

Phytophthora bij de bron hard aanpakken

Bert Evenhuis, Pete Skelsey, Stefan Bosmans, Wopke van der Werf, Walter Rossing, Rolf Hoekstra, Bert Holtslag en Geert Kessel

E-mail: geert.kessel@wur.nl

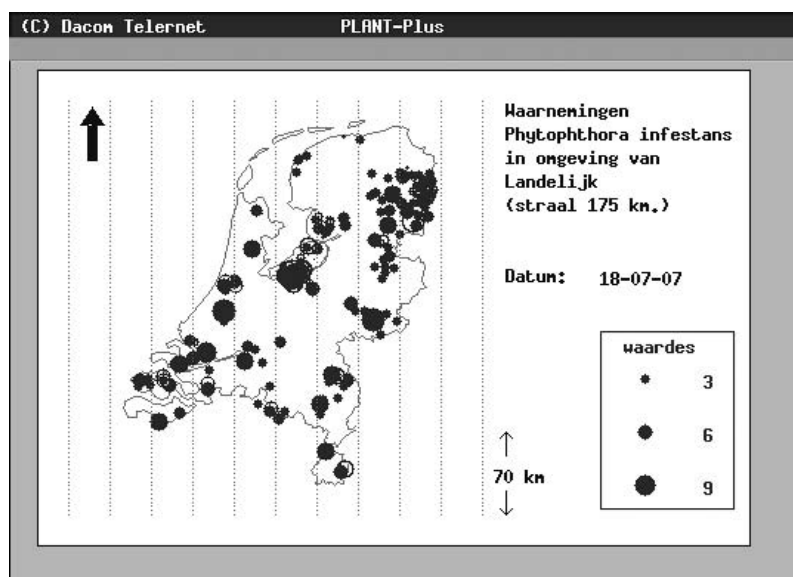
Phytophthora infestans is, vanuit populatiedynamisch oogpunt, misschien wel een van de meest sprekende voorbeelden van een opportunist (r-strategist) die we in de landbouw kennen. Grote populaties ontstaan tijdens het groeiseizoen en produceren enorme aantallen nakomelingen. Deze worden verspreid en in een enkel geval valt een nakomeling, in dit geval een sporangium, 'in vruchtbare aarde' waarna infectie kan ontstaan. Een snelle berekening leert dat, met een conservatief geschatte sporulatiedichtheid van honderd sporangia per mm² blad en een leaf area index van vijf, per hectare aardappel 5x10¹² sporangia geproduceerd kunnen worden. Wat daarvan het effect is in een regio met een hoge aardappeldichtheid, onder voor Phytophthora gunstige weersomstandigheden, laat het haardenkaartje van het MasterPlan Phytophthora voor het huidige teeltseizoen duidelijk zien (Figuur 1).

Het seizoen 2007 begon warm na een zeer zachte winter en er werd dus relatief vroeg gepoot. Kort na het planten sloeg het weer echter om en tot op heden (half juli) is het sterk wisselvallig, relatief koel en regenachtig. Ideaal voor zowel Phytophthora als voor de aardappel maar een teeltkundige ramp is nooit ver weg. Noodgedwongen worden daarom momenteel veelvuldig fungiciden ingezet om het gewas en de economische rentabiliteit van het bedrijf te redden. Het middelenpakket zoals dat momenteel in Nederland beschikbaar is, is gebaseerd op een groot aantal actieve stoffen en breed inzetbaar. Dezelfde weersomstandigheden die uitbreiding en verspreiding van Phytophthora in de kaart spelen werken echter negatief uit op beschermingsgraad en beschermingsduur van de bespuitingen. Geen wonder dus dat in de meeste aardappelvelden op dit moment in

meerdere of mindere mate wel Phytophthora is te vinden. Dit is misschien geen directe ramp maar de risico's op knolinfectie zijn groot. Hopelijk slaat het weer binnenkort om zodat een adempauze ontstaat, maar

zoals het seizoen 2006 heeft bevestigd is warm en droog weer gedurende langere tijd slechts voldoende om epidemieën tijdelijk stil te zetten, niet om ze uit te bannen. Alertheid blijft daarom geboden hoe de rest van het seizoen 2007 ook zal verlopen.

