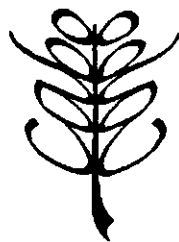


**De invloed van biotische bodemstressfactoren
op de groei van gewassen. Een verkenning**

A.J. Haverkort

CABO-Verslag 88

1988



Lijst van gebruikte afkortingen en symbolen

Samenvatting	1
1. Inleiding	2
1.1. Vruchtopvolgingsonderzoek	2
1.2. Vruchtopvolgingseffecten	4
1.3. Verliezen	5
2. De wortel	7
2.1. De rhizosfeer	7
2.2. De wortelfunctie	9
3. Bedrijvigheid in de bodem	11
3.1. Indeling van micro-organismen	11
3.2. Plantegroeibevorderende micro-organismen	12
3.3. Schadelijke bodemmicro-organismen	14
3.4. Meercellige bodemorganismen: aaltjes	16
4. Vruchtopvolgingscomplexen	18
4.1. Aardappel	18
4.2. Suikerbiet	20
4.3. Granen en maïs	21
5. Verstoorde plantfuncties	23
5.1. Wortelgroei	23
5.2. Wateropname en fotosynthese	24
5.3. Opname van voedingsstoffen	28
6. Analyse van biotische stress	30
6.1. Waarnemingen	30
6.2. Prioritering van onderzoek	32
6.3. Formulering en toetsing van concepten	33
7. Referenties	

Lijst van gebruikte afkortingen en symbolen.

ABA	= Abscissic Acid (abscissinezuur)
ADP	= Adenosine Di Phosphate
ATP	= Adenosine Tri Phosphate
BNYVV	= Beet Necrotic Yellow Vein Virus
CABO	= Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek
cv.	= cultivar
et al.	= et aleas (en anderen)
ELISA	= Enzyme Linked Immuno Sorbent Assay
EXP	= EXPonent (in FORTRAN)
f.sp.	= forma specialis
ha	= hectare
IAA	= Indol Acetatic Acid (indolazijnzuur)
IB	= Instituut voor Bodemvruchtbaarheid
IPO	= Instituut voor Planteziektenkundig Onderzoek
IRS	= Instituut voor Rationele Suikerproductie
kg	= kilogramme
kJ	= kiloJoule
LBO	= Laboratorium voor Bloembollenonderzoek
L UW	= Landbouwniversiteit Wageningen
m	= meter
NRLO	= Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek
NUR	= Net Uptake Rate
OBS	= Ontwikkeling Bedrijfssystemen
PD	= Planteziektenkundige Dienst
PED	= Potato Early Dying (Verticillium)
pl	= plant
RAD	= Root Area Duration
RAI	= Root Area Index
ref	= referentie
RIJP	= Rijksdienst voor IJsselmeerpolders
RWR	= Root Weight Ratio
SLA	= Specific Leaf Area
sp(p).	= species
SRA	= Specific Root Area
SVP	= Stichting Voor Plantenveredeling
TRV	= Tobacco Rattle Virus
WCS	= Willy Commelin Scholten
WUE	= Water Use Efficiency

SAMENVATTING

De biotische-stressfactoren in de bodem en hun invloed op de groei van gewassen, hoewel laatstelijk meer in de belangstelling komend, vormen nog geen middelpunt van onderzoek. Dit in tegenstelling tot abiotische stress zoals droogte, gebrek aan bepaalde plantevoedingsstoffen en temperatuurseffecten en biotische stress in de bovengrondse delen door ziekteverwekkers en onkruiden. Uit de hoeveelheden literatuur voortgebracht door de verschillende onderzoeksgebieden blijkt dat vooral binnen de eigen discipline onderzoek wordt verricht. Zo lijkt de planteziektenkunde zich meer met de biologie van de ziekteverwekker, schade en bestrijding op te houden en zich minder te bekommeren om het fysiologisch functioneren van de plant of het gewas na aantasting. De plant- en gewaskunde van hun kant neigen er ook sterk toe de zieke planten en gewassen buiten de beschouwingen te laten.

Met de sterke bouwplanvernauwing tot enkele winstgevende gewassen in de akkerbouw en het optreden van monocultures bij maïs en een aantal vollegrondsgroenten treden biotische bodemstressfactoren meer op dan voorheen terwijl hun bestrijding een niet steeds gerechtvaardigde belasting voor de natuurlijke omgeving vormt, zeker als marktfactoren als overproductie in aanmerking worden genomen. Deze eerste verkenning van de literatuur en andere bronnen gaat eerst in op het vruchtopvolgingsonderzoek, -effecten en -verliezen in Nederland vooral, omdat de materie nogal plaatsgebonden is. Dan, in de hoofdstukken 2 en 3 wordt enige recente achtergrondinformatie aangaande de wortel en interacties met het bodemleven aangedragen. Hierbij wordt verhoudingsgewijs iets uitvoeriger ingegaan op de aard van de plantengroeibevorderende bodemactiviteit (anti-stressoren) dan op grond van het onderwerp, biotische stress, verwacht zou worden. Dit omdat het zou kunnen zijn dat bepaalde vruchtopvolgingen deze positieve activiteit verminderen, wat bij vergelijking van de opbrengst als stress zou kunnen worden aangemerkt, terwijl het in wezen een verminderde anti-stress betreft. Hoofdstuk 4 tabuleert de betrokken schadeverwekkers bij de vruchtopvolgingscomplexen bij de "grote vier" gewassen, aardappel, suikerbieten, granen en snijmaïs. In Hoofdstuk 5 wordt ingegaan op de mechanismen van schadeverwekking en de daarbij betrokken waarnemingen in het onderzoek. Hoofdstuk 6 ten slotte vat het voorgaande samen en tracht richting te geven aan de discussie over de rol van de gewasfysiologie bij het onderzoek naar biotische bodemstressfactoren.

1. INLEIDING

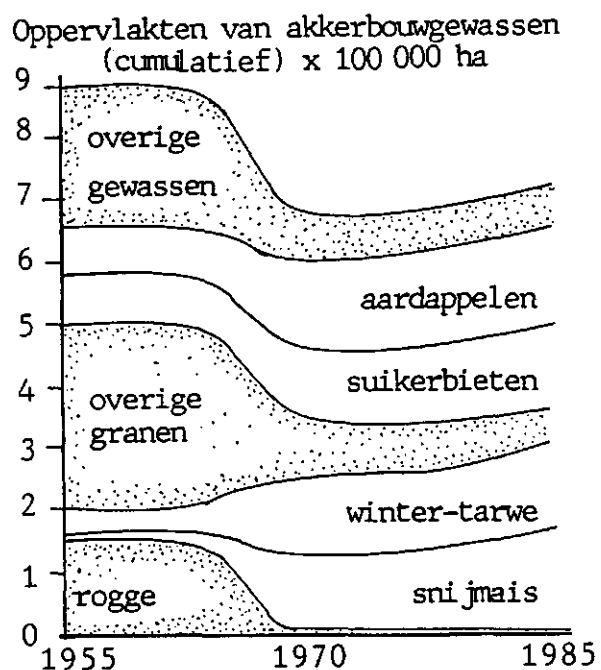
1.1. Vruchtopvolgingsonderzoek

Gedurende de laatste 20 jaar heeft een sterke vernauwing van het bouwplan op het Nederlandse akkerbouwbedrijf plaatsgevonden. De arealen met rogge en haver zijn vrijwel verdwenen en die met snijmaïs zijn zeer in omvang toegenomen (figuur 1). In 1987, volgens gegevens van het LEI, bedroegen de oppervlaktes geteeld met de vier grootste akkerbouwgewassen: maïs, 197.000 ha; aardappelen, 167.000 ha; suikerbieten, 127.000 ha en granen (tarwe, haver, gerst), 165.000 ha ; ofwel 83% van het totale bouwlandareaal van 783.000 ha.

De verschillen binnen de regio's zijn groter dan in figuur 1 staan aangegeven als in aanmerking wordt genomen dat snijmaïs vaak 1:1 en fabrieksaardappelen vaak 1:2 worden geteeld. De teelt van vollegrondsgroenten is ook sterk gebonden aan bepaalde streken gespecialiseerd in het voortbrengen van bepaalde produkten. Sla en kool komen in monocultures voor, evenals traditioneel in monocultuur geteelde gewassen als bollen of de overblijvende gewassen als gras, appels en asperges. Het voordeel van de waargenomen intensivering is het winstgevend houden van de bedrijfstak (Cevaal, 1981). Als nadelen gelden de soms lagere opbrengsten (Hoekstra, 1981; Scholte & Kupers, 1977 en 1978), de hogere kosten voortvloeiende uit de bestrijding van vruchtopvolgingsgebonden ziekten (PAGV, 1987) en de belasting van de natuur en natuurlijke hulpbronnen (Garner et al., 1986; Hoogsteen, 1986).

Figuur 1

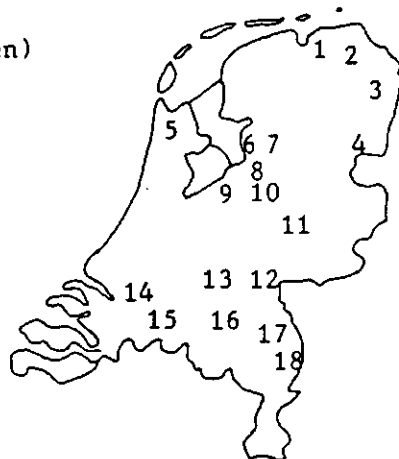
Schematische voorstelling van verschuivingen binnen de oppervlakten van akkerbouwgewassen gedurende de laatste tientallen jaren (Vrij naar L. ten Holte, 1987)



Het vruchtopvolgingsonderzoek in Nederland vindt met name plaats op bedrijven beheerd door het PAGV (de ROC's), Het IB en de LU (figuur 2). Onderzoeksinstellingen die zich op enigerlei wijze bezighouden met de vruchtopvolgingsproblematiek en door de bodem overdraagbare ziekteverwekkers zijn opgenomen in tabel 1. Binnen de NRLO zijn de volgende taakgroepen, waaronder de diverse werk-, project-, contact- en discussiegroepen vallen, van belang voor het onderhavige onderwerp: bodembioïogie, grasland- en ruwvoederproduktie, geïntegreerde plantaardige produktie, bouwplanvraagstukken, gewasbescherming, plantenveredeling en werking en bijwerking van bestrijdingsmiddelen.

Figuur 2. Proefbedrijven met vruchtopvolgingsproeven (niet noodzakelijkerwijze complete lijst).

Proefbedrijf	teelten
1 Feddemaheerd	pootgoed, bieten, granen
2 Borgherswold	(OBS, Smith, 1987)
3 Veendam	OBS (ontwikkeling bedrijfssystemen)
4 Valthermond	fabrieksaardappelen
5 Zwaagdijk	kool
6 De Waag	groente, waspeen, bollen
7 Lovinkhoeve	granen
8 Nagele	OBS
9 de Schreef	aardappelen, granen
10 PAGV-Lelystad	handelsgewassen, snijmais
11 Heino	snijmais
12 Wageningen-H.	aardappelen
13 Achterberg	snijmais
14 Westmaas	aardappelen, bieten, granen
15 Breda	sla
16 Kranendonk	gras, snijmais
17 Vredepeel	OBS, suikerbieten
18 Horstmetering	asperges



Ook in de buurlanden vindt vruchtopvolgingsonderzoek plaats, beschreven door Steinbrenner et al. (1985) in Muencheberg in de DDR met granen, aardappelen, suikerbieten en lucerne (gewasopbrengst en -ontwikkeling); door Obenauf & Roth (1985) ook in Muencheberg over de invloed van vruchtwisseling op het voorkomen van onkruiden in rogge; door Gotz et al. (1985) in Berlijn over de invloed van vruchtwisseling op het optreden van onkruiden in snijmais, gras, aardappelen en granen. In de BRD rapporteerden Graf (1983) en Schaeufele (1981) vruchtwisselings- en voorvruchteffecten op het optreden van rhizomanie in bieten en Bischoff (1985) meldde de opbouw van aaltjes bij de teelt van suikerbieten in nauwe rotaties. Ambolet (1983) en Cure et al. (1986) beschreven tarwemonocultuur en vruchtwisselingsproeven (met suikerbiet) in Frankrijk terwijl de Woburn- en Broadbalkproeven in het Verenigd Koninkrijk over bemesting en vruchtopvolging uitvoerig zijn beschreven door Widdowson et al. (1982) en Dyke et al. (1983) in de jaarverslagen van het proefstation in Rothamsted.

