.P. (de Prof. Broekema-hoeve) materiaal met moeheidsresistentie afgegeven. Het aandeel in het werk van deze afdeling, gericht op het kweken van nieuwe rassen, is in de loop der jaren steeds groter geworden, terwijl de S.V.P. te Wageningen zich meer bezighield met problemen van fundamentele aard. Dit is geheel in overeenstemming met de richtlijnen, welke voor beide afdelingen van de S.V.P. bestaan.

6) In overeenstemming met de principes van de S.V.P. werd vanaf januari 1954 kweekmateriaal met mogelijke moeheidsresistentie beschikbaar gesteld voor de Nederlandse aardappelkwekers. De kwaliteit van dit materiaal kon in de loop van enkele jaren aanzienlijk worden verbeterd, hetgeen zal blijken bij bestudering van het hierna volgende overzicht van het veredelingswerk, dat te Wageningen door de S.V.P. werd verricht.

## 7.4. Overzicht van het te Wageningen door de S.V.P. verrichte veredelingswerk

*1952: Uitvoering van een omvangrijk kruisingsprogramma.*

Oogst: A (res.) × T . . . . . 80000 zaden

*Winter 1952/53*

In de kas, onder kunstlicht, werd een aantal zaaisels van enkele der bovengenoemde AT-kruisingen op resistentie getoetst; het bleek uit de splitsingen in resistent en vatbaar, dat de resistentie dominant en monofactorieel overerft. De uitvoering van een breed opgezet veredelingsprogramma was daardoor gerechtvaardigd.

*1953:* Het veredelingswerk: Aantal eerstejaars (veld)zaailingen: 10000. Deze werden geteeld op onbesmette grond; 495 nummers werden aangehouden. (AT 53*ers*)

Een ander deel der AT-zaailingen groeide op in potten, gevuld met besmette grond. In augustus, toen deze planten bloeiden, was door toetsing bekend, welke van die zaailingen resistent waren. Met het stuifmeel van deze resistente, doch uit de aard der zaak ongeselecteerde planten is op grote schaal gekruist: AT (res., ongeselect.) × T

Het kruisingsprogramma:

Oogst: AT (res., ongeselect.) × T . . 250000 zaden
A (res.) × T . . . . . 45000 zaden

*Winter 1953/54*

Toetsing op resistentie van de 495 aangehouden AT 53*ers*. Een groot aantal er van werd tevens getoetst op wratziekte-resistentie. Voor het bedrijf in de N.O.P. werden 5000 kaskloontjes op resistentie onderzocht.

De S.V.P. te Wageningen distribueerde ongeveer 100000 zaden met mogelijke moeheidsresistentie, benevens een klein aantal kaskloontjes, welke resistent bevonden waren, onder de Nederlandse aardappelkwekers. (Voornamelijk waren dit AT-kloontjes en AT-zaad en verder zaad van de samenstelling AT (res., ongeselect.) × T.

*1954:* Veredelingswerk: Aantal eerstejaars-veldzaailingen: 12000, nl.:

ATT's zonder mogelijke *Phytophthora*-resistentie: 8000
ATT's met mogelijke *Phytophthora*-resistentie: . . 2000
AT's (oud zaad van 1952 en nieuw zaad van 1953): 2000

Van al deze zaailingen werden er ongeveer 1000 aangehouden.

Tweedejaars: Van de 495 AT 53*ers* bleken, na toetsing, ongeveer 250 resistent te zijn. Na de selectie in dit jaar bleven er nog 77 over.

Kruisingsprogramma:

Oogst: AT (res., ongeselect.) × T . . 150000 zaden
AT (res., geselect.) × T . . . 50000 zaden[1]
ATT (-, geselect.) × T . . . . 40000 zaden[2]
240000 zaden

[1]) Zaden afkomstig van kruisingen met geselecteerde AT 53ers, waarvan enten op tomaat waren gemaakt.

[2]) Zaden afkomstig van kruisingen tussen geselecteerde eerstejaars ATT-zaailingen en vatbare rassen. Werd een ATT-zaailing aangehouden, dan werd gelijkertijd daarvan een stengeltop gesneden, welke op tomaat werd geënt. De resistentie van zo'n geselecteerde plant was dus tijdens het kruisen niet bekend. Gedurende de winter toetsten we de planten, welke opgroeiden uit een knol van de moederplanten. De uitslag van de toetsing gaf ons de mogelijkheid het zaad van kruisingen met vatbare ATT's te verwijderen.

(In dit jaar stonden bij de Nederlandse aardappelkwekers ongeveer 60000 zaailingen met *andigenum*-„bloed" te velde.)

*Winter 1954/55.*

Toetsing van 6930 nummers, ingezonden door de particuliere aardappelkwekers, van ons eigen materiaal en van dat van de N.O.P., samen ongeveer 2000 nummers. Herhaalde toetsing op wratziekte-resistentie van de AT 53*ers*.

*1955.* Veredelingswerk:

Eerstejaarszaailingen: 5000 (ATT's) Hiervan werden er 790 aangehouden.

Tweedejaarszaailingen: 500 (ATT's en AT's) Na selectie bleven er 175 van over.

Derdejaars AT's: Deze bleken, ondanks de vroege rooi zwaar door virusziekten te zijn aangetast. In totaal werden 19 nummers van dit materiaal aangehouden.

Het kruisingsprogramma:

| | | |
|---|---|---|
| Oogst: | AT (res., ongeselect.) × T | 3000 zaden |
| | AT (res., scherp geselect.) × T | 6000 zaden |
| | ATT (res., matig geselect.) × T | 5000 zaden |
| | ATT (res., scherp geselect.) × T | 23000 zaden |
| | Kruisingen van AT- en ATT-materiaal met *Phytophthora*-resistente geniteurs | 13000 zaden |
| | | 50000 zaden |

(Bij de particuliere aardappelkwekers stonden ruim 60000 eerstejaarszaailingen met *andigenum*-„bloed" te velde.)

*Winter 1955/56.*

De Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen stelt de gelegenheid open voor het onderzoek op resistentie tegen het aardappelcystenaaltje ten behoeve van de Nederlandse aardappelkwekers. (Voordien geschiedde dit geheel door de S.V.P.)

*1956:* Het veredelingswerk: Aantal eerstejaarszaailingen (ATTT's): 1500; er werden er 711 aangehouden. Verder stonden er 1000 zaailingen te velde van kruisingen tussen vatbare aardappelrassen en resistent materiaal van andere herkomst dan *S. andigenum* C.P.C. 1673. Tweedejaarszaailingen: van de 418 ATT's werden er 56 aangehouden.

Het nog te Wageningen aanwezige materiaal van derdejaars ATT's en vierdejaars AT's werd overgebracht naar het veredelingsbedrijf van de S.V.P. in de N.O.P.

### 7.5. De toetsing op aardappelmoeheidsresistentie in het veredelingsprogramma

Het is zonder meer duidelijk, dat voor de terugkruisingen met vatbare cultuurrassen slechts resistente zaailingen in aanmerking komen.

Zowel bij de S.V.P. als op de bedrijven van de particuliere aardappelkwekers wordt het gehele veredelingswerk voor het kweken van resistente rassen uitgevoerd op velden, vrij van aardappelmoeheid. Uiteraard zal iedere kweker zijn bedrijf vrij willen houden van deze ziekte, doch bovendien verbiedt de Wet Bestrijding Aardappelmoeheid 1948 de teelt van aardappelen op besmette grond.

Van de zaailingen, die worden aangehouden, is dus niets bekend over het al of niet resistent zijn. Wel weet men, dat, behoudens toevallige afwijkingen, de helft van deze

nummers resistent moet zijn, indien de resistente ouder simplex voor deze eigenschap is. In het minder voorkomende geval, dat een duplex ouder wordt gebruikt, zal ongeveer 83 % van de nakomelingschap resistent zijn.

Het rooien van de zaailingen bij de S.V.P. te Wageningen vindt plaats in de eerste week van juli. Indien dat later zou geschieden, neemt het gevaar voor besmetting door virusziekten te veel toe. Bij vele andere kwekers, wier bedrijven in dit opzicht gunstiger zijn gelegen, rooit men later. Het gevolg is, dat met de toetsing pas na september kan worden begonnen. De resultaten er van zullen zeker begin maart in het bezit van de kwekers moeten zijn, daar deze anders niet tijdig genoeg hun bouwplan kunnen opmaken. De periode voor de toetsing van het materiaal van de kwekers is dus begrensd van september tot en met februari.

In verband met het verbod van aardappelteelt op besmet terrein, kunnen de kwekers niet zelf hun zaailingen toetsen. Dat moet dus op een centrale plaats voor hen geschieden. In de jaren 1954 en 1955 gaf de S.V.P. hiertoe de gelegenheid. Vanaf oktober 1956 is deze taak echter overgenomen door de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen; dit gebeurt op dezelfde afdeling, waar ook de onvatbaarheid voor wratziekte onderzocht wordt.

Het was in de aanvangsjaren van dit veredelingsprogramma voor de kwekers van groot belang, dat zij zo spoedig mogelijk op de hoogte waren van de resistentie van hun zaailingen. Daardoor konden ze immers snel kruisingen met resistente planten gaan maken. Om deze reden gaf de S.V.P. dan ook de gelegenheid om eerstejaarszaailingen op resistentie te laten toetsen. In 1954 werden ongeveer 7000 en in 1955 bijna 8000 nummers door de aardappelkwekers ingezonden.

De uitvoering van de toetsing: In principe werd al dit materiaal met de in par. 2.2. beschreven methode onderzocht. Door het grote aantal inzendingen en de geringe beschikbare tabletoppervlakte werd de maat van de gebruikte potten steeds kleiner genomen. In de winter van 1953/54, toen nog geen inzendingen van kwekers getoetst behoefden te worden, gebruikten we potten van 12 cm Ø; in de daarop volgende jaren echter stekpotjes van 8 cm Ø.

De gang van zaken was als volgt:

Van elke te toetsen zaailing stuurde de kweker ons één knol. Voor het breken van de kiemrust werd een rendite-behandeling toegepast (42). Hierna werden de knollen tenminste tien dagen bewaard in een vochtige ruimte, waarin een temperatuur heerste van ongeveer 28 °C. Daarna werden die knollen, welke duidelijk gekiemd waren, uitgeplant. De niet gekiemde knollen werden nog enige tijd bij 28 °C bewaard. Op de duur lopen alle knollen uit, doch ter versnelling van het werk werd een tweede rendite-behandeling toegepast.

De aardappelplanten groeiden op in een kas, waarin overdag een temperatuur heerste van 12–18 °C. De verwarmingsinstallatie was echter van dien aard, dat 's nachts de temperatuur aanzienlijk daalde, hetgeen voor aardappelen misschien nog niet zo slecht is. Met behulp van hogedrukkwiklampen werd een aanvullende belichting gegeven (foto 7).