Binnen het thema populatiebiologie van het parapluplan Phytophthora wordt onderzoek gedaan aan epidemiologische en populatiedynamische aspecten van het 'Phytophthoraprobleem'. De doelstelling is veelal praktisch van aard en gericht op het optimaal en minimaal inzetten van fungiciden en monitoring en karakterisering van de Nederlandse *P. infestans*-populatie. Hiermee



Figuur 1. Weergave van Phytophthora infestans-aantastingen in aardappel op 18 juli 2007 zoals gepubliceerd door het MasterPlan Phytophthora en Dacom PLANT Service B.V. op www.kennisakker.nl.

ARTIKEL

Tabel 1. Overzicht van primaire inoculumbronnen van de aardappelziekte per regio zoals waargenomen in de vroege haarden surveys van 1999 t/m 2005.

Regio	Herkomst aantastingen als % van het aantal bezochte percelen per regio					Aantal percelen bezocht
	Pootgoed	Oösporen	Verre bron ^b	Nabije bron ^c	Onbekend ^d	
Noordoost-Nederland	37	32	13	12	6	90
Zuidoost-Nederland	24	9	46	12	9	33
Noordwest-Nederland	26	0	40	30	4	27
Zuidwest-Nederland	53	0	32	15	0	34
Gewogen gemiddelde^a	36	17	27	15	5	184

^a Het percentage velden geïnfecteerd vanuit een bepaalde type primaire inoculumbron, gebaseerd op 184 bezochte percelen.

^b Inwaai over grotere afstand, bron niet geïdentificeerd.

^c Inwaai over kortere afstand, bron soms geïdentificeerd.

^d Bron niet eenduidig te identificeren, meerdere mogelijkheden aannemelijk.

levert en onderbouwt dit thema maatregelen die in 'de Toolbox' op praktijkwaarde worden getoetst alvorens aan de praktijk te worden overgedragen. Een aantal projecten passeert hierna de revue.

Primaire bronnen en vroege aantasting

Phytophthorabeheersing bestaat uit een geïntegreerd pakket maatregelen gebundeld in de jaar-rond Phytophthorabestrijdingsstrategie. Jaarlijks wordt een ge-update versie van deze strategie aan de sector ter beschikking gesteld (Schepers *et al.*, elders in dit nummer). Ofschoon Phytophthorabeheersing een jaar-rond activiteit is wordt in het vroege voorjaar 'begonnen' met het opruimen of tegen gaan van de erfenis van het vorige seizoen in de vorm van primaire bronnen zoals afvalhopen, geïnfecteerd pootgoed, opslag en oösporen. Bronnen zoals oösporen in de bodem en latent geïnfecteerd pootgoed zijn praktisch gezien het best in preventieve zin en in het voorgaande seizoen aan te pakken. Afvalhopen en opslag moeten op tijd worden opgeruimd. Een verontrustende ontwikkeling is het optreden van een zogenaamde groene

brug tussen twee teeltseizoenen zoals mogelijk tussen 2006 en 2007 het geval was. In zowel december 2006 als januari 2007 werd actieve Phytophthora op aardappelopslag gemeld. Klimaatverandering en het veelvuldig optreden van zeer zachte winters zijn in dit verband dus ook geen goed nieuws.

In de periode 1998 – 2005 is op initiatief van het MasterPlan Phytophthora intensief gekeken naar het belang van de diverse primaire inoculumbronnen (Tabel 1). Het onderzoek is afgerond onder de Paraplu van het Ministerie van Landbouw, Natuur & Voedselkwaliteit. De belangrijkste conclusie van het project 'Vroege Haarden Determinatie' was dat al zeer vroeg in het groeiseizoen, soms al in de eerste week na opkomst, infecties kunnen ontstaan als de weersomstandigheden gunstig zijn. Opvallend was verder dat bij 83% van de vroege haarden (n=49) de eerste bespuiting was gemist! Op een aanzienlijk deel van deze percelen (50%) had bovendien een bespuiting al in de eerste week na opkomst moeten plaatsvinden. De conclusie lag voor de hand: wachten met de eerste bespuiting als een kritieke periode wordt voorspeld is onverantwoord, ongeacht het gewasstadium. Het idee dat in de praktijk soms

nog leeft, dat gewacht kan worden met de eerste bespuiting tot het gewas zich in de rij sluit, is daarmee, wederom, faliekant onjuist gebleken.