1.2. Vruchtopvolgningseffecten

Een verhoudingsgewijze opbrengstdaling van gewassen bij een bepaalde vruchtopvolgning kan het gevolg zijn van abiotische factoren als een verminderde bodemvruchtbaarheid (Widdowson et al., 1982; Dyke et al., 1983 en Hoekstra, 1986), een verslechterde structuur door reductieplekken (Groenwold & Breeuwsma, (1986) of door verdichting van de bouwvoor (van Loon et al., 1985) en door toenemende droogtestress, reden waarom in de Canadese prairies granen worden afgewisseld met braak om in het laatste geval water te sparen. Bepaalde vruchtopvolgningen kunnen leiden tot een toename van onkruiden en dan, ofwel door concurrentie met

Tabel 1. Onderzoeksinstellingen werkend aan biotische stress

1	CABO	Wageningen	10	LUW fytopathologie
2	Hilbrandlab	Assen	11	LUW landbouwplantenteelt
3	IB	Haren	12	LUW microbiologie
4	IPO	Wageningen	13	LUW nematologie
5	IRS	Bergen op Zoom	14	LUW VPO
6	ITAL	Wageningen	15	PAGV Lelystad
7	LBO	Lisse	16	StiBoKa Wageningen
8	LUW Bodemkunde & geologie		17	SVP Wageningen
9	LUW Bodemkunde & plantevoeding		18	WCS Baarn

het gewas om ruimte, licht, water en voedingsstoffen tot opbrengstvermindering aanleiding geven (Obenauf & Roth, 1985; Gotz et al., 1985), dan wel door allelopathische reacties de opname van voedingsstoffen en groei verstoren als het geval schijnt te zijn bij kweek (Agropyron repens) in maïs (Rice, 1983). Vaak is de oorzaak van de opgetreden opbrengstdaling bepaald onduidelijk gebleven en wordt deze aan nog onbekende pathogenen (Scholte & Kupers, 1977; Schippers et al., 1985) bij respectievelijk de zelfonverdraagzaamheid van rogge op lichte zandgrond en bij aardappel in de Flevopolder, of aan allelopathische reacties als bij aspergemoetheid (Rice, 1983) toegedicht. De enigma's blijken soms bij het lezen van verschillende artikelen van dezelfde auteurs als Scholte & Kupers (1977, 1978) bij het beschrijven van zelfonverdraagzaamheid van rogge op het proefveld in Wageningen-Hoog stellen dat: "...neither fungi nor nematodes caused yield depression...", terwijl dezelfde auteurs in 1984 gewagen van: "...soil fungi appeared to be the major factor..." Ook verschillende auteurs werkend aan dezelfde proef op "De Schreef" (Hoekstra, 1981) als Schirring (1987), Scholte et al. (1984) en Scholte (1987) wijten de opbrengstdaling van aardappel voornamelijk aan het optreden van Verticillium

dahliae, Colletotrichum coccodes en Streptomyces scabies, terwijl Schippers et al. (1986, 1987) en Bakker et al. (1986, 1987) het optreden van Pseudomonas spp. grotendeels verantwoordelijk stellen.

Tabel 2. Belangrijke bodemziekten per gewas (naar: Mulder, 1987)

gras	mais	granen	peen	witlof	veldboon	boon	kool	zaaiuien	erwten	suikerbieten	aardappelen	
●	●				○			○				Voetziektencomplex
								○				Wortelbrandcomplex
○	○	○		○				○	○	○		<i>Colletotrichum coccodes</i>
●	●	●										<i>Fusarium</i> spp.
			●	●						●		<i>Gerlaghia nivalis</i>
○	○		○	○				○	○			<i>Helicobasidium purpureum</i>
												<i>Pythium</i> spp.
							○					<i>Plasmodiophora brassicae</i>
							○					<i>Phytophthora</i> spp.
			●	●						○		<i>Rhizoctonia solani</i>
			●	●	●	●		●	●	●		<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>
									●	●		<i>Streptomyces scabies</i>
								○				<i>Sclerotium cepivorum</i>
			●	●	●	●		●	●			<i>Verticillium</i> spp.
												○ Ratelvirus
									○			Rhizomanievirus
○	○			○		●		○	●	○		○ Cysteaaltjes
			●	●	●	●		●	●	●		● Nrd.wortelknobbelaaltjes
●	●											● Graswortelknobbelaaltjes
			●		●	●		●	●			● Wortellesieaaltjes
○	○	○					●	●	●	●		● Vrijlevende wortelaaltjes

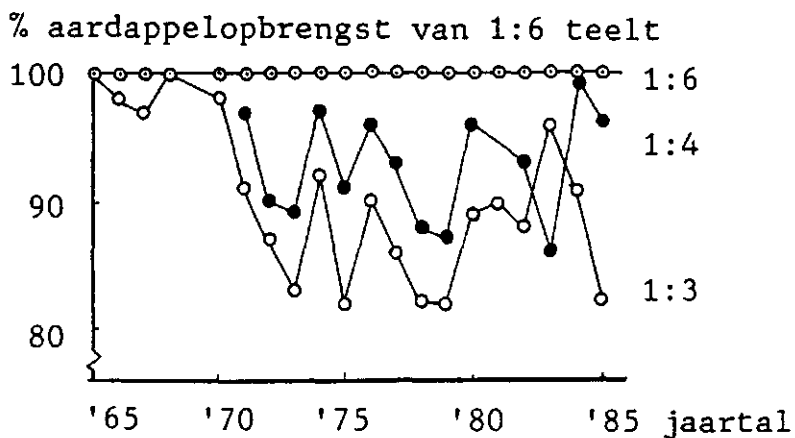
○ niet gemeenschappelijke, ● gemeenschappelijke primaire en
○ gemeenschappelijke doch secundaire pathogenen

Toch ondervindt het betoog, dat ziekteverwekkers die in versterkte mate optreden bij bepaalde gewassen (tabel 2) in vernauwde vruchtwisselingen (biotische stressfactoren) verantwoordelijk zijn voor het grootste gedeelte van de opbrengstdaling, weinig weerstand. Dit ook omdat andere vormen van stress als onkruiden en onderbemesting sneller worden onderkend en ook gemakkelijker zijn te bestrijden.

1.3. Verliezen

Verliezen in samenhang met vruchtopvolgving zijn van velerlei aard. De aanduidingen van Zadoks en Schein (1979) volgend, kunnen potentiële verliezen, optredend in afwezigheid van bestrijding, van belang zijn daar waar bestrijding technisch of economisch niet mogelijk is of geen effect sorteert en waar

verandering van bouwplan financieel niet voordelig is. Bovendien wordt de schade ook niet altijd onderkend en waardoor geen bestrijding plaatsvindt. Actuele verliezen bestaan uit primaire directe verliezen als de opbrengstvermindering door het handhaven van te nauwe rotaties (bijvoorbeeld: 27% bij aardappel (O'Sullivan, 1978), 21% bij suikerbiet (Bischoff, 1985), 30% bij rogge (Scholte & Kupers, 1977, 1978), 20% bij erwt, 19% bij veldboon, en 12% bij maïs (Huiskamp, 1987) en tot 20% bij tarwe (Ambolet, 1983). De figuren 3 en 4 tonen voor twee gewassen een typisch verloop in de tijd. Volgens Hoekstra (1981) handhaaft de opbrengstvermindering bij aardappelen zich in de Flevopolder door de 1:3 teelt op 15%, iets meer in droge en iets minder in natte jaren, wat meteen aanduidt dat biotische stress belangrijker is in samenhang met abiotische stress. Bij continue teelt van tarwe wordt vaak een sterke daling van de opbrengst in het tweede en derde jaar gevonden die weer ten dele verdwijnt bij voortzetting van de continue teelt. Dit verschijnsel, ook waargenomen door de RIJP bij aanvang van de verbouw van tarwe na drooglegging schijnt te zijn te wijten aan het optreden van hyperparasieten en ook wel insecten (Chet & Henis, 1985; Curl et al., 1985) van de verantwoordelijke ziekte, met name van Gaeumannomyces graminis var. tritici (tarwehalmdoder). Kwaliteitsverlies als het optreden van rhizoctonia sclerotiën op aardappel (Jager, 1986), de kosten voor bestrijding voor of tijdens de groei (PAGV, 1987, Heijbroek et al, 1985) en het vervangen van een meer winstgevende cultivar als Bintje door een minder winstgevend AM ras als Gigant zijn ook primaire directe verliezen. Secundaire directe verliezen zijn verliezen die voortkomen uit het verhogen van het inoculumpotentiaal van pathogene bodemorganismen (die in een vervolgzizoen voor opbrengstderving zouden kunnen zorgen) en de bestrijding daarvan.

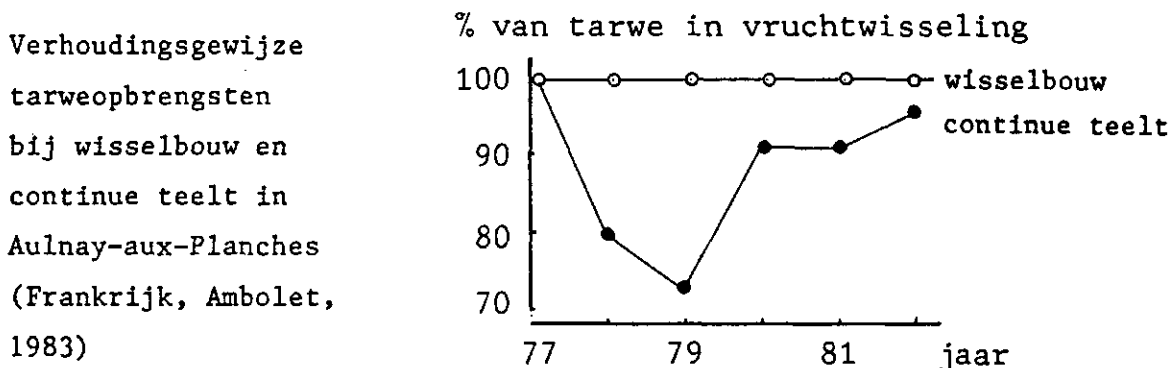


Figuur 3.

Verhoudingswijze
aardappelopbrengsten
(> 35 mm) op "De Schreef"
(naar Schippers et al.,
1987)

Indirecte verliezen, optredend in de sociale sfeer niettegenstaande een min of meer geslaagde bestrijding, zijn bijvoorbeeld verliezen die optreden als het Verenigd Koninkrijk als quarantainemaatregel aardappelpootgoed uit die gedeelten van Nederland weert waar besmetting met het rhizomanievirus bij suikerbieten voorkomt. Vervuiling van oppervlaktewater door bodemontsmettingsmiddelen zijnde verliezen toegebracht aan de natuurlijke omgeving alsook de kosten verbonden aan het hier geschrevene zijn evenzovele voorbeelden van indirecte verliezen veroorzaakt door biotische bodemstressfactoren.

Figuur 4.



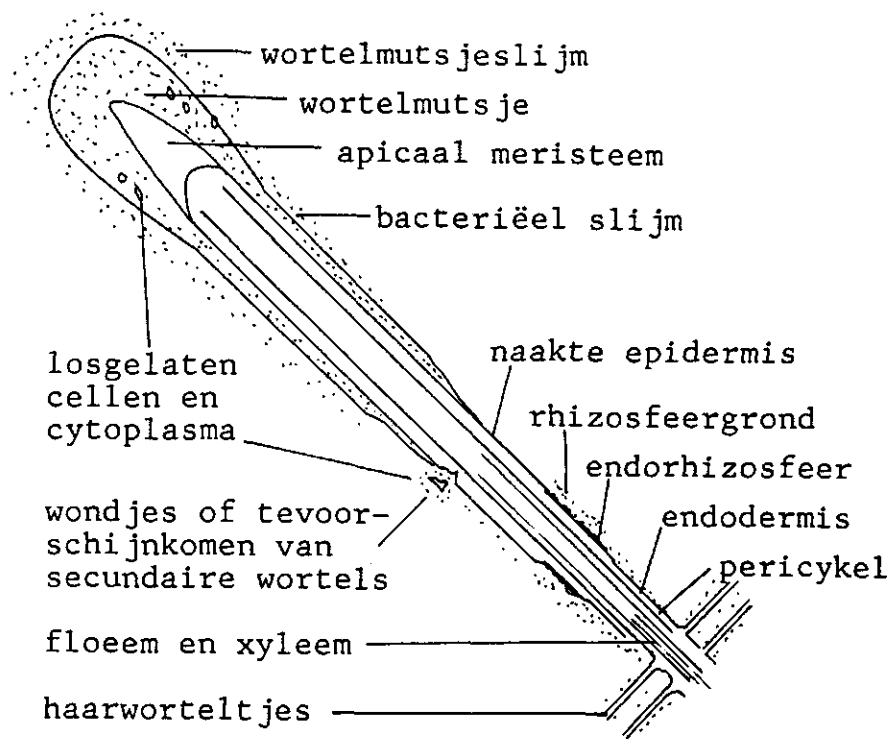
2. DE WORTEL

2.1. De rhizosfeer

Bodemziekten infecteren de plant via de wortel en vele ziekteverwekkende en niet ziekteverwekkende organismen hebben parasitaire en symbiotische relaties met de plantewortel. Die relaties vinden voornamelijk plaats in de niet verkurkte delen van de wortel, het wortelpuntje, de wortelharen en de rhizosfeer (figuur 5). De rhizosfeer, zo genoemd door Hiltner (1904) laat zich als volgt indelen (Balandreau & Knowles, 1978):

- het wortelslijm (mucigel), bestaande uit waterbindende polysacchariden;
- de (kale) epidermis waar het slijm minder wordt geproduceerd en verdwijnt door toedoen van de rhizosfeerbacteriën;
- de endorhizosfeer waar bacteriën en schimmels het wortelweefsel binnendringen;
- de rhizosfeergrond met meer micro-organismen dan in de rest van de bodem.