De winter is voor de toetsing zeker niet het meest gunstige seizoen. Sommige onderzoekers menen, dat het aardappelcystenaaltje gedurende de winter in een rusttoestand verkeert (16). Bij de vatbare planten trad echter een zodanig zware aantasting op, dat, althans in de nakomelingen van C.P.C. 1673, een nauwkeurige schifting tussen resis-

tente en vatbare zaailingen mogelijk was. Van enige vermindering van de activiteit van de parasiet is niets gebleken.

Bij de toetsing werden fouten gemaakt: een aantal planten, waarop geen cysten werden waargenomen, bleek later toch vatbaar te zijn. Over de oorzaken van deze fout is in par. 2.3. uitvoerig geschreven. Dat de fout hier zou liggen aan een te lage besmettingsgraad van de grond, zodat in een deel van de potjes geen of te weinig cysten zouden voorkomen, moet op grond van daartoe verrichte waarnemingen wel uitgesloten worden geacht.

De fout wordt m.i. veroorzaakt door het verschil in ontwikkeling van de planten; een aantal blijft bij het gemiddelde achter. Terwijl dus na een bepaalde tijd op de meeste vatbare planten reeds cysten te zien zijn, blijken er altijd planten voor te komen, die nog zo jong zijn, dat zich nog geen duidelijk zichtbare cysten hebben gevormd.

Om de invloed van deze foutenbron zo klein mogelijk te maken, brachten we de cystenvrije planten alle weer in de potjes terug. Na twee weken werd de beoordeling herhaald. Het kwam dan altijd voor, dat onder deze planten nog aangetaste gevonden werden.

Door de bij deze „wintertoetsing" resistent bevonden nummers nogmaals te toetsen in het jaar daarop volgend werd gevonden, dat de fout hiervan 5–8 % bedroeg; dit wil dus zeggen, dat 5–8 % van de planten, welke vrij van cysten werden bevonden, in werkelijkheid vatbaar bleken te zijn. Er zij hier nogmaals op gewezen, dat de beoordeling in enkelvoud werd uitgevoerd; door de toetsing in duplo of nog beter in triplo te verrichten zou de fout natuurlijk aanzienlijk kleiner worden. Om dit echter te kunnen doen, moet men over zeer veel kasruimte kunnen beschikken, ofwel men moet het aantal inzendingen drastisch beperken. Dit laatste kan gemakkelijk bereikt worden, door alleen tweedejaarszaailingen te accepteren voor de wintertoetsing. Het aantal inzendingen zal dan zeker met 70 % of meer afnemen.

De thans geldende regeling voor de toetsing op aardappelmoeheid komt op het volgende neer:

„Voortaan wordt, te beginnen in 1956 het aardappelmoeheidsonderzoek gekoppeld aan het aardappelwratziekteonderzoek.

Dit houdt in, dat, van het najaar 1956 af door de kwekers van nieuwe rassen negen knollen per ras in één zakje naar de P.D., afd. Resistentie Onderzoek kunnen worden gezonden en wel zes knollen van de maat 30 à 40 mm en drie knollen van de maat 25 mm. De zes knollen gebruiken wij voor het wratziekteonderzoek en de drie knollen voor het aardappelmoeheidsonderzoek. De kweker geeft ons bij de verzending de kruisingsouders en de rooidata van de knollen op."

De kwekers krijgen vóór 1 april de uitslagen toegezonden.

In een der volgende jaren kan de kweker van elk ras, waarin hij enige cultuurwaarde ziet en waarin geen aantasting werd gezien bij het A.M.- en het Wrz. onderzoek 120 knollen naar de Heer MUNTINGA te Oostwold zenden. In twee opeenvolgende jaren zendt de Heer MUNTINGA vervolgens van deze rassen resp. 6 en 10 knollen naar de P.D. voor een toetsing te velde op een zeer zwaar met aardappelmoeheid besmet terrein.

De rassen, die eenmaal in het laboratorium en tweemaal te velde zijn onderzocht en steeds niet aangetast zijn bevonden, kunnen, evenals bij de wratziekte, voor een certificaat van onvatbaarheid in aanmerking komen." (Overgenomen uit een circulaire van de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen van maart 1956, P.D.6/5211.)

## HOOFDSTUK VIII

# ENKELE BESCHOUWINGEN IN VERBAND MET DE TEELT VAN TEGEN AARDAPPELMOEHEID RESISTENTE RASSEN

In dit hoofdstuk zullen enkele beschouwingen worden gegeven over het resistente materiaal, dat voor de veredeling wordt gebruikt. Achtereenvolgens zullen behandeld worden:

*a*) De schade, welke kan optreden in het resistente materiaal.
*b*) De lokwerking.
*c*) Fysiologische rassen van de parasiet.

### 8.1. DE SCHADE, WELKE KAN OPTREDEN IN HET RESISTENTE MATERIAAL

In het voorafgaande is reeds het verschijnsel besproken, dat de resistente AT's en ATT's gevoeligheid bezitten voor aardappelmoeheid. Met gevoeligheid wordt bedoeld, dat resistente planten schade ondervinden van de binnendringende larven, indien deze in grote aantallen voorkomen.

Over de omvang van de schade zijn nog geen voldoende gegevens bekend. De grond van het proefveld te Wageningen, waarop het verschijnsel werd waargenomen, was wel uitzonderlijk zwaar besmet (± 40000 levende eieren per 200 g luchtdroge grond). Vermoedelijk zal het zo zijn, dat ook bij lichte besmettingsgraden enige schade wordt aangericht, welke echter moeilijk zal kunnen worden aangetoond.

De vraag is, welke de consequenties voor de praktijk zullen zijn van deze gevoeligheid.

Op zeer zwaar besmet terrein zullen resistente rassen aanzienlijke schade ondervinden. Een grote afname van de opbrengst kan daarbij worden verwacht. Het verdient daarom aanbeveling om op zulke terreinen eerst enige jaren gewassen, welke niet worden aangetast te verbouwen, totdat de besmettingsgraad zodanig is afgenomen, dat een redelijke aardappelopbrengst verwacht mag worden.

Mijns inziens is de gevoeligheid in de omstandigheden, zoals deze in Nederland aanwezig zijn, geen groot bezwaar van de toekomstige resistente aardappelrassen. Immers door de Wet Bestrijding Aardappelmoeheid 1948 zijn de meeste besmette percelen al sedert jaren niet meer met aardappelen beteeld geweest. In de bouwvoor van die velden komen nu nog wel cysten voor, doch het aantal levende eieren zal nog maar zeer gering zijn. Schade van enige omvang behoeft dan ook niet te worden gevreesd. Na het inwerkingtreden van bovengenoemde wet zijn nog wel nieuwe gevallen van aardappelmoeheid gevonden. Men mag echter verwachten, dat deze reeds ontdekt werden vóórdat de besmettingsgraad in sterke mate was verhoogd, dank zij het nauwkeurige grondonderzoek.

### 8.2. DE LOKWERKING

Over de kwantitatieve kant van deze eigenschap is in hoofdstuk 5 reeds een en ander medegedeeld. Het bleek, dat de afname van het aantal larven in de grond groter was bij verbouw van resistente aardappelen dan bij de verbouw van stambonen.

Er is echter nog slechts weinig ervaring opgedaan. De in dit geschrift medegedeelde cijfers betreffen slechts één proefveld en gaan slechts over een periode van twee jaar.

Uit de praktijk bereikt mij wel eens de vraag, of het mogelijk zou zijn besmette grond door verbouw van resistente rassen eerder vrij van besmetting te maken dan door verbouw van gewassen, welke niet worden aangetast. De tijd zal het antwoord op deze vraag moeten geven. Mijns inziens zal de verbouw van resistente rassen dit tijdstip, niet in belangrijke mate vervroegen, zeker niet wanneer men het woord „vrij" te letterlijk opvat. De afname van het aantal levende eieren in de grond zou ook in het geval van jaarlijkse verbouw van resistente rassen wel eens min of meer asymptotisch kunnen verlopen. Dat wil zeggen, dat men in vier of vijf jaar wel een hoog percentage larven kwijt zal zijn, doch het zal veel langer duren voordat ook de laatste larven zijn vernietigd. In laatste instantie zal het om de vraag gaan, wanneer men een perceel vrij van aardappelmoeheid mag noemen. Het maakt b.v. een groot verschil, of dit het geval is, indien een grondmonster van 200 g luchtdroge grond geen levende eieren meer bevat, of pas wanneer b.v. een monster van 4000 g luchtdroge grond geheel vrij van levende larven wordt bevonden.

Het lijkt mij niet mogelijk met de thans ter beschikking staande gegevens uitsluitsel te kunnen geven over de waarde van de resistente rassen als vanggewas en zeker zal men met de beantwoording van de paradoxale vraag, of men in de toekomst door de teelt van aardappelen een perceel, dat besmet is, weer gezond kan maken, voorzichtig moeten zijn.

## 8.3. Fysiologische rassen van het aardappelcystenaaltje

### 8.3.1. *Het gedrag van de larven, voorkomende in de cysten, welke op de wortels van resistente planten zijn gevonden*

Uit het voorafgaande is gebleken, dat, hoewel de resistente planten de vermeerdering van de parasiet in de grond verhinderen, er toch nauwe betrekkingen tussen plant en parasiet bestaan.

Het feit, dat enkele wijfjes nog cysten vormen, heeft ons in het begin van het werk met een zekere ongerustheid vervuld. Weliswaar kan men gemakshalve aannemen, dat alle aaltjes genotypisch gelijk zijn en dat dus de wijfjes, welke cysten vormen, door allerlei omstandigheden zo fortuinlijk zijn geweest om nog nakomelingen voort te brengen. Doch even goed is het denkbaar, dat de aaltjes genotypisch verschillen, zodat de waardplant de genotypen, welke beter aangepast zijn aan de resistentie, de kans geeft zich sterk te vermeerderen.

De a priori niet uit te sluiten verwachting, dat de larven in de sporadisch op resistente planten tot ontwikkeling komende cysten genetisch beter aangepast zijn aan de omstandigheden, welke heersen in de wortels van de resistente planten, is vrij gemakkelijk te controleren. De op blz. 35 vermelde proef, waarin kleine verschillen in de graad van resistentie konden worden aangetoond tussen nakomelingen van het resistente nummer C.P.C. 1673, maakte dit mogelijk.

Zowel de knollen van de proefplanten, als de cysten, die op de wortels daarvan tot ontwikkeling waren gekomen, werden zorgvuldig bewaard. Daar de proef was verricht met cystenvrije grond en voor de infectie eiersuspensies waren gebruikt, moet de mo-

gelijkheid, dat de verzamelde cysten zich ontwikkeld hadden op de wortels van een andere plant, uitgesloten geacht worden.

In het daarop volgende jaar werd een infectieproef uitgevoerd, waarbij cysten, verzameld op de wortels van een bepaalde resistente kloon, als infectie-materiaal werden gebruikt in potten, gevuld met cystenvrije grond. Hierin werd een knol van dezelfde kloon geplant. Ter vergelijking werden knollen van dezelfde klonen opgekweekt in potten met cystenvrije grond, geïnfecteerd met even grote aantallen cysten, afkomstig van een perceel, waarop nimmer tevoren resistente aardappelen waren verbouwd.