Aardappelafvalhopen zijn al lang bekend als primaire bron van de aardappelziekte. Ondanks het feit dat ze relatief eenvoudig uit te schakelen zijn blijkt toch steeds weer dat een kleine groep telers niet de moeite neemt om de verplichte maatregelen voor 15 april te treffen (HPA-verordening). Gezien de snelheid waarmee Phytophthora om zich heen kan grijpen vormt dit soort nalatigheid niet alleen een gevaar voor de eigen aardappelteelt maar, willens en wetens, ook voor die van de burens.

Aardappelopslag is misschien niet de meest belangrijke primaire bron van inoculum maar doordat deze aardappelen langdurig, vaak aan het zicht onttrokken, op het land aanwezig zijn kunnen ze een krachtige 'booster-rol' voor lokale en regionale epidemieën vervullen. Vandaar de HPA-verordening die stelt dat voor 1 juli maatregelen getroffen moeten worden tegen aardappelopslag boven een vastgestelde dichtheid. Nieuw voor Nederland is het mogelijk optreden van een groene brug tussen twee

teeltseizoenen door het voortdurend aanwezig zijn van aardappelopslag met actieve Phytophthora. De impact van dit fenomeen op de *P. infestans*-populatie en het optreden van aantasting vroeg in het voorjaar is nog onduidelijk.

Infecties vanuit oösporen worden voornamelijk gevonden op de zandgronden, met name in noordoost Nederland. Dit heeft waarschijnlijk te maken met de nauwe teeltrotaties in dat gebied gecombineerd met het feit dat oösporen in deze grond zo'n vier jaar kunnen overleven. Bestrijding van aardappelopslag is een van de belangrijkste maatregelen, omdat op opslag massaal oösporen kunnen worden gevormd. Bestrijding van Phytophthora in het gewas tot het eind is de tweede specifieke maatregel.

Pootgoed is een oude bekende bron van primair inoculum, maar daarom niet minder belangrijk! Uit Tabel 1 blijkt dat, ondanks hoge kwaliteitseisen, pootgoed de meest belangrijke individuele primaire bron is. Dit is niet verwonderlijk, gezien de hoeveelheid pootgoed die jaarlijks in Nederland de grond ingaat (geschat op 160.000 hectare x 40.000 poters per hectare = 6.4 miljard poters) maar wel een belangrijk aandachtspunt in de beheersingsstrategie.

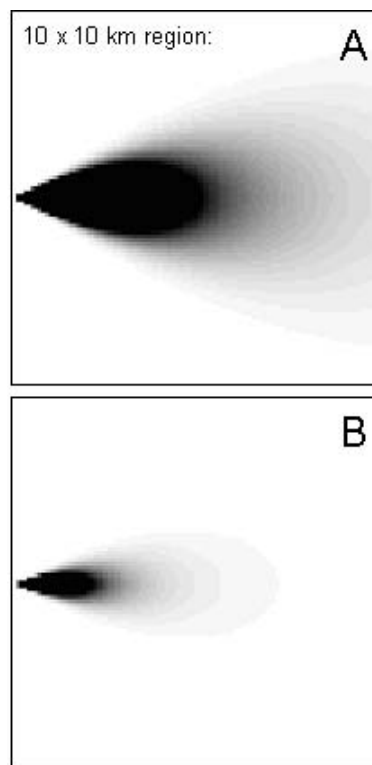
Primeurteelten onder plastic of folie zijn extra kwetsbaar als het gaat om vroege infectie door *P. infestans*. Een effectieve beheersing van de aardappelziekte is vereist vanwege het gunstige klimaat voor uitbreiding van de ziekte onder de bedekking en vanwege het belang van deze potentieel vroege infectiebron voor de omgeving. Aan de hand van deze bevindingen worden nu specifieke maatregelen geadviseerd om verspreiding van aantasting

vanuit deze vroege teelten tegen te gaan.