Figuur 5. Schematische weergave van de wortelpunt (vrij naar Balandreau & Knowles, 1978; Rovira et al., 1983 en Scott, 1987).



Naast de produktie van groeistoffen voor de plant als auxines, gibberellines, cytokinines alsook remstoffen als abscissines en IAA gestimuleerde ethyleensynthese (Street et al. 1978), scheiden de wortels materiaal af ten behoeve van de microbiële activiteit in de rhizosfeer (Hale et al., 1978) door:

- afscheiding, afhankelijk van de membraanpermeabiliteit als beïnvloed door de pH, ionenconcentratie, zuurstof, watervoorziening en temperatuur van de bodem, alsook van de toestand van de plant als beïnvloed door licht, groeistofregulatie en biotische factoren waaronder virussen;
- lekken als aangetoond met ^{14}C fotosynthaten;
- losgelaten cellen en stukjes weefsel;
- verwonding door micro- en microbiële activiteit, cultuurmaatregelen en schuren veroorzaakt door groeien en omgevingsfactoren als krimpen en rekken door temperatuur en vochtverschillen.

Naast een directe opname van dit materiaal, afkomstig van de wortels, door bodemmicroflora en -fauna aangetoond met ^{14}C verdeling naar spruit, wortel, bodem en microbiële biomassa door Merckx et al. (1985, 1988), vindt ook exudatie plaats van stoffen die ertoe dienen plantevoedingsstoffen in de nabijheid van de wortel meer beschikbaar te maken (Clarkson, 1985):

- polysacchariden, die het contact tussen wortel en bodem verhogen en tevens gronddeeltjes doen samenklonteren, wat erosie helpt bestrijden in droge streken;
- zuren waardoor lupines en koolsoorten met protonen fosfaat oplossen in fosfaatarme gronden;
- enzymen zoals fosfatase dat uit de celwand kan lekken en in de grond kan bijdragen aan de hydrolyse van fosfaatesters.

In de grond maken deze wortellexudaten deel uit van de reeds aanwezige organische bestanddelen in de humus, bestaande uit aminozuren, purines, pyrimidines, aromaten, uronzuren, suikers en organische zuren (Alexander, 1977) en dienen zij ook als substraat voor de bodemmicro-organismen.

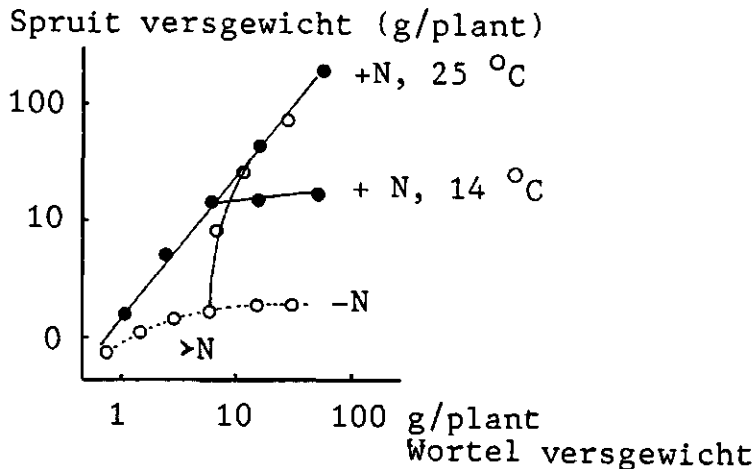
2.2. De wortelfunctie

Wortels treden op als de belangrijkste bemiddelaar tussen de bron van voedingsstoffen en water (de bodem) en de andere delen van de plant; zij verlenen steun en opslagorganen om periodes van stress te overbruggen en zij dienen als waard voor parasitaire en symbiotische micro-organismen (Warembourg & Morall, 1978). Van de energie, in de vorm van koolhydraten getransporteerd van de bovengrondse delen naar de wortels, worden gedeelten gebruikt voor respiratie, exudatie (soms tot 10% van de geproduceerde drogestof), koolstofallocatie naar organismen in de rhizosfeer (Rhizobium, mycorrhizae en ziekteverwekkers) en voor de wortelgroei. Nog steeds volgens dezelfde auteurs is aangetoond dat de ademhaling in het wortelmilieu toeneemt wanneer aan steriele potgrond micro-organismen worden toegevoegd. Dit duidt op C-allocatie naar deze organismen. Naast ademhaling voor de groei en het onderhoud dient een deel van de energie (onder normale omstandigheden ongeveer 60% van de totale wortelademhaling, Veen (1981)) voor de ionenabsorptie door plantecellen. Draggers zorgen hierbij voor het transport van ionen door membranen die een barrière vormen voor diffusie (Clarkson, 1974). Onder gunstige omstandigheden kan de verhouding tussen de concentraties van zouten binnen en buiten de cel een factor 10.000 of meer bedragen. Een minimale waarde voor de benodigde energie om zout in een richting te pompen die thermodynamisch "bergopwaarts" is, is ruim 22 kJ/mol, wat in dezelfde orde van grootte is als de 29 kJ/mol die bij de verademing van 1 mol ATP naar ADP + P vrijkomt (Epstein, 1972).

De grootte van het wortelstelsel zou worden bepaald door het functioneel evenwicht dat bestaat tussen de spruit en de wortel in afhankelijkheid van omgevingsfactoren en het ontwikkelingsstadium van de plant (Brouwer, 1983). Figuur 6 illustreert dit verschijnsel bij maïs voor het temperatuur- en stikstofeffect. Brouwer neemt aan dat bij ongestoorde groei wortel en spruit om

koolhydraten en mineralen concurreren en dat het meest wordt voldaan aan de vereisten van het orgaan dat het dichtst bij de bron is gelegen. Zo leidt de vermindering van de hoeveelheid blad of licht meer de groei van de wortels en leiden nutriënten- en droogtestress alsook de verwijdering van wortels de groei

Figuur 6.



Spruit/wortel-verhoudingen van normaal opgroeiende maïsplanten en planten waaraan periodiek N werd onthouden of waarbij het groeipuntje tot 14 graden werd gekoeld (naar Brouwer 1983).

van de spruit het meest. Een andere verandering van het wortelmilieu, zoals de toegenomen weerstand, leidde tot kortere, maar dikkere wortels (Veen, 1982), waarbij het totale wortelgewicht bij potproeven niet veranderde, maar het negatieve effect van P- en K-tekort op de spruitgroei wel toenam (Boone & Veen, 1982). Onder optimale omstandigheden hebben planten een overcapaciteit van wortels welke gedeeltelijke bescherming biedt tegen stress (Veen, 1977); dit blijkt ook uit het feit dat nog voldoende voedingsstoffen voor normale groei worden opgenomen als ze slechts aan een deel van het wortelstelsel worden aangeboden (de Jager, 1982). De bewortelingsgraad en -diepte varieert in afhankelijkheid van gewas, groeistadium, grondsoort en de nutriënten- en waterstatus van de grond. Vos en Groenwold (1986) vonden een voortschrijdende bewortelingsdiepte tot 80-100 cm bij rijpheid van de aardappel waarbij het afsterven van de wortel 50 tot 60 dagen na opkomst vanaf de bovenste bodemlaag inzette. Een heterogene verdeling van de wortels kan onder meer het gevolg zijn van onregelmatigheden in de bodem als reductieplekken (Groenwold & Breeuwsma, 1986), compactie van ploegzolen (van Loon et al., 1985) of juist door afwezigheid daarvan (Bakermans & de Wit, 1972).

3. BEDRIJVGHEID IN DE BODEM

3.1. Indeling van micro-organismen

Alexander (1977) classeerde het bodemleven in vijf groepen:

- bacteriën, die talrijker zijn dan de 4 andere groepen samen, maar minder dan de helft van de microbiële biomassa van de bodem uitmaken; zo is onder een grasmat tot een diepte van 30 cm tussen 32 en 76 g/m.m drogestof afkomstig van bacteriën gevonden en tussen 84 en 117 g/m.m van schimmels (Parkinson, 1973); bacteriën, hoewel moeilijk te lokaliseren (Foster, 1985) zijn vooral geconcentreerd rond de wortel waar 10(EXP)10 bacteriën per g grond zijn waargenomen terwijl een vijf maal zo lage concentratie normaal zou zijn in die zelfde grond (Clarke, 1967);
- actinomyceten, een levensvorm tussen bacterie en schimmel, eencellig dun mycelium producerend;
- schimmels vormen de grootste massa van het microbiële bodemleven;
- algen, komen voor waar voldoende vocht en licht is voor foto-autotrofie;
- protozoën, de eenvoudigste vorm van dierlijk leven, zich voedend met algen, protozoën en bacteriën.

De virussen met bacteriën, actinomyceten, planten en dieren als waard worden hier buiten beschouwing gelaten.

Er bestaan diverse systemen voor de relaties tussen de verschillende micro-organismen en plantewortels, ervan afgezien of de betreffende rhizosfeer-micro-organismen heilzaam (sympiotisch), schadelijk (pathogeen) dan wel geen effect op de plant hebben (Dommergues, 1978):

- symbiose met wortelknolletjes bij leguminosen waarbij de rhizobiumbacterie als endofyt stikstof bindt;
- symbiose met actinomyceten als endofyten bij niet-leguminosen als de els (Alnus sp.) waarbij ook stikstofbinding plaatsvindt;
- ectomycorrhizae voorkomend bij boomsoorten (Marx et al., 1978);
- endomycorrhizae voorkomend bij de meeste plantesoorten;
- symbiose tussen wortel en algen (Cycas, Macrozamina);
- rhizosfeersystemen die plantengroeibevorderende en schadelijke micro-organismen kunnen bevatten;
- invasie door pathogenen zoals vele schimmelsoorten, bacteriën (Agrobacterium, Corynebacterium, Erwinia, Pseudomonas en Xanthomonas) en door een actinomyceet (Streptomyces spp.).

3.2. Plantengroeibevorderende micro-organismen

Een heilzame werking van micro-organismen in de bodem kan berusten (Lynch, 1976; Gaskins et al., 1985) op het oplosbaar maken en ter beschikking stellen van de wortel van mineralen, op de stikstofbinding, op het voortbrengen van groeibevorderende hormonen en het onderdrukken van ziekteverwekkers.

Het verhogen van concentraties van slecht oplosbare ionen en verbindingen zoals fosfaat-ijzerzouten door vrijlevende rhizosfeer-micro-organismen wordt niet van groot belang geacht, omdat de plant zelf deze concentraties ook kan verhogen in de rhizosfeer (Tinker, 1980). Inoculaties met Azospirillum (Gaskins et al., 1985) hebben dan ook zeer wisselend succes gehad. Wanneer niet gesteriliseerde grond werd vergeleken met gesteriliseerde grond (Barber, 1978) bleek de fosfor- en zwavelopname door de plant gereduceerd te zijn vanwege een gedeeltelijke opname van deze stoffen door de micro-organismen. Nitraatopname nam er door toe, maar de ammoniakopname nam weer af door hun aanwezigheid. Mycorrhizaschimmels zijn meer betrokken bij inorganische plantevoeding. Er zijn drie hoofdtypes (Gerdemann, 1975):

- ectotropische mycorrhizae van de Pinaceae, Myrtaceae en Fagaceae;
- ericamycorrhizae van de Ericaceae en de Epacidaceae;
- vesiculaire-arbusculaire (VA) mycorrhizae (Phycomyceten van de familie Endogonaceae) op de meeste andere planten behalve Brassicaceae.

Mycorrhizae nemen koolhydraten op van de plant, maar kunnen de fosfaatopname van de plant bevorderen, zoals aangetoond met 32-P-opname (Hayman, 1983), mogelijk door vergroting van het externe absorberende oppervlak van de wortel en door vergrote beschikbaarheid van het element. De auteur suggereert voorts dat stikstofbindende bacteriën door mycorrhizae gestimuleerd kunnen worden of in geval van orchideeën zelfs kunnen worden verteerd. Schoenbeck (1979) vond dat celwanden versterkt werden door mycorrhizae, wat meer bescherming bood tegen schimmels en nematoden, maar dat door de verhoogde fosfaatopname, de plant gevoeliger werd voor schimmels en virusziekten in het blad.