Dezelfde proef werd genomen met andere cysten, welke op de volgende wijze waren verkregen. Enige jaren tevoren waren enkele cysten, aangetroffen op de wortels van resistente planten (C.P.C. 1685- en Potozi 7-nakomelingen), verzameld. Met deze werden het jaar daarop mono-cystcultures ingezet met een vatbaar ras als waardplant. Op deze wijze werd een vermeerdering verkregen van larven van het aardappelcystenaaltje, met mogelijk een genetisch bepaald vermogen om zich in resistente wortels te kunnen ontwikkelen. Ook met deze cysten werden infectie-proeven van dezelfde aard uitgevoerd en ook hier was steeds plantmateriaal in gebruik, zo nauw mogelijk verwant met dat, waarop de oorspronkelijke cysten waren gevonden.

In beide proeven werd niets waargenomen, dat leek op een sterke vermeerdering van de cysten, verzameld op de resistente planten. Zo er al van enige vermeerdering sprake was, bleek deze van dezelfde orde van grootte te zijn als die van de cysten, afkomstig van een perceel, waarop nimmer te voren resistente planten hadden gegroeid. (Tabel 8.1.)

Uit de resultaten van de proef, medegedeeld in tabel 8.1., kan de conclusie worden getrokken, dat larven in cysten op resistente planten aangetroffen, in hun vermogen om zich in zulke planten te vermeerderen, genetisch niet verschillen in van larven, welke bij de toetsing werden gebruikt.

Uit de cijfers van tabel 8.1. komt duidelijk naar voren het verschil in de graad van resistentie tussen de nakomelingen van de C.P.C.-nummers 1673 en 1685 en het nummer Potozi 7. Op het verschil tussen deze geniteurs is in hoofdstuk 5 reeds gewezen.

### 8.3.2. De genetische variabiliteit van het aardappelcystenaaltje

In het volgende zal slechts worden ingegaan op die verschillen, welke betrekking hebben op het vermogen van de parasiet om zich in resistent materiaal te vermeerderen.

*a*) De variabiliteit van het aardappelcystenaaltje in Nederland.

Uit het in de vorige paragraaf behandelde is wel gebleken, dat in de populatie, waarmede de planten werden geïnfecteerd geen fysiologische rassen voorkwamen, welke zich sterk in de resistente planten kunnen vermeerderen. Het is echter a priori zeker niet uitgesloten, dat in Nederland percelen voorkomen, waarin zich cysten bevinden, die wel tot zo'n fysiologisch ras behoren. Om hiervan een indruk te krijgen werden grondmonsters verzameld in de tien belangrijkste haarden van Nederland. Er werden geen verschillen geconstateerd in de mate van aantasting van enkele resistente klonen, welke werden getoetst op resistentie in potten, gevuld met grond afkomstig van bovengenoemde herkomsten.

TABEL 8.1. DE VERMEERDERING VAN CYSTEN, VERZAMELD OP DE WORTELS VAN RESISTENTE PLANTEN, VERGELEKEN MET DIE VAN CYSTEN, AFKOMSTIG VAN EEN PERCEEL, WAAROP NOG NIMMER EEN RESISTENTE AARDAPPEL WAS VERBOUWD

TABLE 8.1. *The multiplication of cysts collected from roots of resistant plants, compared with the multiplication of cysts derived from a field where never before a resistant potato variety had been grown. The genetical constitution of the infected plants as concerns resistance was the same as that of the plants on which the cysts were found.*

| Geïnfecteerde kloon (*Infected clone*) | Herkomst v. d. cysten (*Origin of the cysts*) | Aantallen cysten (*Numbers of cysts*) | |
|---|---|---|---|
| | | bij het begin v. d. proef (*at the beginning of the expt.*) | na afloop v. d. proef (*at the end of the expt.*) |
| Nakomelingen van C.P.C. 1673 (*Offspring of C.P.C. 1673*) | | | |
| (1673-24 × Libertas)-421 . . . . | (1673-24 × Libertas)-421 | 10 | 8 |
| (1673-24 × Libertas)-421 . . . . | (1673-24 × Libertas)-421 | 11 | 9 |
| (1673-24 × Libertas)-421 . . . . | Proefveld P.D. | 10 | 9 |
| (1673-24 × Libertas)-421 . . . . | Proefveld P.D. | 10 | 9 |
| (Record × 1673-18)-58 . . . . . | (Record × 1673-18)-58 | 9 | 5 |
| (Record × 1673-18)-58 . . . . . | (Record × 1673-18)-58 | 9 | 7 |
| (Record × 1673-18)-58 . . . . . | Proefveld P.D. | 9 | 9 |
| (Record × 1673-18)-58 . . . . . | Proefveld P.D. | 9 | 7 |
| (Record × 1673-20)-3 . . . . . | (Record × 1673-20)-3 | 13 | 7 |
| (Record × 1673-20)-3 . . . . . | (Record × 1673-20)-3 | 17 | 14 |
| (Record × 1673-20)-3 . . . . . | Proefveld P.D. | 10 | 12 |
| Nakomelingen van C.P.C. 1685 *Offspring of C.P.C. 1685*) | | | |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-1)-1 | 20 | 35 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-1)-1 | 20 | 26 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-4)-1 | 20 | 29 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-4)-1 | 20 | 38 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-4)-2 | 8 | 11 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-4)-2 | 8 | 10 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-4)-3 | 14 | 22 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | (Alpha × 1685-4)-3 | 14 | 27 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | Proefveld P.D. | 10 | 16 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | Proefveld P.D. | 10 | 24 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | Proefveld P.D. | 20 | 29 |
| (Saskia × 1685-15)-1 . . . . . | Proefveld P.D. | 20 | 38 |
| Nakomelingen van Potozi 7 (*Offspring of Potozi 7*) | | | |
| (Aquila × Potozi 7)-45 . . . . . | (S.V.P. 49480 × Potozi 7)-1 | 20 | 63 |
| (Aquila × Potozi 7)-45 . . . . . | (S.V.P. 49480 × Potozi 7)-1 | 40 | 93 |
| (Aquila × Potozi 7)- 7 . . . . . | (S.V.P. 49480 × Potozi 7)-1 | 20 | 66 |
| (Aquila × Potozi 7)- 7 . . . . . | (S.V.P. 49480 × Potozi 7)-1 | 20 | 31 |
| (Aquila × Potozi 7)-16 . . . . . | (S.V.P. 49480 × Potozi 7)-1 | 20 | 74 |
| (Aquila × Potozi 7)-16 . . . . . | Proefveld P.D. | 40 | 71 |
| (Aquila × Potozi 7)-16 . . . . . | Proefveld P.D. | 40 | 93 |
| (Aquila × Potozi 7)-23 . . . . . | Proefveld P.D. | 20 | 41 |
| (Aquila × Potozi 7)-23 . . . . . | Proefveld P.D. | 20 | 43 |
| (Aquila × Potozi 7)-23 . . . . . | Proefveld P.D. | 20 | 64 |
| (Aquila × Potozi 7)-23 . . . . . | Proefveld P.D. | 20 | 75 |

*b*) De variabiliteit van het aardappelcystenaaltje in de reeds ontdekte haarden van West-Europa.

Het door ELLENBY ontdekte *S. andigenum*-nummer C.P.C. 1673 of wel resistente nakomelingen hiervan, werden getoetst op resistentie in Engeland, Schotland, West-Duitsland en Oost-Duitsland.

Van de Engelse en Schotse onderzoekers was mij, door mondelinge mededeling bekend, dat zij de toetsing hebben uitgevoerd met besmette grond van verschillende, ver van elkaar gelegen haarden.

Pas in 1956 werd door de Schotse onderzoekers gepubliceerd, dat zij in een stadstuin cysten hadden gevonden, welke larven bevatten, die zich op de resistente nakomelingen van C.P.C. 1673 sterk kunnen vermenigvuldigen (Jaarverslag 1956 Scottish Plant Breeding Institute).

Dit is de eerste vermelding van een vondst, waaruit blijkt, dat fysiologische rassen van het aardappelcystenaaltje voorkomen.

*c*) De variabiliteit van het aardappelcystenaaltje in Zuid-Amerika.

Vanaf 1910 is de parasiet in vele landen van Europa ontdekt. Eerst kortgeleden is gebleken, dat het aardappelcystenaaltje zeer verspreid voorkomt in sommige Zuidamerikaanse landen (20), met name in Peru (2) en in Bolivia (3).

Zo vond TOXOPEUS (50) bij zijn bezoek aan Peru, in het voorjaar van 1955, dat de aardappelmoeheid daar zeer verspreid aanwezig is. De schade, door de parasiet veroorzaakt, blijkt echter gering, omdat de bevolking een vruchtwisseling toepast, waarin de aardappel veel minder dan eenmaal in de drie jaar wordt opgenomen. Deze vruchtwisseling dateert vermoedelijk nog uit de tijd van de Inca's. In hoeverre in een ver verleden het aardappelcystenaaltje hier reeds aanwezig was en de bevolking door schade en schande geleerd heeft de oogstderving als gevolg van de ziekte te beperken door een ruime vruchtwisseling, is moeilijk na te gaan, omdat ook andere kwalen tot dit gebruik kunnen hebben geleid.

Het blijkt nu, dat in de oude woongebieden van de Inca's het aardappelcystenaaltje zeer verspreid is (51). Het lijkt mij niet zeer gewaagd te veronderstellen, dat in deze gebieden van Zuid-Amerika ook het genencentrum van het aardappelcystenaaltje is gelegen. Indien deze veronderstelling juist is, zal de genetische variabiliteit van de parasiet hier veel groter zijn dan in West-Europa.

De verspreiding van de parasiet over West-Europa zou dus moeten zijn begonnen door enkele cysten, geïmporteerd uit Zuidamerikaans grondgebied. Deze import heeft misschien eenmaal, doch kan ook meermalen hebben plaatsgevonden. De herkomst van de geïmporteerde cysten kan zowel een bepaald gebied zijn, alsook enkele, ver uit elkaar gelegen gebieden.

Dat de variabiliteit van het aardappelcystenaaltje in Peru groter is dan eerst werd gedacht, mag uit het volgende blijken.

Dank zij de samenwerking met Zuidamerikaanse onderzoekers was het mogelijk enkele resistente nakomelingen van C.P.C. 1673 in Peru te laten onderzoeken in grond van verschillende delen van dit land afkomstig. Het onderzoek werd door Ir. S. SIMON van het Estacion Experimental Agricola De La Molina op zeer zorgvuldige manier uitgevoerd (41). Hij plantte knollen uit in potten, gevuld met besmette grond afkomstig van Arequipa en Maco Farm, prov. Tarma. De planten, opgroeiend in de grond van Arequipa stierven tengevolge van een sterke Fusarium-aantasting. Bij de beoor-

deling van het plantmateriaal, dat in de grond van Maco Farm opgroeide, bleek, dat al dit door ons resistent bevonden materiaal, sterk met cysten was bezet. De conclusie, die men uit deze proef kan trekken, kan slechts deze zijn, dat er in Peru tenminste op één plaats aardappelcystenaaltjes worden aangetroffen, welke onze resistente 1673-nakomelingen sterk kunnen aantasten. Men zou de tegenwerping kunnen maken, dat plant en parasiet onder geheel andere omstandigheden leven. Echter niemand zal van ons mogen verwachten, dat wij deze proeven in Nederland zouden nemen, omdat we daarvoor de parasiet hier zouden moeten importeren.