Een interessant kwalitatief resultaat van het project was dat het ontstaan van zwaar aangeaste planten, relatief laat in het seizoen, soms herleid konden worden tot infectie vanuit (latent) geïnfecteerd pootgoed. Beide inzichten hebben er toe geleid dat de teler door een aangepaste middelenkeuze het tot expressie komen van latente knolinfectie in poters voor een deel kan voorkomen. Echter ook hier geldt dat een gedegen aanpak bij de bron een hoop problemen kan voorkomen. Starten met gezond pootgoed dus, maar hoe doe je dat?

Loofbescherming, resistentie en verlaagde doseringen

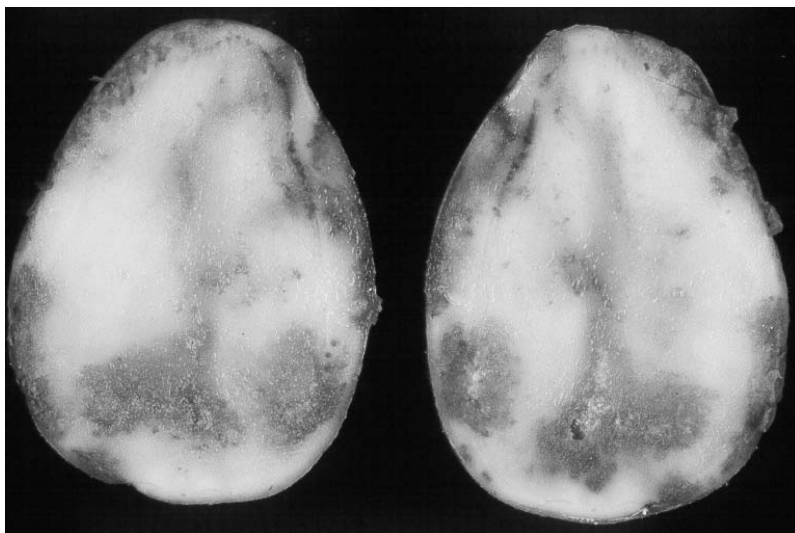
Phytophthora-beheersing is gebaseerd op een preventieve bestrijdingsstrategie. Alle maatregelen zijn erop gericht loofaantasting, en daardoor knolaantasting, te voorkomen. Dat resulteert noodzakelijkerwijs in het frequent inzetten van fungiciden, zeker in een seizoen als 2007. Onderzoek heeft laten zien dat met name bij gebruik van resistente rassen de inzet van fungiciden aanmerkelijk verminderd kan worden. In een driejarig samenwerkingsproject tussen PPO-AGV en PRI werd in veldproeven voor 30-34 veelgeteelde rassen in Nederland de dosis-responscurve voor Shirlan (a.i. Fluazinam) bepaald onder hoge infectiedruk. Uit de proeven bleek dat de meest resistente rassen met slechts 20% van de adviesdosering Shirlan evengoed beschermd waren als de vatbare rassen met de adviesdosering. Deze resultaten zijn vervolgens gebruikt om de rassen in vier klassen in te delen waarbij voor elke groep een specifieke Shirlan-dosering



Figuur 2. Gesimuleerde sporendepositie vanuit een puntbron in een regio van 10 x 10 km. A: depositie van alle sporen, inclusief sporen die door inwerking van UV zijn gedood. B: Depositie van uitsluitend levende sporen.

geadviseerd wordt. Deze resultaten worden via de Toolbox en het Masterplan Phytophthora geïntroduceerd in de praktijk.

Omdat een dergelijk systeem gebaseerd is op het resistentieniveau van aardappelrassen vormt doorbraak van resistentie door *P. infestans* een risico. In de oorspronkelijke veldproeven is daarom gewerkt met een mengsel van vijftien isolaten met daarin compatibiliteit voor alle rassen om genoemde risico's zoveel mogelijk af te dekken. Desondanks blijft de Phytophthora zich ontwikkelen, wat tot erosie van resistentie kan leiden. Dit hebben we in 2006 zien gebeuren met de rassen Biogold en Innovator. In 2007 lijkt iets dergelijks mogelijk aan de hand met Festien.