Bothe et al. (1983) tabuleerden de vrijlevende stikstofbindende bacteriën waaronder Azospirillum, Azotobacter, Baccillus, Clostridium, Derxia en Klebsiella. Bij inoculatieproeven met dit soort materiaal werden echter geen of inconsistente resultaten behaald (Gaskins et al., 1985). Bothe et al. (1983) vervolgden met de symbiotisch stikstofbindende systemen en associaties welke de benodigde energie (Beevers & Hageman, 1983) geleverd krijgen van de waardplant, zoals de Rhizobium bij leguminosen, actinomyceten bij een aantal boomsoorten en blauw-groene algen (Nostoc) bij korstmossen. In het review van Bothe cum suis staan tevens schattingen van de hoeveelheden gebonden stikstof. Dit varieert van 40-160 kg/(ha jaar) voor rhizobiumsymbiose, 50-180 kg/(ha jaar) voor

symbiose van actinomyceten, 80-120 kg/(ha jaar) voor de vrijlevende blauwgroene algen en minder dan 1 kg/(ha jaar) voor de vrijlevende *Azotobacter*, *Clostridium* en andere vrijlevende stikstofbinders.

Denitrificatie in de rhizosfeer kan heilzaam zijn waar plaatselijk toxisch hoge concentraties voorkomen en het kan geschieden door Alcatigenes, Baccillus en Pseudomonassoorten volgens Gamble et al. (1977) aangehaald door Gaskins et al. (1985). De rol van groeibevorderende hormonen is nog weinig begrepen (Gaskins et al., 1985) en is nog niet aangetoond te velde, hoewel toevoeging van door hitte gedode bacteriën de groei van zaailingen bevorderde, wat er op duidt dat er sprake kan zijn van stoffen die de groei beïnvloeden, naast een activiteit in samenhang met microbiële aanwezigheid.

De onderdrukking van ziekten door bodemmicro-organismen lijkt te berusten op drie mechanismen gebaseerd op 1) competitieve interacties, 2) antibiotische werking en 3) hyperparasitisme. Als voorbeeld van competitieve interactie geldt kolonisatie van tarwewortels door bacteriën van de genus Pseudomonas (Schroth & Hancock (1982), die ijzerchelaterende verbindingen produceren (sideroforen) die een grote affiniteit voor Fe^{3+} ionen hebben. Daarmee zou ijzer beperkend worden voor de ontwikkeling van Gaeumannomyces graminis en inderdaad trad dit organisme meer op bij toediening in de vorm van Fe^{III} -EDTA. Succesvolle kolonisatie van de wortels door deze bacteriën zou (Dijkstra et al., 1987) minder afhangen van actieve migratie en dispersie naar en op het worteloppervlak, maar meer van het vermogen om zich snel te vermeerderen op de wortel na de passieve verplaatsing van het wortelpuntje en strekkende cellen. Bacterisatie van aardappels met geselecteerde isolaten van Pseudomonas putida en P. fluorescens met antibiotische werking tegen Erwinia carotovora resulteerde in een geslaagde kolonisatie waarbij Pseudomonas na twee maanden het overheersende bacterie werd in de rhizosfeer van de aardappel, leidend tot een verbeterde opkomst en groei (Logan & Cooke, 1985) en opbrengstverhogingen tot 30% (Burr et al., 1978; Xu & Gross, 1986). Howie & Echandi (1983) rapporteerden 23 - 100% gewichtstoename van de spruit en 23-178% van de wortel in kasproeven. Op het veld werd als gevolg van Erwinia onderdrukking slechts in twee van de drie proeven een significante opbrengstverhoging gevonden. Bij de vruchtopvolgingsproeven op "De Schreef" (Hoekstra, 1981) zouden volgens Geels & Schippers (1983), Geels et al. (1986), Schippers et al. (1985, 1986, 1987), Bakker et al. (1986) en Bakker & Schippers (1987) aardappelgroeiremmende pseudomonaden optreden die door plantengroeibevorderende Pseudomonasisolaten (die de schadelijke soort ijzer onthoudt door siderofoorproduktie) worden verdrongen. Bacterisatie van pootgoed heeft op het veld soms geleid tot verhoogde opbrengst bij pootgoedrooiingen en nog niet bij latere oogsten van consumptieteelt. Miller et al. (1987) vonden dat voor bepaalde bodemziekten gevoelige gewassen (bijvoorbeeld) maïs voor *Fusarium*

spp.) gevoelige cultivars de ontwikkeling stimuleerden van bacteriën in de rhizosfeer met een dergelijke samenstelling (Baccillus, Pseudomonas fluorescens, Coryneform en Actinomyceten) dat de ziekteverwekkers in de buurt van de wortel gestoord werden in hun ontwikkeling.

Antibiotische werking en infectie van pathogenen met een hyperparasiet als mechanisme van plantengroeibevordering wordt vaker waargenomen. Zo leidde inoculatie van potten met een isolaat van Pseudomonas fluorescens (B10 van Wadi & Easton, 1985) tot een verhoogde drogestofproductie, maar had deze geen effect op Verticillium dahliae, terwijl de isolaten 4 en 45 een negatief effect hadden op de schimmel en de drogestofopbrengst nog meer verhoogde. Deibel- van Schijndel (1983) vond iets minder omval en een iets betere beginontwikkeling bij biet als negatief gevolg van twee Pseudomonas isolaten, een dat een antibioticum en een ander dat siderofoor produceerde, op de bodemschimmels Aphanomyces sp. en Pythium spp.. Jager & Velvis (1984, 1985, 1986), van den Boogert en Jager (1984) en Jager (1986), Velvis (1985) en Velvis & Jager (1983) testten rhizoctoniabestrijding op aardappel met verschillende hyperparasitaire schimmels waarbij gevonden werd dat een poterbehandeling met Gliocladium roseum en Trichoderma hamatum geen bescherming boden onder veldomstandigheden, Hormiactus fimicola had enig effect bij lagere temperaturen en Verticillium biguttatum bij hogere temperaturen. De sclerotia-index daalde tot de helft bij inoculatie met V. biguttatum terwijl het gecombineerd met een toepassing van 20% van de aanbevolen dosis Pencycuron het resultaat nog aanzienlijk verbeterde.

Hyperparasitisme van bodemschimmels op meercellige organismen (aaltjes) vindt reeds commerciële toepassing bij de bestrijding van wortelknobbel- en cysteaaltjes door Paecilomyces lilacinus (Davide & Zorilla, 1984). Ook in onbehandelde velden kunnen schimmels de aaltjespopulaties in bedwang houden: Verticillium clamidosporum en Cilindrocarpon destructans hielden het bietecysteaaltje (*Heterodera schachtii*) op een bepaald aanvaardbaar niveau in een 18-jarige continue bietenteelt (Heijbroek, 1983).

3.3. Schadelijke bodemmicro-organismen

Schadelijke bodemmicro-organismen worden wel "minor pathogens" (Suslov & Schroth, 1982) genoemd als ze verhoudingsgewijs weinig symptomen en geringe schade teweegbrengen, deel uitmaken van de microflora van de rhizosfeer en niet licht zijn aan te wijzen. Dit in tegenstelling tot "major pathogens", ziekteverwekkers die duidelijke symptomen en schade bij het gewas te zien geven en gemakkelijker als veroorzaker zijn aan te wijzen. Deze laatste komen ter sprake in Hoofdstuk 4: vruchtopvolgingscomplexen. Salt (1979) definieert minor pathogens als schimmels die geen ziektebeeld geven en geïsoleerd kunnen worden van

ogenscheinlijk gezonde worteldelen, in tegenstelling tot major pathogens die de endodermis binnendringen en weefsel ten gronde richten. Minor pathogens:

- beperken zich tot juveniel weefsel als wortelharen, wortelpuntjes en cortexcellen (Olpidium, Rhizophydium, Polymixa);
- hebben een wijdverbreid waardplantbereik;
- veroorzaken een schade aan de waard die afhangt van de omgevingsomstandigheden en van de groeikracht van de waard (Fusarium spp., Pythium arrhenomanes);
- duidelijke symptomen ontbreken als bijvoorbeeld Pythium, Rhizoctonia cylindrocarpon en Fusarium optreden als minor pathogen.

Het is waarschijnlijk dat vele schadeverwekkers reeds als minor pathogen in de rhizosfeer aanwezig zijn en op latente wijze schade toebrengen zoals tot uiting komt bij de opbrengstderving bij nauwe vruchtwisselingen. Tot grote schade en uitdrukking van de ziekte kan het komen als de externe omstandigheden drastische wijzigingen ondergaan: (a)biotische stress. Grondontsmetting heeft bij het optreden van minor pathogens wel enig effect, maar het leidt wel vaak tot herkolonisatie door vervanging met een voor de biocide tolerantere soort of type (Bollen, 1979) waarbij de aard van de bodem een belangrijke rol speelt (Griffin, 1985).

Gaskins et al. (1985) redeneerden dat door microbiële activiteit geproduceerde fytotoxische concentraties van ammonia, waterstofsulfide, kooldioxide, organische zuren, groeiregulerende stoffen, aminozuren en antibiotica (stoffen met een cryptisch effect) schade toebrengen wanneer voor de plant ongewone omstandigheden als hoge temperaturen of wateroverlast de bacterie aanzetten tot de produktie van extra hoge concentraties van deze schadelijke stoffen en bijdragen aan een verminderd vermogen van de wortels om de bodem te detoxificeren. Van de Geijn en van Maaren (1986) ontwikkelden een biotoets op een voedingsbodem in een petrischaaltje om zulke stoffen op (sub)toxisch niveau aan te tonen met een effectief bereik van complete remming van de wortelgroei tot normale ontwikkeling. De produktie van HCN (blauwzuur) door pseudomonaden, mogelijk verantwoordelijk voor een deel van de opbrengstderving bij aardappelen in een te nauwe vruchtwisseling (Schipper et al. 1978), hoort waarschijnlijk ook thuis in de opsomming van Gaskins et al. (1985).

De aanwezigheid van een minor pathogen dat in potentie een duidelijk ziektebeeld kan geven, zoals Verticillium dahliae, kan onder goede omstandigheden voor gewasgroei weinig schade doen (Schirring, 1987), maar onder droge omstandigheden tot volledige expressie komen en schade veroorzaken doordat het aanleiding geeft tot een vervroegd afsterven van het gewas. Ten slotte heet het Verticillium syndroom in Amerika PED (potato early dying syndrome, Perry & Evert, 1983). Het omgekeerde komt ook voor: Aphanomyces als major pathogen in

het begin van het groeiseizoen waarbij symptoomexpressie zichtbaar is als uitval van kiemplantjes, maar de plantjes die het juveniele stadium te boven komen, groeien ogenschijnlijk gewoon door, maar dragen de schimmel wel mee als minor pathogen (Schaeufele, 1981). Aan de rol van schadelijke rhizobacteriën als vermindering van de groei van het gewas bij suikerbiet is gewerkt door Suslov & Schroth (1982). Zaadinoculatie met Enterobacter, Klebsiella, Citrobacter, Flavobacterium en de fluorescerende pseudomonaden P. chitorii en P. vividiflava. Op het veld werd verminderde kieming, wortelvergroeiingen, -lesies en -groeivermindering alsook een toegenomen aantasting door pathogene schimmels gevonden. Schirring (1987) veronderstelt dat een onbekende microbiële activiteit op "De Schreef" de fosforopname verstoort en het gewas daardoor gevoeliger maakt voor aantasting door Verticillium dahliae. Mogelijk spelen fluorescerende pseudomonaden (Schipper et al., 1987) hier de rol van de onbekende microbiële activiteit.