Uit het hierboven behandelde blijkt dus wel, dat er zeker rassen van het aardappelcystenaaltje voorkomen, welke onze resistente nummers sterk kunnen aantasten en zich in de wortels daarvan aanzienlijk kunnen vermeerderen. Hoeveel rassen er zijn en hoe groot hun verspreidingsgebied is, kan nog niet met grove benadering worden gezegd; onze feitenkennis is daarvoor veel te gering.

Zeer algemeen geredeneerd kan wel gesteld worden, dat de kans op de aanwezigheid van fysiologische rassen, bijv. in ons land, in sterke mate afhankelijk is van de wijze, waarop de ziekte hier is binnengedrongen en verspreid.

Gelet op de wijze van verspreiding van deze bodemparasiet, treedt een vermindering van de genetische variabiliteit op, naarmate hij verder van het genencentrum is verwijderd.

Aangenomen mag worden, dat de variabiliteit in Zuid-Amerika groter is dan in West-Europa; mogelijk is ook dat de variabiliteit in het gebied van West-Europa, dat het eerst van Zuid-Amerika uit werd geïnfecteerd, groter dan in die landen, welke later van deze eerste haard in Europa uit werden besmet.

Behalve de wijze van verspreiding, is voor een beoordeling van de mate van variabiliteit, ook van belang de manier, waarop het aardappelcystenaaltje zich voortplant, met name of deze geslachtelijk dan wel parthenogenetisch is.

Merkwaardig genoeg is tot nu toe geen enkele publicatie verschenen over dit zo belangrijke onderwerp. De ongeveer gelijke aantallen mannetjes en wijfjes en het feit, dat een enkele maal copulatie is waargenomen, maken het waarschijnlijk, dat geslachtelijke voortplanting voorkomt. De grote variabiliteit, welke men in het planten- en dierenrijk kan waarnemen, wanneer er kruisbevruchting optreedt, doet vermoeden, dat ook bij het aardappelcystenaaltje de variabiliteit groter zal zijn bij geslachtelijke voortplanting dan bij parthenogenese. Evenwel behoeft deze variabiliteit nog geen betrekking te hebben op het vermogen om zich in bepaalde planten sterk te vermeerderen.

Zeker mag niet uit het oog worden verloren, dat bij een bodemparasiet, die aan een zeer kleine omgeving is gebonden, het probleem anders ligt dan bij dieren, die zich over grote afstanden kunnen bewegen of bij planten, waarvan het stuifmeel over grote afstanden kan worden vervoerd.

Herhaaldelijk is de vraag gesteld, of de resistentie van blijvende aard zal zijn of dat na korte of lange tijd de resistente rassen weer even sterk zullen worden aangetast en een even sterke vermeerdering van de parasiet zullen geven als de tegenwoordige vatbare rassen.

Uit de voorafgaande theoretische beschouwingen is wel gebleken, dat het antwoord op deze vraag vooraf niet is te geven. Men kan hierbij de volgende mogelijkheden onder de ogen zien.

1) In Nederland komen op enkele plaatsen fysiologische rassen voor, welke onze resistente rassen sterk kunnen aantasten en hierop rijkelijk cysten vormen.

De kans, dat zulks inderdaad het geval zal zijn, acht ik niet groot, omdat de aaltjes van een tiental haarden in Nederland zich alle gelijk gedroegen.

2) In cystenpopulaties komen naast de normale Heterodera's enkele exemplaren voor, welke genetisch in staat zijn zich sterk te vermeerderen in de resistente aardappelrassen. In een dergelijk geval zouden deze fysiologische rassen in de resistente aardappelen misschien gedeeltelijk de concurrentie missen van de andere en zich sterk kunnen gaan vermeerderen, zodat na enige tijd de resistentie ogenschijnlijk zou zijn verdwenen.

Tot nu toe is er geen enkele aanwijzing gevonden, dat zoiets gebeurt. Bovendien zouden deze fysiologische rassen zich niet sterk kunnen vermeerderen, wanneer men vasthoudt aan de bepaling, dat ten hoogste eenmaal in de drie jaren aardappelen mogen worden geteeld op een bepaald terrein.

3) Als derde mogelijkheid blijft over de mutatie (49). Het lijkt mij niet raadzaam te vervallen in speculatieve beschouwingen over de vraag of de kans op mutatie groter of kleiner wordt, wanneer de aaltjes leven op resistente rassen. Wij komen dan op het gevaarlijke terrein van de aanpassing met zijn vele aspecten, waarbij onmiddellijk ook de vraag van de voortplanting om de hoek komt.

Ik wil volstaan met er op te wijzen, dat de geringe vermeerdering van de aaltjes, wiskundig beschouwd, de kans op een mutatie verkleint, doch dat in geval een mutatie zou ontstaan, welke beter aangepast is aan de resistente plant, de omstandigheden voor vermeerdering misschien wel gunstig zijn.

### 8.4. Enkele richtlijnen voor de praktijk bij de verbouw van resistente rassen

In het voorafgaande werd reeds medegedeeld, dat thans hoogstens eenmaal in drie achtereenvolgende jaren op hetzelfde terrein aardappelen mogen worden geteeld. Academisch beschouwd zal het nog doelmatiger zijn deze periode te verlengen tot vier of vijf jaar.

Wat de resistente rassen betreft, ben ik van oordeel, dat men in de toekomst deze drie jaar althans voorlopig zal dienen te handhaven. Hierdoor zou men kunnen bereiken, dat een eventueel optredend nieuw fysiologisch ras geen kans zou krijgen zich zodanig uit te breiden, dat gevaar voor de teelt zou ontstaan.

Bij de bespreking van de mogelijkheden van de aanwezigheid van gevaarlijke fysiologische rassen, mogen wij echter niet de werkelijkheid uit het oog verliezen. Voor zover bekend, is er in Nederland slechts één zo'n ras en hiertegen is resistentie gevonden.

De voordelen van de aanwezigheid van tegen aardappelmoeheid resistente rassen kunnen als volgt worden samengevat:

1) Resistente rassen maken het weer mogelijk, dat op alle Nederlandse bedrijven, zonder uitzondering, aardappelen verbouwd zullen kunnen worden.

2) Resistente rassen zullen op besmette velden geteeld kunnen worden zonder gevaar voor vermeerdering van de parasiet.

3) Resistente rassen zullen belangrijk kunnen meehelpen om verdere verspreiding van de parasiet tegen te gaan.

4) Resistente rassen zouden aan het Nederlandse pootgoed een voorsprong geven op buitenlandse concurrenten bij de export van pootgoed.

Het kweken van resistente rassen maakt wel de verbouw op besmet verklaard terrein weer mogelijk, doch mag geen aanleiding zijn om de waakzaamheid tegen uitbreiding van de ziekte en het optreden van nieuwe fysiologische rassen te verliezen. Of en zo ja in welke gevallen men ontheffing zou kunnen verlenen van de verplichting, dat men op een perceel pas na twee jaar weer aardappelen mag telen, zal m.i. alleen kunnen worden beoordeeld, indien men over de gegevens van langjarige proeven in de praktijk beschikt. Voorzichtigheid op dit punt lijkt mij voorlopig zeer raadzaam.

## SUMMARY

### Breeding for resistance to the Potato Root Eelworm *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER.

#### 1. THE LIFE CYCLE AND THE CONTROL OF THE POTATO ROOT EELWORM *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER

A short description is given of the life cycle of the potato root eelworm, of the disease symptoms and of the damage caused by this parasite. Since *Heterodera rostochiensis* is a typical soil-borne parasite and because moreover the eggs are very well protected by the cyst wall which is resistant to a variety of influences, a direct control of the potato root eelworm by the application of chemical or physical means is extremely difficult. So far no effective means have been found.

In the Netherlands a method of indirect control is applied. It is executed under the Potato Sickness Control Act 1948.

The most important regulations are:

1. Potato growing on infested soils is prohibited.
2. Restriction of potato growing by crop rotation.

Potatoes are allowed to be grown on one and the same field at most once in three years.

These measures have indeed led to the results aimed at, viz. prevention of the further spread of the disease, but in some areas they have had a considerable effect on social and economic rural life and they are far from popular. The annual cost of enforcing observance of the regulations amounts to at least 200,000 pounds.

In order to secure a more direct control of potato sickness, a Research Team for the Control of the Potato Root Eelworm was established in 1951. The present writer, scientific officer at the SVP (Foundation for Agricultural Plant Breeding), has been entrusted with the task of breeding resistant varieties.

#### 2. TESTING FOR RESISTANCE

In all the investigations described in this paper the following method of testing for resistance has invariably been used.

Potato seedlings are sown in seed trays in the normal way. When they are some 5 cm high they are transplanted into pots of 8 cm diameter, filled with non-infested soil. When they are growing well and are sufficiently rooted, they are transplanted into pots of 16 cm diameter, filled with soil derived from an infested field. This soil is of course thoroughly mixed beforehand.

The roots are examined 6 to 8 weeks later. The best time for this procedure is when the cysts have turned yellow or orange. This time can easily be established by including in the trial a few susceptible plants. The root balls are removed from the pots and their exterior, with the visible part of the root system, is examined for the presence of cysts. According to the symptoms the plants are then classified as follows:

1. No cysts.
2. Very slight attack (1–5 cysts).
3. Slight attack (6–20 cysts).
4. Moderate attack (more than 20 cysts).
5. Heavy attack.

Seedlings of the first three classes may have a certain degree of resistance. In order to ascertain this resistance with certainty it is necessary to raise clones of such plants; the same genotype can then be examined in a number of specimens. Tubers can be used for the production of clones; another procedure is to cut stems into pieces and to allow them to develop roots. Because most of the seedlings will be susceptible and these plants can be recognized at a glance, large numbers can be examined in a short time.

In testing the seedlings the following error may be made. A susceptible plant can be classified as resistant because at the time of examination no cysts are visible on the roots. The cause is mostly that the plant has formed roots later than the majority of the other plants included in the test. In order to avoid this error as much as possible it is advisable to put the non-attacked plants back into the pots and examine them again some weeks later. This possibility of putting plants back into the pots is one of the advantages of this testing method. They are hardly damaged by this procedure.

### 3. Investigation of the occurrence of resistance to the potato root eelworm in tuber-forming species of the genus *Solanum*

A survey is given of the work already done in this field.

All varieties of *S. tuberosum* examined so far appear to be susceptible.

The first research worker to carry out a systematic search for resistance in wild tuber bearing species of the genus *Solanum* was Ellenby. He found a high degree of resistance in *S. ballsii* and later in five lines of *S. andigenum*. However, he did not publish this result until it had been confirmed by investigations at Wageningen. Mai and Petterson discovered resistance in *S. sucrense*, Goffart and Ross in some lines of *S. andigenum* and *S. famatinae*.