Figuur 3. Knolaantasting door *Phytophthora infestans* veroorzaakt primair een droogrot.

Phytophthora-sporangiën verspreidingsmodel

P. infestans-sporangia worden o.a. verspreid met de luchtstromen die zich over een aardappelgewas bewegen. Om een beter inzicht te krijgen in ruimtelijke aspecten van de epidemiologie van de aardappelziekte is een meteorologisch model voor verspreiding van gassen en kleine deeltjes aangepast en gekoppeld aan een (lokaal) epidemiologisch model van het aardappel – *P. infestans* pathosysteem en overlevingsfuncties voor *P. infestans*-sporangia in de atmosfeer. Deze virtuele 'Phytophthora-arena' wordt momenteel gebruikt om aanscherping van de berekening van de sporeninflux te onderzoeken. Levende, inwaaiende sporangia bepalen voor een belangrijk deel het infectierisico voor een gewas en daarmee de spuitadviesing en mogelijkheden tot doseringsverlaging (Figuur 2). Op dagen met beter weer worden veel sporen gedood door UV-straling wat de verspreiding van vitale sporen beperkt.

Daarnaast wordt dit model gebruikt om de mogelijkheden van diversificatiescenario's in

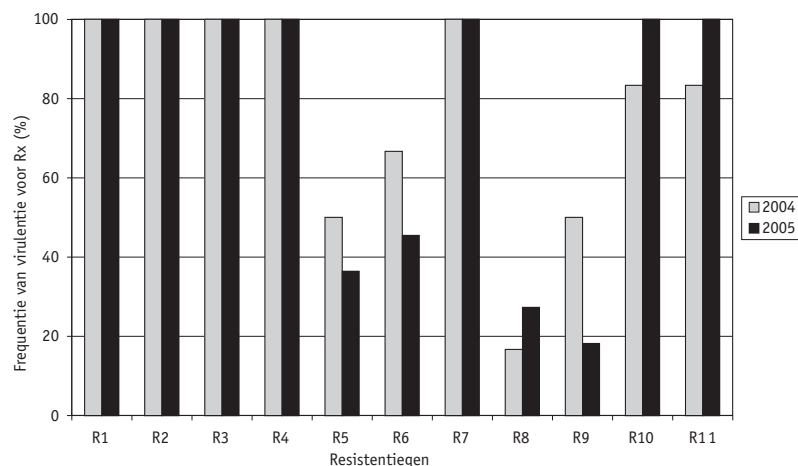
ruimte en tijd met (GMO-) resistente aardappelrassen te onderzoeken (zie ook Haverkort *et al.*, elders in dit nummer). Wat is bijvoorbeeld het effect van een teeltsysteem waarin uitsluitend mengsels van meer en minder (GMO-) resistente rassen geteeld worden? Het doel is om op diverse schaalniveaus te onderzoeken of een teeltsysteem dusdanig bufferend gemaakt kan worden dat *P. infestans* in zijn uitbreiding, en dus in zijn populatieopbouw en aanpassingsnelheid, wordt geremd.

Knolaantasting

Aangetaste knollen (Figuur 3), in pootgoed, afvalhoop of opslag, zijn voor *P. infestans* nog steeds de belangrijkste manier om een teeltvrije periode te overleven (Tabel 1). Het voorkomen van knolaantasting door een combinatie van gepaste maatregelen en resistentie blijft dus onverminderd belangrijk. Om de advisering rondom het voorkomen van knolaantasting te verbeteren is veel detailkennis rondom de ontstaanswijze van knolaantasting en het effect daarop van de diverse potentiële maatregelen onontbeerlijk.

De processen die leiden tot knolaantasting zoals sporulatie, afregenen van sporen, overleven van sporen in de rug en infectie van de knol, zijn hiervoor onderzocht en deels gekwantificeerd. Einddoel is de ontwikkeling van specifieke beslisseregels die de (pootgoed)teiler kan gebruiken om de aardappelknollen efficiënt ziektevrij te houden.