3.4. Meercellige bodemorganismen: aaltjes

De vier groepen aaltjes, cysteaaltjes (Globodera en Heterodera), wortelknobbelaaltjes (Meloidogyne), stengelaaltjes (Ditylenchus) en vrijlevende aaltjes (Pratylenchus spp., Rotylenchus spp. en Trichodorus spp.), tasten gewassen aan (tabel 3). De mate van aantasting komt kwantitatief tot uitdrukking in de vergelijking van Seinhorst (1965) $Y=Y_{min}+(Y_{max}-Y_{min})Z(EXP)(P_i-T)$ waarin Y de opbrengst is bij de aanvangstdichtheid van de nematoden P_i , Y_{max} de opbrengst in afwezigheid van nematoden, Y_{min} de laagste opbrengst bij de grootste nematodendichtheid, T de tolerantiegrens. Z is een constante kleiner dan 1 en vertegenwoordigt het aandeel van groeivermindering van de plant veroorzaakt door een nematode. Het is hierbij niet duidelijk welke rol interacties met abiotische stressfactoren spelen en later zal Seinhorst (1981) dan ook ver-

Tabel 3. Vermelding van schade door aaltjes in de literatuur

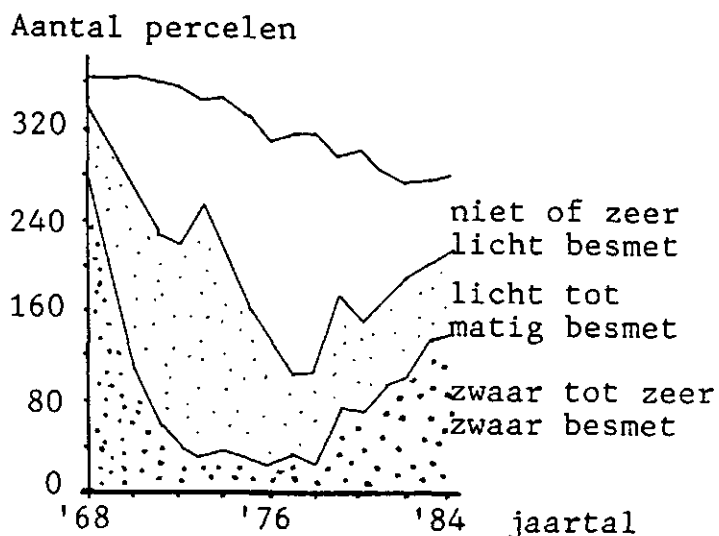
Aard-appel	Suiker-biet	Tarwe	Mais	Gras-land	
	x				<i>Heterodera trifolii</i>
	x				<i>Heterodera schachtii</i>
		x	x	x	<i>Heterodera avenae</i>
x					<i>Globodera rostochiensis</i>
x					<i>Globodera pallida</i>
x	x	x		x	<i>Meloidogyne naasi</i>
x	x				<i>Meloidogyne hapla</i>
x	x		x	x	<i>Ditylenchus dipsaci</i>
x	x		x	x	<i>Ditylenchus</i> spp.
x		x	x	x	<i>Pratylenchus</i> spp.
			x		<i>Paratylenchus</i> spp.
		x		x	<i>Rotylenchus</i> spp.
x	x	x		x	<i>Trichodorus</i>

schillende mechanismen van schadeverwekking door aaltjes bespreken. Een meer kwalitatieve relatie tussen aaltjes en waardplanten, waarbij de agressiviteit van het aaltje en de gevoeligheid van de waard tot uitdrukking worden gebracht (Dropkin & Nelson, 1960, aangehaald door Wallace, 1963) in "goede" en "slechte" groei, leidde tot het indelen van soorten en cultivars in tolerante en vatbare, resistente en intolerante populaties. Resistentie zou ten dele kunnen berusten op factoren in de wortel, maar ook in van het blad naar de wortel getransporteerde stoffen (Trudgill, 1987). Bij tolerantie en zelfs bij resistentie zou er sprake kunnen zijn van een minor-pathogen-activiteit en zou verholen schade kunnen optreden in afhankelijkheid van de mate van doorworteling van de grond (Rawsthorne & Brodie, 1986; Tuitert & Molendijk, 1987) nodig als substraat, maar ook dienend ter lokking van bijvoorbeeld het aardappelcysteaaltje (Ward et al., 1985).

Het besmettingsniveau van het geel en wit aardappelcysteaaltje, respectievelijk Globodera rostochiensis en G. pallida in de veenkoloniën is sterk gedaald tussen 1968 en 1972, maar het neemt sinds 1978 weer toe (figuur 7) vanwege het op de voorgrond treden van de pathotypen Pa-2 en -3 waartegen geen resistentie was ingekruisd (Mulder & Veninga, 1986). Deze situatie wordt nog verergerd door een versnelde opkomst van het noordelijk wortelknobbelaaltje (Meloidogyne sp.) volgens Brussaard (1987). Bij suikerbieten doet zich een eendere situatie voor (Heijbroek et al., 1985) met de opkomst van het geel bietecysteaaltje (Heterodera trifolii f.sp. betae) naast het wit bietecysteaaltje (Heterodera schachtii). Bovendien is resistentie tegen beide aaltjes niet licht voorhanden (Heijbroek, 1977) en worden ook aaltjes die vrijlevende bieten aantasten steeds wijder verbreid.

Figuur 7.

Verloop van het besmettingsniveau met het aardappelcysteaaltje in de veenkoloniën (vrij naar Mulder & Veninga, 1986).



Vrijlevende aaltjes komen onder andere voor bij snijmaïs. Maenhout et al. (1983) vonden bij 242 monsters van verschillende teeltgebieden dat bij maïs het optreden van Pratylenchus, in volgorde van belang P. crenatus, P. fallax en P. penetrans, afhing van de teeltfrequentie, terwijl het voorkomen van Tylenchoridae minder afhankelijk was van de teeltfrequentie. In een kwart van de monsters kwam Trichodorus, Rotylenchus, Heterodera en Meloidogyne voor. Overigens werd geen relatie gevonden tussen aaltjesdichtheid en het optreden van wortelnecrose. Scholte & s'Jacob (1983) vonden geen verhoging van de opbrengst van maïs in potproeven en ten Hag et al. (1983a) niet op het veld na toediening van een nematocide, dus na aaltjesdoding, erop duidend dat bij snijmaïs aaltjes zelfs niet van belang waren als minor pathogen. Wel vonden ten Hag et al. (1983b) dat toediening van drijfmest de wortelaantasting veroorzaakt door pathogene bodemschimmels, bij continue maïsteelt verminderde. Vrijlevende aaltjespopulaties (Pratylenchus) bij aardappel verminderden van 400 tot 20 nematoden per 100 g grond in 7 jaar in de vruchtwisselingsproef met aardappel, maïs en bieten; meloidogyne populaties bleven echter op een hoog niveau van 1000 nematoden per 100 g grond, een dichtheid die niet verminderde door afwisseling met granen in de vruchtwisselingsproef op Wageningen-Hoog (Leijdens & Hofmeester, 1987).

Bestrijding van aaltjes vindt voornamelijk plaats door vruchtwisseling, waarbij bij aardappel ook rekening moet worden gehouden met de bestrijding van opslag (Aarts, 1981). Voor aardappel geldt een rotatiefrequentie van minimaal twee tot vier jaar, afhankelijk van de bestemming, rasgevoeligheid en toepassing van grondontsmetting (Hijink, 1972; Gewasbeschermingsgids, 1987). Ook bij suikerbieten, waarbij grondontsmetting in opkomst is, wordt deze geïntegreerd met andere gewasbeschermingsmethoden (Heijbroek 1975, 1979 en 1980).

4. VRUCHTOPVOLGINGSCOMPLEXEN

4.1. Aardappel

In de veenkoloniën is het aardappelcysteaaltje verantwoordelijk voor opbrengstdaling en grote kosten van bestrijding (Mulder & Veninga, 1986) terwijl een complex van schimmels, een actinomyceet en bacteriën (Schipper et al., 1985; Schirring, 1987 en Scholte, 1985) de opbrengsten doen dalen als gevolg van een nauwe vruchtwisseling in de Flevopolder. Dergelijke vruchtwisselingsgebonden complexen zijn ook elders gemeld (Emmond & Ledingham (1972)

Tabel 4. De belangrijkste bodempathogenen van de aardappel

Naam ziekte	Verwekker	Bestrijding (naast rotatie)	Belangrijkste referenties
Aardappelmoeheid geel cysteaaltje wit cysteaaltje	<i>Globodera rostochiensis</i> <i>Globodera pallida</i>	Resistente rassen, grond- ontsmetting	1, 13, 26, 27, 41, 48, 51-54, 57, 64 86, 87, 96, 130, 145, 181-184, 199
Destructor aaltje	<i>Ditylenchus destructor</i>	Vrij pootgoed, minder vatbaar ras, onkruidbestrijding	57, 64, 86, 96, 148
Noordelijk wortel- knobbelaaltje	<i>Meloidogyne hapla</i>	Graan en gras als voorvrucht	26, 27, 41, 86, 96, 190
Stengelaaltje	<i>Ditylenchus dipsaci</i>	Vrij pootgoed	57, 64, 86, 96, 198
Vrijlevende wortelaaltjes	<i>Trichodoridae</i>	Resistente rassen, grond ontsmetting	57, 64, 86, 96, 198
Wortellesieaaltje	<i>Pratylenchus penetrans</i>	Biet en kruisbloemigen als voorvrucht	57, 64, 86, 96, 198
Lakschurft	<i>Rhizoctonia solani</i>	Blank pootgoed, pootgoed ont- smetten, grondbehandeling	20, 26, 27, 33, 48, 57, 64, 86, 92, 93, 96 100-103, 111, 160, 189, 190
Poederschurft	<i>Spongopora subterranea</i>	Gezond pootgoed	33, 57, 64, 86, 96
Sclerotien rot	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Loofvernietiging, granen	33, 48, 57, 64, 86, 96
Verwelkingsziekte	<i>Verticillium dahliae</i> <i>Verticillium albo-atrum</i>	Aaltjesbestrijding, gezond pootgoed, rasverschillen	16, 33, 50, 57, 64, 86, 96, 107, 108, 110, 111, 142, 143, 157, 168, 197
Zwarte spikkel	<i>Colletotrichum coccodes</i>	Bewaring, rasverschillen	57, 64, 76, 86, 96, 168
Natrot	<i>Erwinia carotovora</i> <i>Erwinia chrysanthemi</i>	Hygiene, bewaring, beschadig- ing voorkomen	32, 33, 48, 57, 64, 86, 96, 123, 207
Schurft	<i>Streptomyces scabies</i>	Lage pH, beregening	33, 57, 64, 86, 96, 124, 164, 168
Kringerigheid Stengelbont	Tabaksratelvirus	Bestrijding <i>Trichodoridae</i>	57, 64, 86, 96

in Canada en Hausvater et al. (1986) op de Balkan. Tabel 4 geeft de diverse aaltjes-, schimmels- en bacterieziekten weer die een rol kunnen spelen bij het aardappelvruchtwisselingscomplex. Van belang zijn de interacties tussen de verschillende organismen welke ziektes (biotische stress) kunnen verergeren (synergisme) dan wel verminderen (antagonisme). Het eerste schijnt het geval te zijn bij vrijlevende aaltjes waarvan bestrijding tevens leidt tot een verminderde aantasting met Verticillium spp. (Hofman, 1987); hierbij wordt aangenomen dat aaltjes het wortelstelsel verwonden en/of afzwakken waardoor Verticillium meer kans krijgt. Als voorbeeld van antagonisme moge het effect gelden dat vrijlevende aaltjes voor doding door nematiciden hadden op het verminderd optreden van Rhizoctonia (Scholte et al., 1985); hierbij wordt aangenomen dat aaltjes het mycelium "afgrazen". Hyperparasitaire schimmels en aaltjes veroorzaken bij enkele ziektes het effect dat bij continue teelt de ziekte minder sterk optreedt dan in wisselbouw (Scholte 1987a), doordat de hyperparasiet en het pathogeen elkaar in evenwicht houden. Van dit beginsel wordt ook gebruik gemaakt bij de biologische bestrijding door bacteriën en bij de bestrijding van Rhizoctonia solani bij de aardappel met hyperparasitaire schimmels (Jager & Velvis, 1984, 1985 en 1986).

4.2. Suikerbiet

Drie vruchtopvolgingsziektes zijn van bijzonder belang bij de suikerbiet: cysteaaltjes, wortelbrand en rhizomanie (table 5). Met name in de zuid-oostelijk gelegen zandgebieden komt het geel bietecysteaaltje steeds veelvuldiger voor (Heijbroek et al. 1985; Maas & Heijbroek, 1982). In tegenstelling tot Globodera spp., die slechts een generatie per seizoen voortbrengt, vermenigvuldigen de Heteroderae zich wel 2-3 keer per jaar, maar zelfs in afwezigheid van waardplanten als Betae, Cruciferae en Chenopodiaceae komt een gedeelte van de cysten uit (waterlokking) en drukken de cystenpopulatie (van der Werf et al., 1986), zodat een ruime vruchtwisseling zeer effectief is. Voorts treden natuurlijke ei-parasieten op (Verticillium chlamidosporum en cylyndrocarpon destructans (Heijbroek, 1983), die naast grondontsmetting, het gebruik van resistente rassen en het gebruik van crucifere groenbemesters als vanggewassen in een geïntegreerde bestrijding kunnen worden toegediend (Heijbroek, 1987).