In my investigations thousands of plants were tested for resistance (see section 3.2.1. of the Dutch text).

Resistance was only found in:

*a.* The above-mentioned *S. andigenum*-lines (C.P.C. 1595, 1647, 1673, 1685, 1690 and 1692).

*b.* A *S. andigenum*-number called Potozi 7.

*c.* Certain types of *S. macolae* and *S. famatinae*.

*d.* Some numbers in the collection of Toxopeus (Wageningen). This collection comprises some 900 numbers, collected in Peru and Bolivia.

At first mostly *S. ballsii*- and *S. sucrense*-crosses were examined but it appeared that the inheritance of the resistance could not be explained by assuming a simple hypothesis. After discovering the resistance in the above-mentioned *S. andigenum*-lines the investigation of the resistance in *S. ballsii* and *S. sucrense* was largely discontinued in order to give more attention to breeding for resistance by utilizing the resistant *andigenum*-lines.

It is obvious why this material was given preference. *S. andigenum* is closely related to *S. tuberosum*; both are tetraploid. The scheme of inheritance of the resistance appeared to be very simple and the seedlings of the $F_1$-generation of the crossing *andigenum* × *tuberosum* could easily be classified in two categories, viz. susceptible and resistant.

## 4. The inheritance of the resistance

In 1952 for the first time large numbers of resistant *andigenum*-seedlings (viz. the numbers C.P.C. 1673 and 1685) could be intercrossed and crosses could also be made between the above seedlings and susceptible varieties. The flowers used for the artificial pollination were emasculated but not bagged. In the following year seedlings were raised which were tested for resistance according to the method described in chapter 2. The observed numbers of susceptible and resistant plants in the sowings derived from intercrosses of resistant *andigenum*-seedlings are listed in table 4.1.

The explanation of the observed segregations in resistant and susceptible was based on the hypothesis that resistance is due to one dominant gene H and that the tetraploid inheritance scheme can be applied.

After arranging the sowings of table 4.1. according to the genotypes of the crossing partners it appears that the results can be very satisfactorily explained by the above hypothesis. (Table 4.2.)

All seedlings derived from C.P.C. 1673 were very easy to classify. Some cysts were found only on a small number of resistant plants. This was quite different in the case of the seedlings of C.P.C. 1685. In this case a larger number of plants with some cysts occurred among the resistant specimens, so that it was sometimes difficult to assess correctly. (Table 4.4.)

In close agreement with the hypothesis, we found in the sowings of crosses between resistant *andigenum*-plants and susceptible varieties segregation ratios of 5 : 1 and 1 : 1 for the proportion of ..resistant" to „susceptible", according as the resistant parent was duplex or simplex. (Table 4.5) From the table it appears that the results of 1953 are not so favourable as those of 1954. An excess of susceptible plants was found. Since on further investigation very satisfactory segregation ratios were always found, I am of the opinion that the excess of susceptible plants can be explained by spontaneous cross pollination. (The flowers were not bagged after castration.) In 1952 this may have taken place on a larger scale than in 1953, the years when the seeds were produced and from which the seedlings developed which were tested in 1953 and 1954 respectively.

Entirely in agreement with the hypothesis 5:1 and 1:1 segregations were also found in the first and second backcross-generation. (Tables 4.8 and 4.9) A reduction of the degree of resistance by repeated backcrossing could not be ascertained, which can be considered to be of the utmost importance for potato breeding.

An investigation was also made into the inheritance of the resistance occurring in the *S. andigenum*-number Potozi 7. It appeared that the $F_1$-seedlings from the crossing of this number with susceptible *tuberosum*-varieties could be classified in three categories:

1. The class of the resistant seedlings: only a few cysts could be observed on the root surface.

2. The class of the susceptible plants: large numbers of cysts could be observed on the root surface.
3. The class of the intermediate seedlings: the symptoms displayed by these plants were such as not to justify including them either in class 1 or class 2.

Among the resistant seedlings there were none entirely free from cysts. The degree of resistance of Potozi 7 is therefore lower than that of C.P.C. 1673 and 1685. The approximately equal numbers of seedlings in the classes 1 and 2 suggest that the resistance of Potozi 7 is due to one major gene. (Table 4.9.)

On testing small lots of seedlings of different *andigenum*-origin symptoms were observed which can only be explained by attributing a certain degree of resistance to such plants, which, however, is lower than that occurring in the numbers C.P.C. 1673 and 1685. (Table 4.10) Considering these results it seems reasonable to assume different degrees of resistance in the species *S. andigenum*. It must therefore be considered as by no means out of the question that in the future more *andigenum*-numbers will be found with a still higher degree of resistance than that occurring in C.P.C. 1673.

With the aid of pot-experiments it was possible to demonstrate that resistant offspring of C.P.C. 1673, on which a few cysts were observed, may possess a slightly smaller degree of resistance than the resistant plants which appear to be entirely free from cysts (on inspection of the surface of the rootball). Since on every resistant plant a few cysts are to be found, it may be that by chance a few cysts are observed on examination. Plants with a few cysts therefore need not possess a genetically determined lesser degree of resistance. (Table 4.11)

A closer genetic explanation for these small fluctuations in the degree of resistance is not given, as insufficient data are available.

An indication was obtained for the occurrence of double reduction in the case of the potato.

## 5. The nature of the resistance

It was shown in an experiment that resistant *andigenum*- and resistant *andigenum-tuberosum* plants secrete a root substance which induces the larvae of the potato root eelworm to hatch from the cysts.

No difference could be ascertained in the hatching effect of this fluid derived from resistant and susceptible *andigenum-tuberosum* plants.

Larvae of the potato root eelworm appeared to penetrate into the roots of resistant plants in large numbers. (Plants, derived from C.P.C. 1673 and 1685). No difference could be found in the numbers of larvae penetrating into the roots of susceptible and resistant plants of the same crossing.

The development of the invading larvae was studied with the aid of the Waring-Blendor technique. It appeared that a slight degree of development of the larvae is possible. Mature males were fairly often found, but no females containing eggs. However, a few females may mature, since in pot experiments it was found that on all the resistant seedlings which were included in the experiment a few cysts occurred, provided that the degree of infection of the pots was high enough. The number of eggs in these cysts is certainly not exceptionally low. Cysts were found with 80–300 eggs.

That more males than females reach maturity can perhaps be explained by the fact

that males, after a short sojourn in the roots, begin to moult and then stop feeding, according to O'BRIEN. The females also moult a few times, but it is assumed that they go on feeding. Consequently they are far more dependent on the environment in the roots of the resistant plants than the males. A certain development of the parasite in the roots of the resistant offspring of C.P.C. 1673 is therefore possible.

The nature of the resistance is still not explained. In graftings of resistant sprouts on susceptible rootstocks and vice versa no influence of the rootstock on the scion was found. In a field trial it appeared that if large numbers of larvae penetrate into the roots of resistant plants the latter are fairly severely damaged: resistant plants are therefore undoubtedly sensitive to the potato root eelworm.

## 6. THE INFLUENCE OF THE RESISTANT POTATO CROP ON THE CYST POPULATION OF THE SOIL

First a survey is given of the quantities used as standards for measuring the degree of infestation of the soil. For the methods employed the publications listed in the literature references concerning the subject should be consulted.

For measuring the contents of the cysts a new method is described.

This is a variant of the homogenisator-method, introduced by BIJLOO. Use is made of a homogenisator tube fitted with a piston made of plastic. The cysts are put into the tube which has been dried thoroughly beforehand, a little water is added and the piston is then put into the tube and turned round carefully by hand for some time until all the cysts have collapsed. (To be checked by holding it up to the light). This is achieved within half a minute. No statistically reliable differences could be found between the results of content measurements when this method was applied as against the method of BIJLOO when carried out with cyst samples from the same population.

Resistant potato varieties descended from C.P.C. 1673, when grown on infested soil, can

*a.* partly hatch the old cysts which are already there
*b.* possibly form a few new cysts and eggs.

It is proposed to call resistant only those plants which, when grown on infested soil, hatch more larvae from the cysts than fresh larvae are produced in the cysts on the roots. (It is pointed out that this definition only holds for plants growing in soil of which the degree of infection is not so high that the carrying power of the crop is exceeded). This is demonstrated by means of a pot experiment with seedlings of the crossing Potozi 7 × *S. tuberosum*. (Table 6.1.)

In order to ascertain the influence of the growing of resistant potatoes on the degree of infection a field test was carried out on infested soil.

The following specimens were investigated (in 5 replications):

*a.* a susceptible crop; the potato variety Libertas.
*b.* an immune crop (haricot beans),
*c.* a resistant crop. (A mixture of clones was used because at that stage of the breeding work on insufficient number of tubers of one clone was as yet available).

In the second year of the test the susceptible potato variety was not included because the degree of infestation of these plots had increased to such an extent that a failure had

to be expected. Haricot beans were grown on three of the five vacant plots; on the remaining two, resistant potatoes. In the second year of the test resistant potatoes were thus grown on plots with a very high as well as on plots with a very low degree of infestation. It could now be clearly seen that the resistant crop suffered considerable damage from the numerous larvae penetrating into the roots, on the plots with a high degree of infection. (See photograph 5.)

The variations in the eelworm-population in the course of years are presented in table 6.2. and plotted in the graphs 6.2. and 6.3.

It is clear that after growing of the resistant crop the degree of infestation had decreased more than after growing the immune crop of beans.

However the results are of relative value. Not only because the test relates to a limited interval of time and to one type of soil, but also because in the test a mixture of clones was used. The last-mentioned objection does not seem to be of much importance, however: an impression was gained of the average degree of inducement of hatching to be obtained by growing resistant potato varieties. The tests should be repeated on different types of soil and with different crops and resistant potato varieties.

## 7. The breeding of resistant potato varieties for practical use

From the foregoing it appears that

1. *S. andigenum*, like *S. tuberosum*, is tetraploid and that the two species are very closely related also in other respects. The interspecific crossing presents no difficulties.
2. Many potato varieties of Peru and Bolivia belong to the species *S. andigenum*.
3. The resistance found in C.P.C. 1673 and a few other *andigenum*-lines is inherited dominantly and monogenically.
4. Classification of the seedlings in resistant and susceptible in the $F_1$ and in the further backcross-generations presents no difficulties.

For all these reasons a comprehensive breeding programme was carried out, aiming at the creation of potato varieties resistant to the potato root eelworm. The object of obtaining rapid economic results has been the reason why great attention was paid to C.P.C. 1673, more than to other numbers which were found to be resistant. However, it remains desirable to search for new resistant forms in order to reduce the risk of unpleasant surprises in the future.

The breeding work has been carried out on the basis of the method of repeated backcrossing. Considering the inheritance of the resistance it is not difficult to raise large numbers of resistant seedlings. However, the search for a combination between resistance and as many favourable properties as possible is a very difficult task. In connection with the prevailing legal regulations any new variety in the Netherlands has to be resistant to wart disease. The possibility of combining resistance against this disease and potato sickness with *Phytophthora infestans*-resistance seems feasible. It should be taken into consideration, however, that any property to be bred additionally into a variety reduces the chances of finding such a variety.