Voor knolinfectie zijn vitale sporangia nodig. Door regenval zullen de sporangia naar beneden spoelen richting de knollen. Het aantal sporen dat in de grond terecht komt is bepalend voor de kans op aantasting van de knol. Of het tot aantasting komt hangt af van het bodemklimaat, maar ook van het ras. Naarmate een ras resistenter is voor *Phytophthora* zijn er meer sporangia nodig om aantasting te bewerkstelligen. Als op ieder moment bekend zou zijn wat de sporendichtheid in de grond is dan is het mogelijk om het risico op knolaantasting uit te rekenen. Maatregelen kunnen er dus op gericht zijn om te voorkomen dat een drempelwaarde wordt overschreden. Bij voorkeur moet het gewas *Phytophthora*-vrij gehouden worden. Indien dat niet lukt moeten door gebruik van fungiciden met een curatieve en sterk sporendodende werking de gevolgen van deze aantasting tot een minimum worden beperkt. Een verrassende, maar onaangename, ontdekking was dat sporangia veel langer in de aardappelrug kunnen overleven dan gedacht. Voorheen werd rekening gehouden met een overlevingsduur van 14 dagen. Uit onderzoek blijkt nu dat sporangia in de aardappelrug tot circa 10 weken kunnen overleven. Koele, droge omstandigheden bleken bevorderlijk voor overleving. Dit heeft als gevolg dat een risicosituatie



Figuur 4. Frequentie van virulentiefactoren tegen R1 tot en met R11 in *P. infestans*-isolaten uit 2004 en 2005.

(lichte loofaantasting) vroeg in het seizoen nog heel veel later gevolgen kan hebben, bijvoorbeeld bij het rooien. Rooibeschattingen zijn uitstekende invalspoorren voor *P. infestans*.

Oude en nieuwe populaties en populatieontwikkeling

De *P. infestans*-populatie zoals die zich na 1850 in Europa vestigde bestond uitsluitend uit het A1-paringstype en was voor genetische veranderingen zoals het doorbreken van resistenties afhankelijk van spontane mutaties. In de jaren tachtig van de vorige eeuw bleek deze oude populatie in Nederland vervangen door een nieuwe populatie, bestaande uit beide paringstypen, na een herintroductie van *P. infestans* in de tweede helft van de jaren zeventig. De gevolgen waren o.a. introductie van eigenschappen die voorheen niet in Nederland werden aangetroffen, een groter aanpassingsvermogen van *P. infestans* door de functionele seksuele cyclus en een toename van agressiviteit. Al met al werd de aardappelziekte steeds moeilijker te beheersen en tot op de dag van vandaag lijkt het eind van deze ontwikkeling niet in zicht.

Isolaten uit de vroege oude populatie bezitten vaak 'slechts' het vermogen (virulentiefactoren) een of enkele R-genen te doorbreken. Isolaten uit de huidige populatie bezitten gemiddeld 10 virulentiefactoren tegen R-genen R1 tot en met R11 afkomstig uit *Solanum demissum* (Figuur 4). Welke virulentiefactoren in de huidige populatie aanwezig zijn tegen R-genen uit andere *Solanum* spp. wordt momenteel onderzocht als een soort nulmeting als onderdeel van het DuRPh project (Haverkort *et al.*, elders in deze uitgave).

Met betrekking tot fungicide-resistentie is bij *P. infestans* tot op heden slechts resistentie opgetreden tegen metalaxyl. Dit middel is gedurende langere tijd veel ingezet als 'brandweermiddel' wat resistentie-ontwikkeling direct in de hand heeft gewerkt. Uit onderzoek naar de achtergrond van metalaxyl-resistentie blijkt dat selectie op lage, sub-lethale, concentraties al snel resulteert in intermediaire niveaus van resistentie. Vergelijkbaar werk met het fungicide cyazofamid laat echter geen selectie voor resistentie zien bij sub-lethale concentraties. Uit theoretisch onderzoek blijkt voorts dat lokale aanwezigheid van lage, sub-lethale,

concentraties de evolutie van resistentie enorm kan vergemakkelijken (Kepler & Perelson, 1998). Aangezien concentraties actieve stof in een gewas niet overal en altijd even hoog zijn heeft dit proces mogelijk een grote rol gespeeld in de evolutie van metalaxylresistentie.