Aphanomyces cochlioides (Schaeufele & Winner, 1979; Schaeufele, 1981, Zoon, 1985 en Winner, 1986) veroorzaakt met Rhizoctonia solani, Phoma betae en Pythium spp. het wortelbrandsyndroom bij suikerbiet ("afdraaiers"). Waardplanten naast biet, van Aphanomyces sp. zijn spinazie, vlas, ganzevoet en klaproos. De schimmel treedt voorts op in gronden met een lage pH en bij late zaai vanwege de vergezellende hogere temperaturen, die verhoudingsgewijs gunstiger zijn voor de ontwikkeling van de schimmel. Interacties met Heterodera spp. zouden eruit kunnen bestaan dat de aaltjes de toegang voor de schimmel helpen verschaffen, maar Aphanomyces zou ook de weefsels kunnen vernietigen die anders de aaltjes tot voedsel zouden hebben gediend. Kiemplantjes die de gevoelige periode bij 3 tot 5 echte blaadjes overleven, raken mogelijk chronisch besmet met de schimmel, waarbij water- en nutriëntenopname blijvend zouden worden verstoord.

Een andere schimmel, Polymixa betae is van belang als vector van het BNYVV, ofwel het Beet Necrotic Yellow Vein Virus (Graf, 1983; Mueller, 1983; Winner, 1986). In Nederland is eerst in 1983 vastgesteld dat een aantal percelen aangetast waren (Heijbroek, 1986) en met ELISA wordt thans door de PD de ziekte, die epicentra heeft in de Noordoost-Polder en op Tholen, in kaart gebracht. Schimmel en virus reiken tot 60 cm diep in de grond, waardoor geen effectieve ontsmetting mogelijk is, temeer daar het virus ook via het oppervlaktewater overdraagbaar zou zijn.

Tabel 5. De belangrijkste bodempathogenen van de suikerbiet

Naam ziekte	Verwekker	Bestrijding (naast rotatie)	Belangrijkste referenties
Bietemoetheid wit bietecysteaaltje	<i>Heterodera schachtii</i>	Geen kruisbloemigen, grond-ontsmetting, rijenbehandelen	64,77-80,82,83,112,118,151,198,201
geel bietecysteaaltje	<i>Heterodera trifolii</i>		
Graswortelknobbelaaltje	<i>Meloidogyne naasi</i>	Grondonderzoek,-ontsmetten, rijenbehandeling	47,65,151,198
Stengelaaltje	<i>Ditylenchus dipsaci</i>	-	64,151,198
Vrijlevende wortelaaltjes	<i>Trichodoridae</i>	Grondontsmetten, rijenbehandeling	64,151,198
Rhizoctoniaziekte	<i>Rhizoctonia solani</i>	Bodemdoorluchting	33,40,44,64,151,152,206
Verwelkingsziekte	<i>Verticillium albo-atrum</i> <i>Verticillium dahliae</i>	Bodemdoorluchting	33,50,64,151,152,206
Wortelbrand	<i>Aphanomyces cochlioides</i> <i>Pleospora betae</i> <i>Pythium</i> spp.	Zaaizaadontsmetting bodemstructuur verbeteren	12,33,42,64,151,152,206,210
Gordelschurft	<i>Streptomyces scabies</i>	Bodemstructuur verbeteren	33,64,124,151,152,206
Rhizomanie -virus -vector	BNYVV <i>Polymixa betae</i>	Bedrijfshygiene, ontwatering, grondontsmetten	28-31,64,66,81,88,151,152,203

4.3. Granen en maïs

Het optreden van het voetziektenschimmelcomplex van granen (tabel 6a) is afhankelijk van de vruchtopvolging (Ambolet, 1983) en wordt bestreden door naast een ruime rotatie, tolerantere rassen te gebruiken, het zaaizaad te ontsmetten, de toepassing van schimmeldodende middelen (Gewasbeschermingsgids, 1987) en een aangepaste NPK-bemesting (Troidenier, 1985). Schroth & Hancock

Tabel 6. De belangrijkste bodempathogenen van de granen (a) en maïs (b)

Naam ziekte	Verwekker	Bestrijding (naast rotatie)	Belangrijkste referenties
a Graswortelknobbelaaltje	<i>Meloidogyne naasi</i>	Mais als vanggewas	64,162,198
Havercysteaaltje	<i>Heterodera avenae</i>	Grondontsmetten van aard.	64,162,198
Stengelaaltje	<i>Ditylenchus avenae</i>	Tarwe (aaltje alleen op rogge)	64,162,198
Wortellesieaaltje	<i>Pratylenchus</i> spp.	Aardappel en biet	64,162,198
Kiemplantziekte	<i>Fusarium culmorum</i> <i>Gibberella avenacea</i> , <i>zea</i>	Zaaizaad ontsmetten	64,106,162,165-167,198
Voetziektecomplex - halmdoder - oogvlekkenziekte - Fusariumvoetziekte - sneeuwschimmel - scherpe oogvlekkenz.	<i>Gaeumannomyces graminis</i> <i>Pseudocercospora herp.</i> <i>Fusarium culmorum</i> <i>Monographella nivalis</i> <i>Rhizoctonia cerealis</i>	Ondiep zaaien, goede bodemstructuur, late zaai in herfst, fungicide in voorjaar, zaaizaadontsmetten	3,33,39,40,47,55,64,93 129,165-167,180
b aaltjes		Zie granen	84,119,162,163
Builenbrand	<i>Ustilago maydis</i>	Rasverschillen, brandbuilen vernietigen	33,64,204
Kiemplantziekte	<i>Pythium</i> spp. <i>Pythium arrhenomanes</i>	Late zaai, bodemstructuur, zaaizaadbehandeling	33,64,84,204
Kolfsteel, -spil en stengelrot	<i>Fusarium</i> spp.	Rasverschillen	33,64,84,158,204
Stengelrot	<i>Erwinia</i> spp.	-	33,64,204

(1982) brachten het voorkomen van ziekte-onderdrukkende grond in verband met de daarin voorkomende wortelkoloniserende pseudomonaden en Moen & Harris (1985) vonden dat een isolaat van Pseudomonas de voetziekteschimmel Rhizoctonia cerealis (die ook aardappels aantast, evenals R. solani tarwe kan aantasten; Hollins et al., 1985) kon onderdrukken, terwijl een complex van bacteriën (Baccillus, Erwinia) en schimmels (Fusarium spp., Cochliobolus sp, Trichoderma sp., Alternaria sp. en andere) de aantasting bevorderden. In de vruchtopvolgingsproef op "De Schreef" leidt het handhaven van 50% tarwe in de vruchtwisseling tot een opbrengstdaling van gemiddeld 9%, voornamelijk te wijten aan Pseudocercospora herpotrichoides en Gaeumannomyces graminis var. tritici (Schippers et al., 1985); bacterisatieonderzoek heeft hierbij nog niet tot eensluidende conclusies geleid.

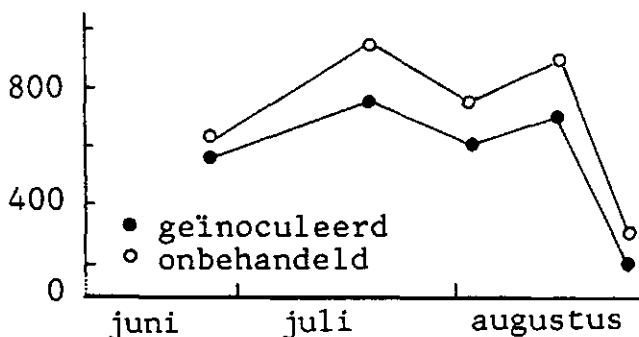
Hoewel lang is gedacht dat continue teelt van snijmaïs niet van invloed was op de opbrengst, heeft onderzoek de laatste jaren (Hellinga et al., 1983) aangetoond dat het tot hevige wortelverbruïningen en -rot en tot opbrengstdalingen aanleiding geeft op zandgrond. Ook op klei in de Flevopolder leidde continue teelt tot opbrengstderving (12% van de drogestof en tot 30% in het versgewicht), maar niet tot wortelverbruïning (Huiskamp, 1987). Hellinga et al. (1983) vonden dat toediening van schimmeldodende middelen aan de bodem in potproeven de verschillen tussen continue teelt een vruchtwisseling geheel wegvaagden en concludeerden dat de schimmels Pythium spp. en Fusarium spp. (de laatste droegen voornamelijk in de latere stadia van de groei bij aan het optreden van wortelrot) verantwoordelijk waren voor het complex. Schimmeldoding leidde wel tot een toename van de aantallen waargenomen aaltjes (Pratylenchus sp. en Tylenchorynchus sp.), mogelijk doordat ook doding van nematofage schimmels plaatsvond. Het gebruik van een nematicide leidde wel tot een aanvankelijk betere ontwikkeling door doding van Pratylenchus sp. maar het had geen invloed op op het optreden van wortelrot en op de eindopbrengst (Scholte & s'Jacob, 1983ab). In de Corn Belt van de Verenigde Staten wordt Gibberella zea wel aangewezen als veelvuldig veroorzaker van stengelrot naast Diplodia zea en de meer wijd verbreide Fusarium roseum en F. moniliforme. Deze laatste is een gewone parasiet op maïs, die slechts schade veroorzaakt onder bijzonder averse omstandigheden (Kommedahl & Windels, 1985).

5. VERSTOORDE PLANTFUNCTIES

5.1. Wortelgroei

Met elektronenmicroscopie toonden Perry & Evert (1983a) aan dat hyphen van Verticillium dahliae de epidermiscellen van de wortel binnendrongen en daar callus vormden, waardoor de groei van het apicale meristeem stopte, wat resulteerde in gedrongen wortelpuntjes (Perry & Evert, 1983b). Verwelkingssymptomen traden eerst twee dagen na penetratie op; dit zou meer een gevolg zijn van blokkering van het vaatweefsel door de schimmel dan van een verkleind en inadequaat geworden wortelstelsel (Kotcon & Rouse, 1984); deze blokkering leidde vervolgens tot een verminderde wortelgroei (Kotcon et al., 1984), resulterend in een kleinere gemiddelde worteldiameter en een geringere doorworteling van de grond (figuur 8). Trudgill et al. (1975ab) en Evans et al. (1977) vonden soortgelijke effecten op de wortelgroei (verminderde worteldichtheid, wateropname en groei) door aantasting met aaltjes en namen tevens een sterk afgenomen spruit/wortel-verhouding waar, en een versnelde veroudering. Dit ondanks het in ruime mate voorhanden zijn van bodemvocht. De auteurs concludeerden hieruit dat mogelijk toxines een rol speelden.

wortellengte (m/plant)



Figuur 8.

Wortellengte van al dan niet door *V. dahliae* aangetaste aardappelplanten cv. Russet Burbank (naar Kotcon et al., 1984).

Om de groei van plantewortels te kunnen volgen en vergelijken, dient in het veld de bewortelingsdichtheid te worden bepaald, waarbij een bemonsteringsschema in de veldjes van de proef moet worden gehanteerd (van Noordwijk et al., 1985) om de spreiding zo klein mogelijk te houden. De bemonsteringsmethode kan bestaan uit (Boehm, 1979):

- een cilindervormig boormonster waarvan de wortels worden vrijgewassen (eventueel met oxaalzuur, uitgelegd, gefotografeerd en gescanned ter kwantificering (Heringa et al., 1980);

- met de hand gebroken boormonsters, waarbij het aantal wortels op de breukvlakken wordt geteld;
- blokken grond met een penbord opgelicht waarbij verticale sneden van het wortelstelsel worden gespoeld;
- het spoelen van kleinere blokken grond, direct of uit opdelen van de grotere blokken verkregen;
- het tellen van wortels op horizontale of verticale vlakken in de grond (profielen), direct of na het in kaart brengen op plastic vellen.

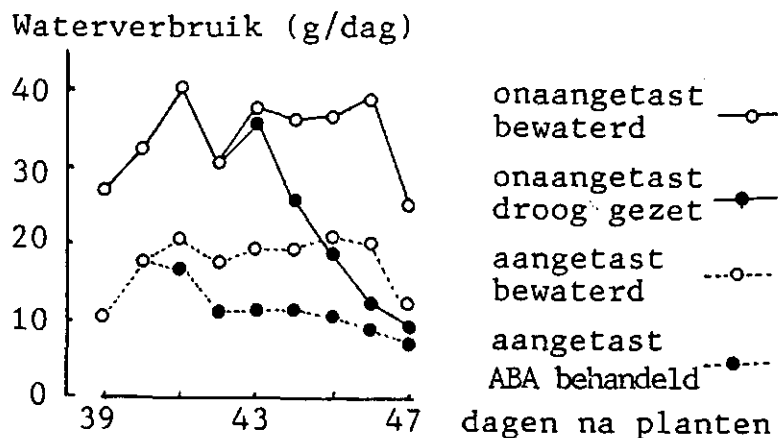
Later is daarnaast nog een methode gepubliceerd waarbij met perspexbuizen in de grond, fragmenten bodem worden gefotografeerd (Vos en Groenwold, 1983) waarvan de gemeten wortellengte voor tarwe (x in cm/cm.cm) goed correleerde met de worteldichtheid (y in cm/cm.cm.cm) als waargenomen met de boormethode ($y=0.29x+0.04$ met $n=37$ en $r=0.76$). De auteurs merkten op dat endoscopische waarnemingen bij aardappel de worteldichtheid neigden te onderschatten.