It was not attempted to make as many backcrosses as possible in a very short time. Seedlings were sought which, apart from resistance, also possessed very good proper-

ties in other respects. As many crosses as possible were made with those seedlings.

In conformity with the principles of the Foundation for Agricultural Plant Breeding, breeding material with possible *Heterodera*-resistance was already at an early stage issued to Dutch breeders. In 1954 a total of 60,000 first-year seedlings with „*andigenum*-blood" were grown by all these breeders. This number was increased in later years.

It stands to reason that for the backcrossings with susceptible varieties only resistant seedlings are suitable. The breeding work is carried out on healthy soil since every breeder naturally wants to keep his land free from the disease. Besides, the growing of potatoes on infested soil is prohibited in the Netherlands by virtue of an Act. In order to help the breeders all the material selected by them is tested for resistance by a central institution (Plant Protection Service, Wageningen). This testing must be carried out in winter. It appeared that this testing presented no difficulties due to the winter-dormancy of the parasite. Susceptible plants are attacked to such a degree that a fairly reliable separation between resistant and susceptible seedlings was possible. It appeared that 5–8 % of the non-attacked numbers in this test was nevertheless susceptible. This error occurs when single specimens of the seedlings are examined; by testing with two or, better still, with three specimens the error will be considerably reduced.

## 8. Some considerations in connection with the cultivation of potato-varieties resistant to potato sickness

### *a. The damage caused by the invading larvae*

From the results of a trial field it was evident that resistant potato varieties when grown on infested soils are damaged by the penetrating larvae. If the degree of infection is very high, a considerable reduction in crop yield may occur.

It is therefore recommended to wait with the growing of resistant varieties on heavily infested soils until the degree of infestation has decreased so far that a reasonable potato crop may be expected.

In the Netherlands heavily infested fields practically do not occur since the Potato Sickness Control Act prohibits the cultivation of potatoes on infested fields. This Act came into force as early as 1949.

### *b. The hatching factor*

A discussion is given on the hatching factor of the resistant potatoes. The question whether infested soils can be disinfected by growing such varieties cannot be answered with certainty until more details are available.

### *c. Physiological races of the potato root eelworm*

It was investigated whether the cysts that are developed sporadically on the roots of resistant plants contain larvae which can develop normally on these plants. For that purpose such cysts were collected and subjected to infection experiments. The infected plants belonged to the same clone as that on which the cysts were found. The multiplication rate of these cysts was compared with that of cysts collected on a field on which resistant potatoes had never been grown before. No difference in the degree of

multiplication of the two types could be found. (Table 8.1.). The result of this experiment therefore does not indicate that the females which can develop into a cyst in the roots of resistant plants contain eggs from which the larvae can multiply greatly in the resistant plants.

It was thought possible that in the Netherlands races of the parasite may occur locally which can multiply greatly in resistant plants, but it appeared that in the twelve most important foci no differences occurred in this respect.

We had an oppotunity of having a number of resistant offspring of C.P.C. 1673 tested at the Estacion Experimental Agricole de la Molina in Peru. Tubers of these numbers were planted there in pots filled with infested soil derived from different regions. It appeared that all the resistant numbers were severely attacked by the potato root eelworms occurring in the soil of „Maco Farm" in the province of Tarma.

The conclusion to be drawn from this test is therefore that in Peru at least in one place a race of the parasite occurs which differs from that occurring in the Netherlands.

A detailed discussion is devoted to the possibility of importation of the parasite and of different races from these regions in South-America into Western Europe and hence into the Netherlands. (In the meantime it has appeared that in Scotland an aggressive race of the parasite has been found in some places.[1] This race can multiply greatly in resistant potato varieties derived from C.P.C. 1673.

Such races can certainly also originate by mutation, but this problem is not discussed in connection with the few exact data on the propagation and the cytology of the potato root eelworm.

The advantages of resistant varieties for the Netherlands can be summarized as follows:

1. The growing of potatoes will be possible again on all farms.
2. Resistant varieties can be grown without the danger of multiplication of the parasite.
3. Resistant varieties will be able to contribute greatly to checking a further spreading of the parasite.
4. Considering the considerable export of seed potatoes, the breeding of resistant potato varieties would also be important to foreign countries.

It is advised provisionally to maintain the restriction of growing potatoes on the same field which is legally regulated in the Netherlands, in view of the possible occurrence of physiological races of the parasite.

[1] Article by J. M. DUNNET in Euphytica 6 (1957), in print

# LITERATUUR


1. ANONYMUS, Gevolgen van de Wet Bestrijding Aardappelmoeheid in het Veenkoloniale gebied De Krim (Ov.). Meded. Rijksland-bc. O-Overijsel (1953).
2. BAXAN DE SEGURA, C., More about the golden nematode in Peru. The Plant Disease Reporter **37** (1953): 326.
3. BELL, F. H. and ALANDIA, B. SEGUNDO, Golden nematode and other potato diseases in Bolivia. Plant Disease Reporter **39** (1955): 407.
4. BRANDE, J. VAN DEN, KIPS, H. J., D'HERDE, J. en VAN MOL, L., Onderzoek van aardappelvariëteiten en van Amerikaanse *Solanum*-soorten in verband met het aardappelcystenaaltje, *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER. 1e Mededeling. Mededelingen v. d. Landbouwhogeschool en de Opzoekingsstations van de Staat te Gent **17** (1952): 51–59.
5. BIJLOO, J. D., A new method for estimating the cyst content of the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER. Journal of Helminthology **28** (1954): 123–126.
6. BIJLOO, J. D., Een eenvoudige methode voor het bepalen van de inhoud van grote aantallen cysten van *Heterodera*-soorten. Mededelingen v. d. Landbouwhogeschool en de Opzoekingsstations van de Staat te Gent **20** (1955): 291–300.
7. CHITWOOD, B. G. and BUHRER, E. M., The life history of the golden nematode of potatoes *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER, under Long Island, New York, conditions. Phytopathology **36** (1946) no. 3.
8. DEN OUDEN, H., Het bietencystenaaltje en zijn bestrijding. I. Methoden te gebruiken bij het onderzoek naar kunstmatige en natuurlijke lokstoffen. Mededelingen v. h. Instituut voor Rationele Suikerproductie **24** (1954).
9. ELLENBY, C., Susceptibility of South American tuber-forming species of *Solanum* to the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER. The Emp. J. of Exp. Agric. **13** (1954): 158–168.
10. ELLENBY, C., Resistance to the potato-root eelworm. Nature **162** (1948): 704.
11. ELLENBY, C., Resistance to the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER. Nature **170** (1952): 1016.
12. ELLENBY, C., Tuber forming species and varieties of the genus *Solanum* tested for resistance to the potato-root eelworm. (*Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER). Euphytica **3** (1954): 195–202.
13. FENWICK, D. W., Methods for recovery and counting of cysts of *Heterodera schachtii* from soil. J. of Helminthology **18** (1940): 155–172.
14. FENWICK, D. W., Investigations on the emergence of larvae from cysts of the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis*. Technique and variability. J. of Helminthology **23** (1949): 157–170.
15. FENWICK, D. W., The estimation of the cyst contents of the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis*. J. of Helminthology **26** (1952): 55–68.
16. FENWICK, D. W. and REID, E., Seasonal fluctuations in the degree of hatching from cysts of the potato-root eelworm. Nature **171** (1953): 47.
17. GEMMEL, A. R., The resistance of potato varieties to *Heterodera schachtii* SCHMIDT, the potato-root eelworm. Ann. of Appl. Biology **30** (1948): 67–70.

18. GOFFART, H., Neue Wirtspflanzen von *Heterodera schachtii* SCHMIDT. Z. für Pflanzenkrankheiten **46** (1936): 359–364.
19. GOFFART, H., Resistenzprüfung von Kartoffelsorten gegenüber *Heterodera schachtii* SCHMIDT. Der Züchter **11** (1939): 123–130.
20. GOFFART, H., Die Heimat des Kartoffelälchens. Der Kartoffelbau **3** (1952): 86.
21. GOFFART, H. und ROSS, H., Untersuchungen zur Frage der Resistenz von Wildarten der Kartoffel gegen den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER). Der Züchter **24** (1954): 193–202.
22. GOODEY, T., Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Technical Bulletin no. 2 (1951), Ministry of Agriculture and Fisheries, London.
23. HALDANE, J. B. S., Theoretical genetics of autopolyploids. J. of Genetics **22** (1930): 359–372.
24. HESLING, J. J., An improved method of separating eelworm cysts from débris. J. of Helminthology **26** (1952): 69–70.
25. HUIJSMAN, C. A., Breeding for resistance to the potato root eelworm. II. Data on the inheritance of resistance in *andigenum-tuberosum* crosses obtained in 1954. Euphytica **4** (1955): 133–140.
26. HUIJSMAN, C. A., Breeding for resistance to the potato root eelworm in the Netherlands. Nematologica **I** (1956): 94–99.
27. JANZEN, G. J. en TUIN, F. VAN DER, The unknown hatching agent for the potato root eelworm. Nematologica **I** (1956): 126–137.
28. JONES, F. W. G., First steps in breeding for resistance to potato root eelworm. The Ann. of Appl. Biology **41** (1954): 348–353.
29. LAAN, P. A. VAN DER, Een schimmel als parasiet van de cyste-inhoud van het aardappelcystenaaltje (*Heterodera rostochiensis* WOLLENW.) Tijdschrift o. Plantenziekten **59** (1953): 101–103.
30. LAAN, P. A. VAN DER, en BIJLOO, J. D., Bepaling van de cyste-inhoud van het aardappelcystenaaltje (*Heterodera rostochiensis* WOLL.) door fluorochromeren met acridine orange. Tijdschrift o. Plantenziekten **61** (1955): 69–75.
31. LUNDEN, A. P., Arvelighetsundersokelser i potet. Meld. Norges Landbrukshoiskole **20** (1937): 1–156.
32. MACDONALD, KENNETH H., A comparison of cysts of *Heterodera rostochiensis* from roots of resistant and susceptible plants. Phytopathology **46** (1956): 19.
33. MAI, W. F. and PETERSON, L. C., Resistance of *S.ballsii* and *S.sucrense* to the golden nematode *Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER. Science **116** (1952): 224–225.
34. MATHER, K., Reductional and equational separation of the chromosomes in bivalents and multivalents. J. of Genetics **30** (1935): 53–78.
35. MATHER, K., Segregation and linkage in autotetraploids. J. of Genetics **32** (1936): 287–314.
36. MATHER, K., The measurement of linkage in heredity. Methuen, London 1938.
37. O'BRIEN, D. G. and PRENTICE, E. G., A nematode disease of potatoes caused by *Heterodera schachtii* SCHMIDT. The West of Scotland Agricultural College, Research Bulletin no. 2 (1931).
38. OOSTENBRINK, M., Het aardappelaaltje (*Heterodera rostochiensis* WOLLENWEBER), een gevaarlijke parasiet voor de eenzijdige aardappel-cultuur. Proefschrift Wageningen 1950.