Daarnaast lijken er nauwelijks fitness-kosten verbonden aan metalaxylresistentie waardoor deze relatief stabiel in een populatie aanwezig kan blijven, ook bij afwezigheid van metalaxyl en dus het weggevalen van selectiedruk. Het resultaat met cyazofamid en de beschikbaarheid van een veelheid aan andere actieve stoffen geeft vertrouwen in de mogelijkheden van het huidige, brede, middelenpakket verdere resistentie-ontwikkeling tegen te gaan.

Tijdens een monitoring van het voorkomen van het A1- en A2-paringstype in 2000 werd geconcludeerd dat A1 en A2 beide voldoende voorkwamen om in heel Nederland oösporenvorming mogelijk te maken. Deze situatie was onveranderd in 2005 maar de balans tussen A1 en A2 bleek verschoven richting een steeds groter aandeel van het A2-paringstype met een 2/3 – 3/4 aandeel in de populatie sinds 2003. Deze trend wordt in de rest van Europa eveneens waargenomen.

Wat precies de drijvende krachten achter de voortdurende aanpassingen in de populatie zijn is niet helemaal duidelijk. Agressiviteit en fitness spelen zeker een rol getuige de resultaten van een project naar competitie tussen drie *P. infestans*-isolaten op verschillende aardappelrassen. De isolaten bleken te verschillen in hun vermogen zich te vestigen na kunstmatige inoculatie, in het vermogen een groot aan-

deel in de populatie te verwerken tijdens de (polycyclische) loofepidemie en in hun vermogen zich vanuit het loof in de knol te vestigen. Geen van de isolaten was het sterkst op alle drie aspecten waardoor er nog steeds 'room for improvement' lijkt te bestaan voor *P. infestans*. Het lijkt dus allemaal nog erger te kunnen voor de telers. Daarnaast had het aardappelras een grote invloed op de onderlinge competitieve kracht van de *P. infestans*-isolaten. Via de rassenkeuze selecteren we dus (van)zelf de *P. infestans*-populatie die het best op ons rassenpakket is aangepast.

Ondanks meer dan een eeuw studie, onderzoek en veredeling is *P. infestans* in staat gebleven zich voortdurend aan te passen aan zijn veranderende omgeving. Introductie van resistente rassen heeft geleid tot accumulatie van virulentiefactoren. Resistentie tegen

metalaxyl is wijd verbreid. In de jaren zeventig van de vorige eeuw is een nieuwe populatie geïntroduceerd waarvan we nu nog niet alle consequenties op een rijtje hebben. Zeker is dat de agressiviteit van *P. infestans* sterk is toegenomen met stevige consequenties voor de dagelijkse praktijk rondom Phytophthora-beheersing en de fungiciden-input. *Phytophthora infestans* is er dus keer op keer in geslaagd ons te verbazen en zal dat in de toekomst ook blijven doen. Desondanks is Phytophthora eigenlijk een beheersbare ziekte, heel misschien met uitzondering van natte jaren als 2007. De uitdaging voor de toekomst is om Phytophthora beheersbaar te houden en de afhankelijkheid van fungiciden drastisch te verminderen. Hiervoor wordt momenteel gewerkt aan extra bouwstenen voor de bestrijdingsstrategie zoals nieuwe resistenties en strategieën voor

resistentie/virulentie-management.

Wordt Nederland in de toekomst dan Phytophthoravrij? Zeer waarschijnlijk niet, het ongrijpbare karakter van *P. infestans* gecombineerd met honderd zestigduizend hectare aardappel garanderen eigenlijk dat de aardappelziekte altijd wel ergens opduikt. De *P. infestans*-populatie past zich continue aan en we zullen dus de vinger aan de pols moeten houden om het Phytophthoraprobleem voor de toekomst op een milieuvriendelijke manier beheersbaar te houden.

Literatuur

- Kepler, T.B. & Perelson, A.S., 1998. Drug concentration heterogeneity facilitates the evolution of drug resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, 11514-11519.

ARTIKEL



Figuur 5: Aardappelloofdoding in biologische teelt.