De volgende waarnemingen kunnen per monster (Boehm, 1979) worden verricht: wortellengte (m/plant), worteldichtheid (cm/cm.cm.cm; ook wel km/m.m.m; zo vonden Vos en Groenwold (1983) bij aardappel 7 km/m.m.m in de Flevopolder en concludeerden dat dit een lage waarde was vergeleken met andere gepubliceerde waarden van tot 20 km/m.m.m, worteldrooggewicht (g/plant), specifieke wortellengte (m/g), worteldiameter (mm) en bewortelingsdiepte (cm). Hoewel niet steeds even relevant, kan naar analogie van het gebladerte een volgende analyse worden gemaakt (de Willigen & van Noordwijk, 1987): RWR, root weight ratio (g/g), SRA, specific root area (m.m/g), NUR, net uptake rate (mol.m.m./day, RAI, root area index (m.m/m.m) en RAD, root area duration (1/day).

5.2. Wateropname en fotosynthese

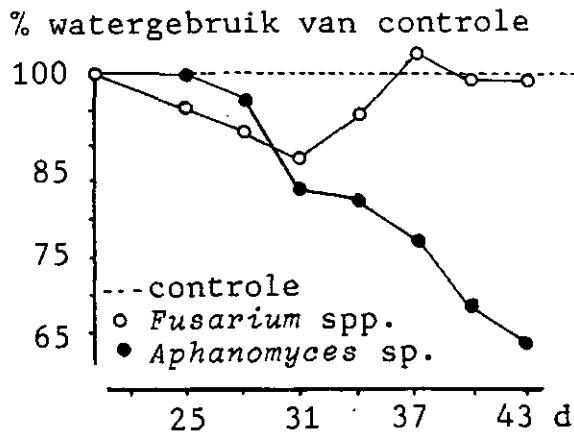
De wateropname bij infectie met nematoden (Fatemy et al., 1985; Fatemy & Evans, 1986) neemt af (figuur 9) en dit resulteert in kleinere spruit/wortel-verhoudingen en een geringere knolopbrengst bij aardappelen waarbij de stomataire weerstand toenam, ruim voordat het vocht in de bodem beperkend werd. De auteurs wijten dit aan een mogelijke toename van abscissinezuur (ABA), dat zou leiden tot het sluiten van huidmondjes. Rassen die gevoelig zijn voor het aardappelcysteaaltje als Pentland Dell vergeleken met Maris Piper vertoonden bij aantasting met aaltjes een grotere stomataire weerstand, een meer negatieve waterpotentiaal en een snellere veroudering (Evans et al., 1975). Seinhorst (1981), werkend aan Heterodera avenae en H. trifolii, vond geen effect op de waterconsumptie en drogestofinhoud (hoewel wel een groeivertraging optrad) bij lagere dichtheden van nematoden (lager dan 25 x de tolerantielimiet), en verdergaande toename van aaltjesdichtheden leidde wel tot verminderde wateropname. Dit zou

in verband kunnen worden gebracht met toxineproductie door nematoden. Overigens hangt de mate van schade en aantallen nematoden sterk af van de uitwendige omstandigheden. Zo vonden Been & Schomaker (1986) geen schade bij 35 eitjes per g grond in potten in de klimaatkamer en al wel aantoonbare schade bij slechts 2 eitjes per g grond in kas- en veldproeven, ten gevolge van een groter watergebruik in de laatste twee gevallen, een watergebruik dat door de aantasting werd geremd.



Figuur 9. Dagelijks waterverbruik van door *Globodera rostochiensis* (on)aangetaste aardappelplanten cv. Cara (naar Fatemy et al., 1985).

Diverse mechanismen voor het optreden van schade, naast het verstoren van de water- en nutriëntenopname komen voor bij schimmel- en bacterieziekten. Zo rapporteerden Misaghi et al. (1972) een vermindering van het cytokininegehalte bij katoen en Ayres (1978) een toename van ethyleen bij tomaat ten gevolge van aantasting met *Verticillium* sp., beide een versnelde veroudering inducerend. Schippers et al. (1987) opperden dat een door droogte aanleiding gegeven toename van prolineproductie bij aardappel (Levy, 1983) door exudatie tot substraat van HCN (blauwzuur) producerende pseudomonaden zou dienen en zodoende door een minder doelmatige verademing schade zouden verwekken. Extra gevoelige cultivars voor droogte zouden dit ten dele zijn door hun relatief hoge prolineproductie. Dergelijke zichzelf perpetuerende situaties (waarbij men zich licht de vraagstelling wat het eerst was, de kip of het ei, in herinnering roept) doen zich ook voor bij tarwehaïmdoder bijvoorbeeld, dat floëemtransport, als is aan getoond met verminderd ^{14}C transport naar de wortels, bemoeilijkt nadat een groot gedeelte van de wortels is gekoloniseerd en daardoor gevoeliger wordt



Figuur 10.

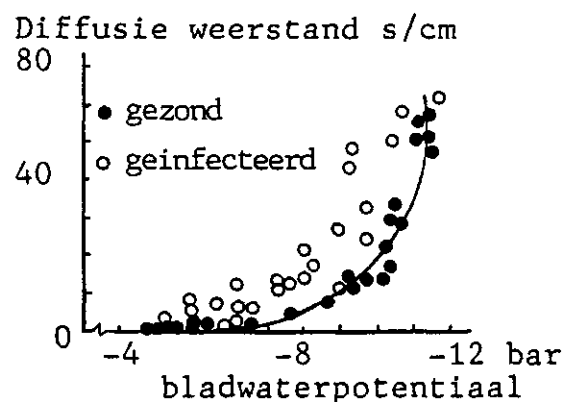
De invloed van besmetting met pathogene bodemschimmels op het waterverbruik van bietezaailingen (vrij naar Bartels, 1971).

voor aantasting (Fitt & Hornby, 1978). Het effect van een vroegtijdige tijdelijke droogtestress was een aantasting van 60,3% met Fusarium moniliforme op de wortels van maïs (Schneider & Pendery, 1983) terwijl dit na de bloei tot slechts 7,7% leidde. De oorzaak hiervan is dat F. moniliforme alleen ouder wortelweefsel aantast en dat droogtestress de veroudering van wortelweefsel bevorderde.

Een verminderd waterverbruik door aantasting van wortels door schimmels is geïllustreerd in figuur 10 met Aphanomyces bij biet; de ermee samenhangende droogtestress, welke tot uitdrukking komt in een meer negatieve waterpotentiaal, is getoond in figuur 11 voor Verticillium aantasting bij tomaat. Bij virusaantasting, voor zover zij van invloed is op de ontwikkeling van het wortelstelsel, zoals bij rhizomanie bij suikerbiet, werd bij een potproef (Buercky et al., 1986) een afname van 16,4 g beetwortel gevormd per 1 water tot 4,9 g/l bij aantasting van een relatief tolerant ras (Dora). Voor een gevoelig ras (Kaweduca) waren deze getallen respectievelijk 8,2 en 1,2 g/l. In dezelfde proeven liep de hoeveelheid winbare suiker per liter verbruikt water terug van 1,4 tot 0,3 g/l bij Dora en van 1,6 tot 0 g/l bij Kaweduca.

Figuur 11.

Diffusieweerstanden (porometer) van het blad tegen de afnemende bladwaterpotentiaal (druk-kamer) van al dan niet met *Fusarium* spp. geïnfecteerde tomatplanten (naar Ayres, 1984).



Naast drogestofproduktie en -distributie kan ook de kwaliteit van gewassen worden aangetast door droogte (Fox, 1978), al dan niet (Van Loon, 1985) in samenhang met ziekteverwekkers. Zo speelt bij de aardappel als vegetatief vermeerderd gewas de gezondheidstoestand een belangrijke rol en is voor pootgoed, naast sortering, het belangrijkste kwaliteitskenmerk; voorts kan mede onder invloed van pathogenen tot stand gekomen droogtestress doorwasverschijnselen teweegbrengen als vormverandering (scheuren, popperigheid), grootteverdeling (kleinere sortering), gehaltes aan reducerende suikers (chipskwaliteit) en glazigheid. Bij biet daalt bijvoorbeeld het suikergehalte en stijgt de tarra bij rhizomanie.

De gevolgen van aantasting van gewassen op ziekteverwekkers voor de fotosynthese en ademhaling verlopen voornamelijk via de invloed die de aantasting heeft op de waterhuishouding en veroudering. Vos en Oyarzun (1987) vonden een afnemende fotosynthesecapaciteit bij afnemende (meer negatieve) waterpotentiaal en een geringere fotosynthese (bij lichtverzadiging) en geringere stomataire geleiding bij oudere bladeren van overigens gezonde planten. Met Verticillium sp. aangetaste peperplanten (Zazzerini, 1975) vertoonden een verhoogde ademhalings- en een verlaagde fotosynthesesnelheid, vooral bij een gevoeliger cultivar. Iets dergelijks werd door Krishnamani & Lakshmanan (1976) gevonden bij met Fusarium vasinfectum aangetaste katoenplanten (Gossypium arboreum). De laatsten veronderstelden dat fusarinezuur en andere ongeïdentificeerde toxines de fotosynthese remden, gemeten aan O₂-evolutie en ¹⁴C-fixatie, meer dan dat doordat de waterhuishouding gestuurde remming plaatsvond. Bij besmetting met virus kan, naast de gestoorde waterhuishouding, als het geval is bij het rhizomanievirus, minder suiker en aminozuren worden aangetroffen in het blad en vindt een verhoogde ademhaling plaats ten gevolge en behoefte van de virussynthese (Matthews, 1981).

Hoewel droogte het watergebruik, transpiratie en fotosynthese van gewassen beïnvloedt, zijn in afwezigheid van aantoonbare bodemziekteverwekkers, geen grote cultivarverschillen bij aardappel gevonden (Bodlaender, 1985; Bodlaender et al., 1985; Vos, 1985ab). Waarschijnlijk bestaan er grotere genetische verschillen ten aanzien van ziekteresistentie berustend op minder genen dan droogtetolerantie die volgens van Loon (1985) berust op: handhaving van de fotosynthese bij droogte, een dieper en uitgebreider wortelstelsel, een verbeterde anatomische bouw van het blad, het vermogen om op te brengen onder relatief droge veldomstandigheden en om zich te herstellen van verwelking na hevige droogtestress.

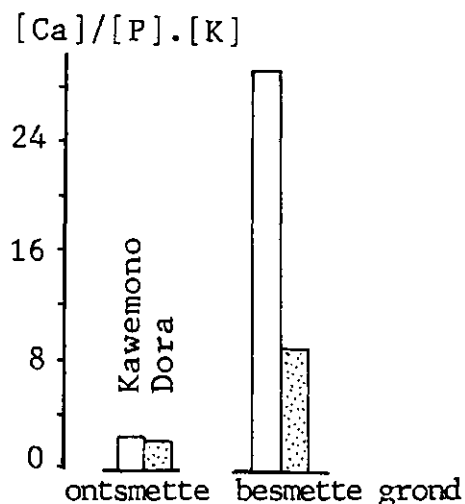
Overzichten (Haverkort, 1981; Vos, 1985) van plant-water-relaties die, hoewel op gezonde planten betrokken zijn, evenwel voor de beschrijving van planten onder biotische en abiotische stress van toepassing zouden kunnen zijn, bevatten onder andere de volgende parameters:

- $P_{\text{plant, cel, blad}} = P_{\text{osmose}} + P_{\text{turgor}}$ (Psi in bar of Pascal)
- $RWC = 100(W_f - W_d) / (W_t - W_d)$ (dimensieloos)
- $Sc = 1/SR$ (cm/s)

waarin, P (of Psi) = waterpotentiaal, RWC = relative water content, W_f = het versgewicht van het planteorgaan, W_d zijn drooggewicht en W_t zijn gewicht bij volledige turgescentie na waterverzadiging, SC = stomatal conductance, SR = stomatal resistance = water vapour density gradient (in g/cm.cm.cm) gedeeld door de transpiratiesnelheid (in g/c.cm/s). De waterpotentiaal wordt voornamelijk gemeten met de drukkamer, thermokoppelpsydrometer en de "J-14" mechanische pers; de stomataire weerstand wordt met diffusieporometers gemeten.