39. PETERS, B. G., Dilution egg-counts and the POISSON Series. J. of Helminthology **19** (1941): 59–62.
40. QUANJER, H. M., Phytopathologische terminologie. Tijdschrift over Plantenziekten **48** (1942): 1–13.
41. QUEVEDO, A., SIMON, J. E., TOXOPEUS, H. J., Estudios de resistencia a la „anguilula dorada" de la papa. Informe Mensual no. 347 (1956). Ministerio de Agricultura, Lima-Peru.
42. REESTMAN, A. J., Enige forceringswijzen van de kieming voor controle-cultuur van pootgoed. Stencilled communication C.I.L.O. Wageningen no. 8 (1953).
43. SWAMINATHAN, M. S. and HOWARD, H. W., The cytology and genetics of the potato (*Solanum tuberosum*) and related species. Bibliographia Genetica **16** (1953): 1–192.
44. TEPPER, R., De invloed van de Wet op de Aardappelmoeheid op het bouwplan in de Veenkoloniën. Landbouwvoorlichting **10** (1953): 343–345.
45. THIJN, G. A., The raising of first year potato seedlings in glasshouses. Euphytica **3** (1954): 140–146.
46. THIJN, G. A., Observations on flower induction with potatoes. Euphytica **3** (1954): 28–34.
47. TOXOPEUS, H. J. and HUIJSMAN, C. A., Genotypical background of resistance to *Heterodera rostochiensis* in *S. tuberosum* var. *andigenum*. Nature **170** (1952): 1016–1017.
48. TOXOPEUS, H. J. and HUIJSMAN, C. A., Breeding for resistance to the potato-root eelworm. I Preliminary data concerning the inheritance and the nature of resistance. Euphytica **2** (1953): 180–186.
49. TOXOPEUS, H. J., Some remarks on the development of new biotypes in *Heterodera rostochiensis* that might attack resistant potato clones. Nematologica **I** (1956): 100–101.
50. TOXOPEUS, H. J., Verslag van een reis naar Peru ten behoeve van de aardappelveredeling in februari en maart 1955. Stencilled communication of the I.V.V.L. te Wageningen (1956).
51. WILLE, J. E. and BAZAN DE SEGURA, C., Anguilula dorada, *Heterodera rostochiensis*, una plaga del cultivo de las papas, recien descubierta en el Peru. Ministeria de Agricultura (Peru) Boletin **48** (1952): 1–47.
52. WILLIAMS, T. D., The resistance of potatoes to root eelworm. Nematologica **I** (1956): 88–93.

# INHOUD

INLEIDING

HOOFDSTUK I

DE LEVENSCYCLUS EN DE BESTRIJDING VAN HET AARDAPPELCYSTENAALTJE

1.1. De levenscyclus van het aardappelcystenaaltje . . . . . 3
1.2. De bestrijding van het aardappelcystenaaltje . . . . . 4
1.2.1. De verschillende bestrijdingswijzen en hun perspectieven . . . . . 4
1.2.2. De bestrijding in Nederland . . . . . 6
1.2.3. De resultaten van het onderzoek naar bestrijdingsmogelijkheden in Nederland . . . . . 7

HOOFDSTUK II

DE TOETSING OP RESISTENTIE

2.1. Door anderen gebruikte toetsingsmethoden . . . . . 8
2.2. De in eigen onderzoek toegepaste methode van toetsen . . . . . 9
2.3. Enige beschouwingen over de gevolgde methode . . . . . 11
2.4. De toepassing van de toetsing in het veredelingswerk . . . . . 12

HOOFDSTUK III

ONDERZOEK NAAR HET VOORKOMEN VAN RESISTENTIE TEGEN HET AARDAPPELCYSTENAALTJE IN KNOLVORMENDE SOORTEN VAN HET GESLACHT *SOLANUM*

3.1. Literatuuroverzicht . . . . . 14
3.2. Eigen onderzoekingen . . . . . 15
3.2.1. Het zoeken naar resistentie in Zuidamerikaans materiaal . . . . . 16
3.2.2. Onderzoek naar de resistentie in het *S. andigenum*-materiaal, in 1951 van de Commonwealth Potato Collection te Cambridge, ontvangen . 17
3.2.3. Onderzoek naar de erfelijkheid van de resistentie in *S. ballsii* en *S. sucrense* . . . . . 18
3.3. De perspectieven voor de veredeling op resistentie, zoals deze zich eind 1952 lieten aanzien . . . . . 20

HOOFDSTUK IV

DE OVERERVING VAN DE RESISTENTIE TEGEN AARDAPPELMOEHEID VOORKOMENDE IN ENKELE ANDIGENUMLIJNEN

4.1. Materiaal en methoden . . . . . 22
4.2. Splitsingen in resistent en vatbaar in zaaisels van kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen onderling . . . . . 23
4.3. Splitsingen in resistent en vatbaar in kruisingen tussen resistente *andigenum*-zaailingen en vatbare aardappelrassen . . . . . 26
4.4. Splitsingen in resistent en vatbaar in de eerste en tweede terugkruisingsgeneraties . . . . . 30
4.5. De erfelijkheid van de resistentie, voorkomende in Potozi 7, een *andigenum*-nummer . . . . . 32

4.6. Resistentie in andere *andigenum*-herkomsten . . . . . 33
4.7. Nadere beschouwingen over de overerving van de resistentie in verband met het optreden van resistente planten met enkele cysten op het wortelstelsel . . 34
4.8. Een aanwijzing voor het voorkomen van dubbele reductie . . . . . 36

## HOOFDSTUK V

### DE AARD VAN DE RESISTENTIE IN ENKELE LIJNEN VAN *S. ANDIGENUM*

5.1. De lokstof-afscheiding van de resistente *andigenum*-nummers . . . . . 41
5.2. Onderzoek naar de ontwikkeling van de in de wortels van resistente planten binnengedrongen larven . . . . . 42
5.3. De levende inhoud van de cysten, welke op de wortels van resistente planten tot ontwikkeling komen . . . . . 46
5.4. Over de aard van de resistentie . . . . . 46

## HOOFDSTUK VI

### DE INVLOED VAN HET RESISTENTE AARDAPPELGEWAS OP DE CYSTENPOPULATIE IN DE GROND

6.1. De besmettingsgraad van de grond en de bepaling van deze grootheid . . . 49
6.2. De invloed van de verbouw van resistente planten op de cystenpopulatie . . 51

## HOOFDSTUK VII

### HET KWEKEN VAN RESISTENTE AARDAPPELRASSEN VOOR DE PRAKTIJK

7.1. Doel van het veredelingsprogramma . . . . . 57
7.2. Het gevolgde veredelingsschema . . . . . 58
7.3. Het te Wageningen verrichte veredelingswerk . . . . . 59
7.4. Overzicht van het te Wageningen door de S.V.P. verrichte veredelingswerk . 61
7.5. De toetsing op aardappelmoeheidsresistentie in het veredelingsprogramma . 62

## HOOFDSTUK VIII

### ENKELE BESCHOUWINGEN IN VERBAND MET DE TEELT VAN TEGEN AARDAPPELMOEHEID RESISTENTE RASSEN

8.1. De schade, welke kan optreden in het resistente materiaal . . . . . 65
8.2. De lokwerking . . . . . 65
8.3. Fysiologische rassen van het aardappelcystenaaltje . . . . . 66
8.3.1. Het gedrag van de larven, voorkomende in de cysten, welke op de wortels van resistente planten zijn gevonden. . . . . 66
8.3.2. De genetische variabiliteit van het aardappelcystenaaltje . . . . . 67
8.4. Enkele richtlijnen voor de praktijk bij de verbouw van resistente rassen . . . 71

SUMMARY . . . . . 73

LITERATUURLIJST . . . . . 81

FOTO 1. BEELD VAN DE POTKLUIT VAN EEN VATBARE PLANT, ZOALS DEZE ZICH BIJ DE GEBRUIKTE TOETSINGSMETHODE VOORDOET; OP DE WORTELMAT ZIJN DUIDELIJK DE CYSTEN WAAR TE NEMEN.
*Potball of a susceptible plant as it shows in the test method applied; cysts are clearly visible on the rootball surface.*

FOTO 2. HET TOETSEN OP RESISTENTIE.
*Testing for resistance.*

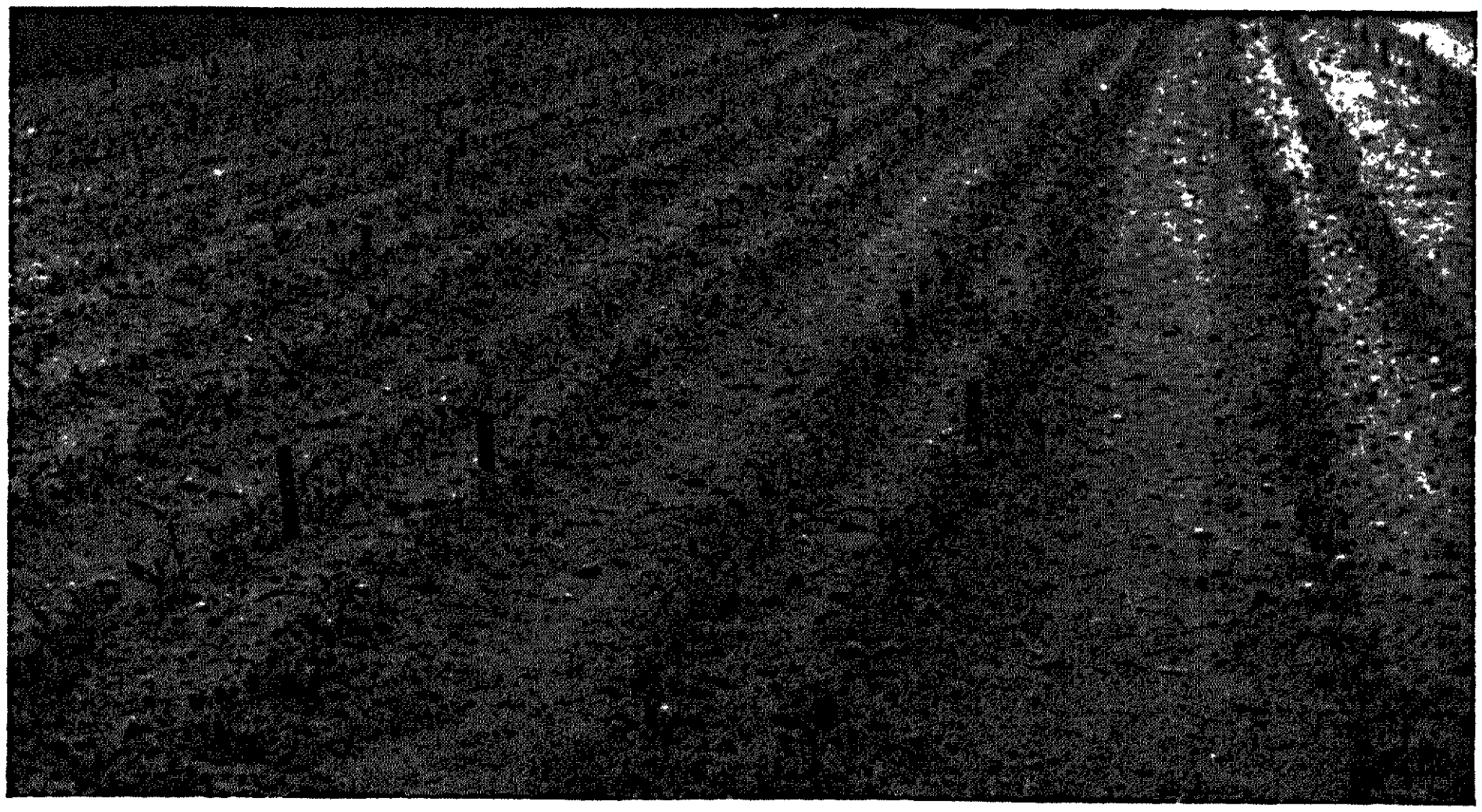

FOTO 3. OVERZICHT VAN EEN PROEFVELD, WAAROP EEN GROOT AANTAL ZAAILINGEN IN INGEGRAVEN POTTEN, GEVULD MET BESMETTE GROND, WORDT OPGEKWEEKT TER TOETSING OP RESISTENTIE.
*Survey of a trial field showing a large number of potato seedlings grown in pots with infested soil. (Dug in.)*

FOTO 4. HET WINNEN VAN HET LOKKEND „WORTELSECREET" VAN AARDAPPELPLANTEN.
*Production of percolates containing the hatching factor from potato roots.*

*(Foto: Cas Oorthuis)*

FOTO 5. DEMONSTRATIE VAN DE GEVOELIGHEID VAN HET RESISTENTE MATERIAAL. OP DE VOORGROND PLANTEN OP EEN PERCEEL MET EEN BESMETTINGSGRAAD VAN ± 40 000 LEV. EIEREN PER 200 g LUCHTDROGE GROND; DAARACHTER HETZELFDE MATERIAAL OP EEN PERCEEL MET EEN BESMETTINGSGRAAD VAN ± 5 000 LEV. EIEREN PER 200 g LUCHTDROGE GROND.
*Photograph showing the sensitivity of the resistant material. In the foreground plants on a plot with an infestation degree of some 40,000 living eggs per 200 g airdry soil; in the background the same material on a plot with an infestation degree of some 5,000 living eggs per 200 g airdry soil.*

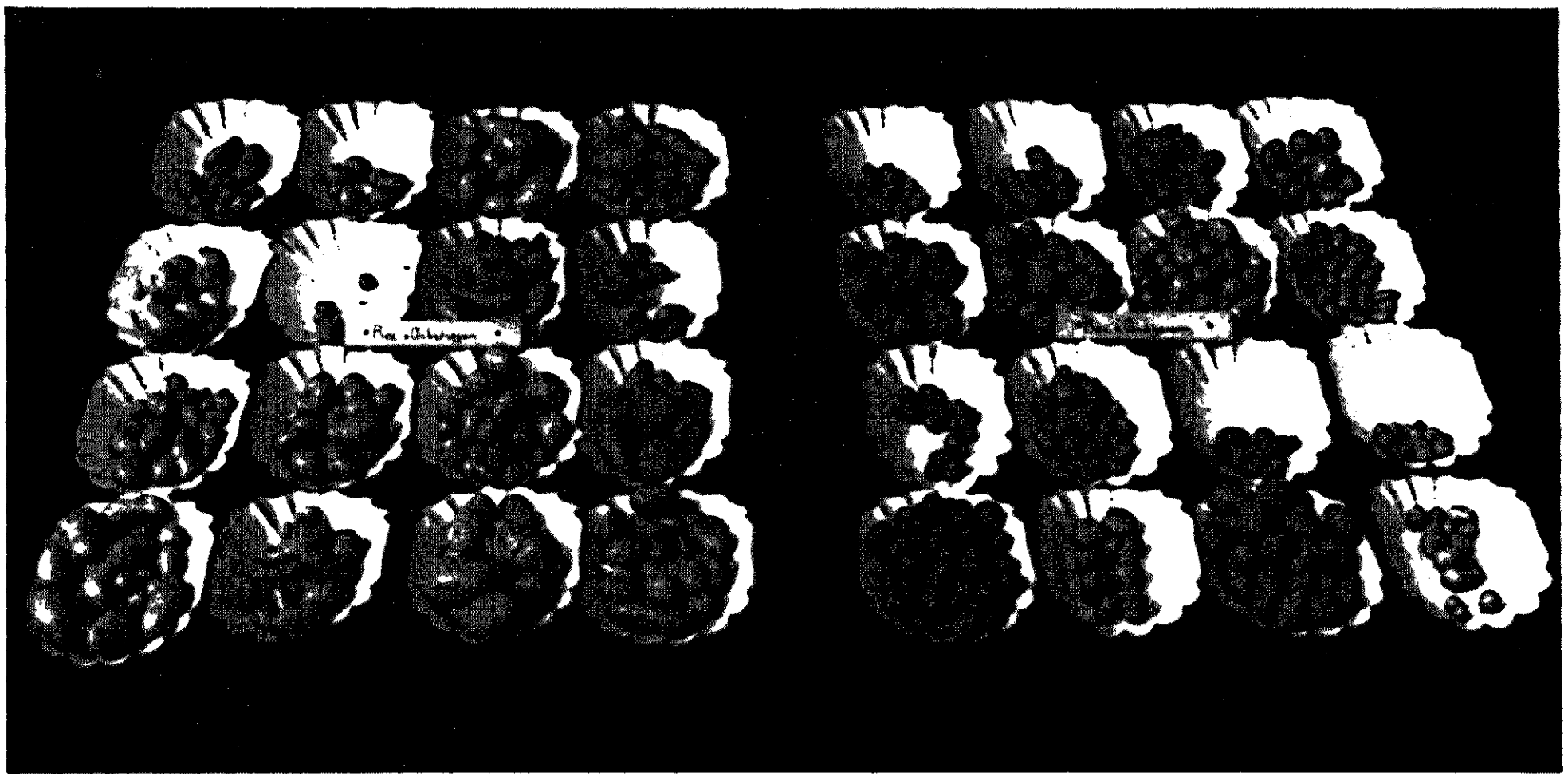

FOTO 6. LINKS: KNOLLEN VAN 16 WILLEKEURIGE ZAAILINGEN VAN EEN KRUISING TUSSEN TWEE *tuberosum*-RASSEN. (RECORD × ACKERSEGEN). RECHTS: KNOLLEN VAN 16 WILLEKEURIGE ZAAILINGEN VAN DE KRUISING RECORD × 1673–1.
*Left: Tubers of 16 random seedlings of a cross between two tuberosum-varieties. (Record × Ackersegen). Right: Tubers of 16 random seedlings of the cross Record × 1673–1.*

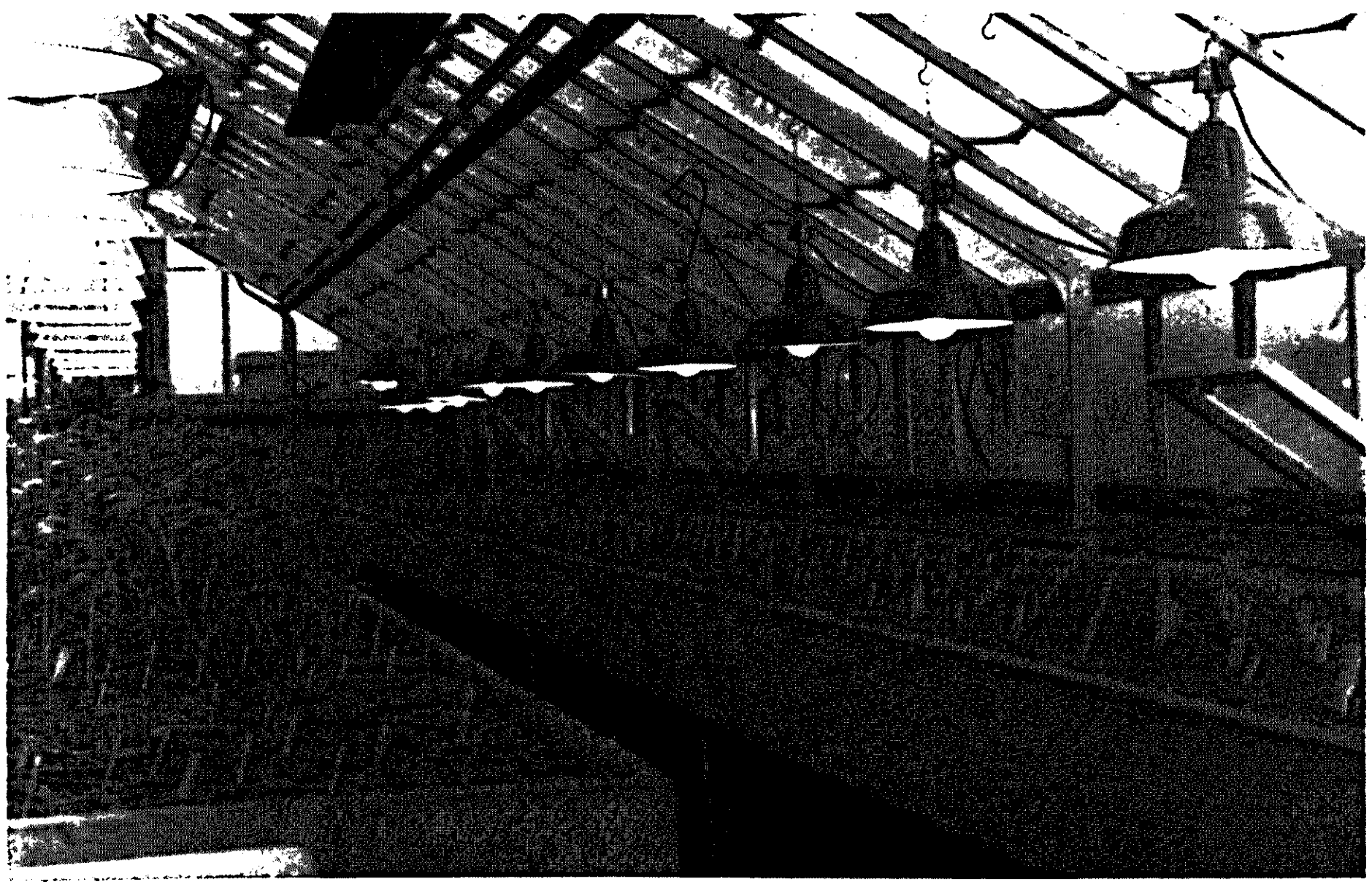

FOTO 7. HET TOETSEN OP RESISTENTIE VAN ZAAILINGEN, INGEZONDEN DOOR KWEKERS, GEDURENDE DE WINTER.
*Testing for resistance of potato seedlings, submitted by private breeders. (In winter.)*