5.3. Opname van voedingsstoffen

De opname van nutriënten en de rol van micro-organismen daarbij is reeds ter sprake gekomen in 3.2. Een van de negatieve gevolgen van plantengroeiremmende bodemmicro-organismen zou kunnen zijn dat in de rhizosfeer concurrentie optreedt met organismen die bijdragen aan het beschikbaar maken van minerale elementen, waarvan de functie in de plant is beschreven door Marchner (1983). Trudgill et al. (1975b) vonden dat aaltjesinfectie bij aardappels leidde tot een toename van het percentage drogestof in de bovengrondse delen en tot een daling van het percentage as in de drogestof, resulterend in een gelijkblijvend percentage mineralen op basis van het versgewicht. Er vond echter een verschuiving plaats eruit bestaande dat de gehalten van ongeveer en Na toenamen en die van K en P daalden; gemeten naar gehalten in de drogestof daalden N, P, K en Mg. Toediening van NPK-bemesting bracht verhoogde opbrengsten teweeg (Trudgill et al. 1975c), maar de relatieve verliezen, namelijk 30%, bij 10 eitjes per g grond, bleven op hetzelfde niveau omdat NPK-bemesting de aantallen aaltjes ook deed toenemen. Bij schimmels werd het tegengestelde waargenomen; Hafez et al. (1975) stelden vast dat bemesting, met name van K, de aantasting met Verticillium sp. deed afnemen en dat K-deficiëntie in het blad van katoen kon worden opgeheven door toediening van K en door grondontsmetting met chloorpicrine dat schimmeldoding tot gevolg had. Een dalende K-opname en een stijgende Ca-opname na aaltjesbesmetting bij aardappel werd ook gemeld door Been & Schomaker (1986), Evans (1987) en Fatemy & Evans (1986), waarbij de laatsten opmerkten dat droogtestress vaak het tegengestelde te zien gaf, namelijk een dalend Ca-gehalte.



Figuur 12.

Nutriëntenquotiënt van een gevoelig (Kawemono) en tolerant (Dora) suikerbieteras geteeld op ontsmette en op grond besmet met BNYVV (naar Buercky & Buettner, 1987).

De gevolgen van aantasting met het door Polymixa betae verspreide BNYVV virus dat rhizomanie bij suikerbieten teweegbrengt voor de gehalten van mineralen, aminozuren, suiker en drogestof van blad en beetwortel, zijn beschreven door Buercky et al. (1986), Buercky & Beiss (1986), Buercky & Buettner (1985, 1987) en Wieniger & Roesner (1983). Er werd een sterke toename van $[Ca]$ in het blad waargenomen gepaard aan een daling van $[P]$ en $[K]$, vooral bij voor rhizomanie gevoelige cultivars (Kawemono). Dit gold zozeer dat met zekerheid van rhizomanie-aantasting kon worden gesproken wanneer het quotiënt $[Ca]/[P] \times [K] > 4$ werd waargenomen (figuur 12). Bij gevoelige rassen trad dit eerder op en het verschijnsel zou als selectie criterium kunnen worden gebruikt. Voorts nam het gehalte aan alfa-amino-N sterk af alsook de drogestof- en suikergehaltes van de beetwortel. Ten slotte deed de aantasting de gehalten van invertsuiker en vrij nitraat sterk toenemen.

6. ANALYSE VAN BIOTISCHE STRESS

6.1. Waarnemingen

Uit het literatuuroverzicht blijkt een lacune aangaande de kennis van het tot-stand-komen van biotische stress in plant en gewas. Bovendien moet niet uitgesloten worden geacht dat een deel van de opbrengstderving bij een nauwe vruchtwisseling erin gelegen zou zijn dat er competitie optreedt in de rhizosfeer tussen plantengroeibevorderende organismen en andere. De werking van de bodempathogenen lijkt op (een aantal van) de volgende factoren te berusten:

- vernietiging van een deel van het wortelstelsel;
- intoxicatie van de plant;
- allocatie van koolstof naar het pathogeen;
- verstopping van de wortels (in aanvang hinder van xyleemstroom);
- verstopping van de stengel (hinder van sapstromen);
- verandering van de membraanpermeabiliteit (selectieve mineraalopname).

Daarbij kunnen de volgende veranderingen in het gewas optreden (tussen haakjes de meest waarschijnlijke richting van de verandering):

- verandering van de spruit/wortel-verhouding (vergroting);
- verandering van het drogestofgehalte (verhoging);
- verandering van de ademhalingssnelheid (verhoging);
- verandering van de fotosynthesesnelheid (verlaging);
- verandering van de fysiologische leeftijd (veroudering);
- verandering van de kwaliteit (verlaging).

Om verandering door een aantasting te kunnen vaststellen staan onder andere de volgende elementen van de gewasanalyse ter beschikking:

- waterstatus (orgaan, celwand, osmose);
- RWC;
- waterverbruik (g ds/l water);
- minerale samenstelling van drogestof en pers- en/of bloedingssap;
- fotosynthese en ademhaling;
- C-allocatie naar pathogeen (^{14}C);
- bovengrondse gewasanalyse:- drogestofverdeling naar stengel, blad....
 - LAI, SLA, LAD....
 - grondbedekking
 -

- ondergrondse gewasanalyse:- drogestofverdeling naar hoofd-, zij-, opslagwortels
 - bewortelingspatronen
 - worteldichtheid, diameter, lengte....
 - RAI, SRA, RAD....
-

Biotische stress doet zich voornamelijk gevoelen in combinatie met abiotische stress, welke beide bij onderzoek gedoseerd en gemeten zouden moeten worden. Er valt te denken aan:

- droogtestress (te meten in pascal, pF, watergehalte);
- temperatuurstress (hoge en/of lage wortel- en/of spruittemperaturen);
- nutriëntenstress (N-, P-, K-, Ca-, Mg-, Mn-deficiënties, pH-stress);
- bodemverdichtingen;
- zuurstofgebrek.

De dynamiek van de te beschrijven suboptimale processen vereisen intensieve waarnemingen om zoveel mogelijk repeteerbare effecten te vinden op een zoveel mogelijk verklarend niveau. Behalve de temperatuur, die vrij nauwkeurig te beïnvloeden en te meten is in klimaatkamers en waarbij het technisch mogelijk is om bodem- en luchttemperaturen onafhankelijk in te stellen, is het niet goed mogelijk om andere stressoren, biotische zowel als abiotische, constant te houden bij voortschrijdende groei. Beide soorten stress zullen er, veelal in onderlinge afhankelijkheid, toe neigen zich in de loop van de ontwikkeling te verheugen. Water- en nutriëntendepletie schrijden voort zonder ingrijpen, terwijl ook de ziekteverwekker na inoculatie of vanuit de initiële waarde door vermeerdering toenemende druk zal uitoefenen. De respons van veroudering van de plant op de ontwikkeling van het pathogeen zou zowel positief uit kunnen pakken (Verticillium spp.) als negatief (Aphanomyces sp.). In zoveel mogelijk gecontroleerde bodemomstandigheden (rhizotron) zou droogtestress mogelijk constant gehouden kunnen worden, maar de concentratie van de nutriënten zal door de bufferende werking van de bodem reeds moeilijker op een bepaald niveau te handhaven zijn. Bij de bepaling van de aard en de hoeveelheid van het pathogeen organisme tijdens de groei zal de gewasfysiologie competentie bij de ziektenkunde moeten laten, materie die in dit bestek vooreerst buiten beschouwing wordt gelaten.

6.2. Prioritering van onderzoek

Het gewasfysiologisch onderzoek betreffende biotische bodemstressoren zou gediend zijn met onderzoek aan een aantal specifieke stressverwekkende bodem-organismen en hun interactie met de meest voorkomende abiotische stressfactor: droogte. Voorbeelden van in te stellen experimenten met verhoudingsgewijze eenvoudige middelen zijn:

- Aardappelplanten geïnoculeerd met *Verticillium* sp. in verrijdbare bakken; door gecontroleerde vochttoediening door het wegen van de bakken kan naast de waterstatus zo ook nauwkeurig het watergebruik (WUE) worden bepaald bij verschillende bewateringsregimes.
- Suikerbiet geïnoculeerd met het bietecysteaaltje in verrijdbare bakken omdat het bietecysteaaltje geen quarantaineziekte is, kan dit in proefopstellingen her en der gebeuren.
- Suikerbiet in het veld geïnoculeerd met het rhizomanievirus, met en zonder berekening; dit dient op een veld te gebeuren in een gebied waar reeds besmetting voorkomt om geen nieuwe haarden te vormen; grondontsmetting heeft geen of nauwelijks zin om verschillende niveaus van aanvangsinoculum te bereiken in reeds besmette grond.
- Aardappels in het veld, met en zonder grondontsmetting, met en zonder berekening; om gevaar voor besmetting met het aardappelcysteaaltje in niet besmette gebieden te voorkomen en omdat grondontsmetting effectief is, kunnen veldproeven op besmette percelen gebeuren.

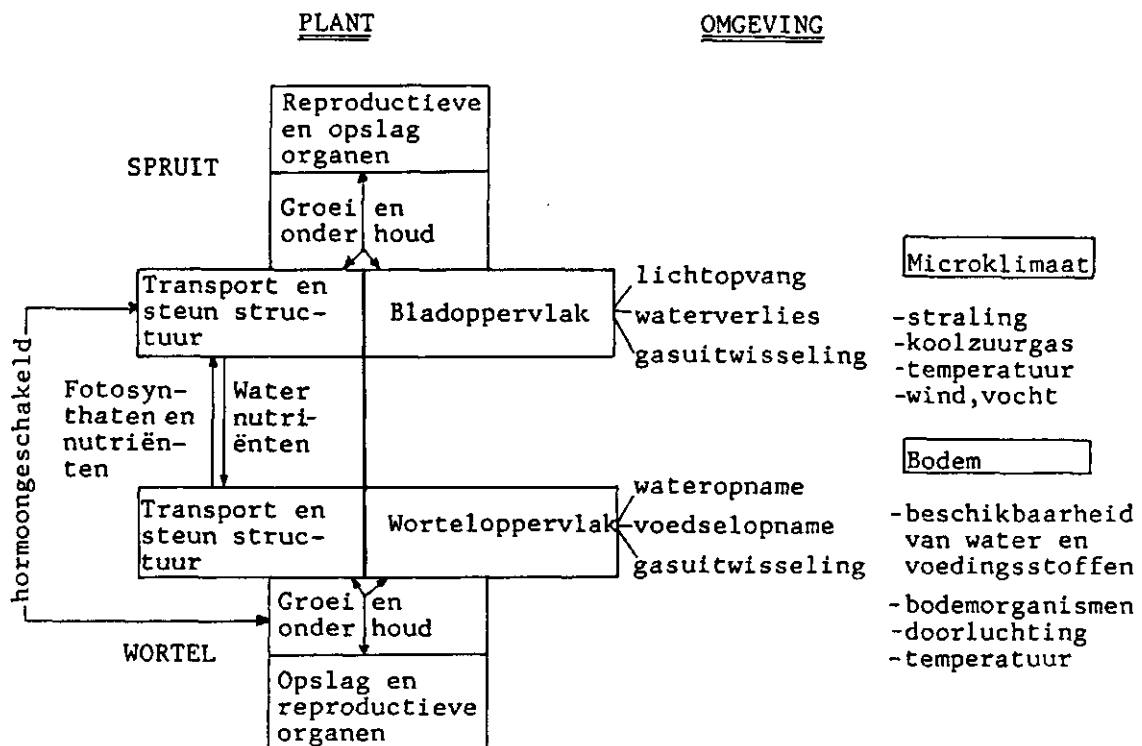
Zo zou begonnen kunnen worden met een paar belangrijke akkerbouwgewassen die fors te lijden kunnen hebben van enige belangrijke bodempathogenen, vooral in samenhang met droogte. In de veldproeven en proefopstellingen zal uit oriënterend onderzoek een geschikt aanvangsinoculum toegediend of opgebouwd moeten worden. De besmettingsdichtheid dient dusdanig te zijn dat zonder toegevoegde abiotische stress de plant geen of slechts lichte symptomen vertoont en het vooral bij het optreden van droogte, hitte en uitputting van de grond tot uitdrukking van het ziektebeeld komt. Met name de aard en de opbouw van het inoculum zijn van belang voor de bestudering van de schadebetrekkingen tussen pathogeen en gewas. Bij suikerbieten kunnen uitgespoelde en getelde cysten of zelfs larven worden toegediend of besmette grond; bij het rhizomanievirus alleen besmette grond. Bij veldproeven met cysteaaltjes is ontsmetting waarschijnlijk het beste middel om de aanvangsbesmetting te doseren.

Voor de droogte geldt ook dat in de proefopstellingen de stress gedoseerd en gefaseerd moet worden in overeenstemming met op het veld voorkomende toestanden. Dit in verband met het verzamelen van de in 6.1 opgesomde kwantitatieve

gegevens die voor het begrip van, en ten behoeve van een model van, schaderelaties bij abiotische en biotische stress in gewassen van belang zijn.

6.3. Formulering en toetsing van concepten

Uitgaande van de symmetrie die bestaat tussen de bovengrondse en ondergrondse delen van de plant (figuur 13) zouden beide helften van het schema van even groot belang zijn voor het gewas. Toch wordt geconstateerd dat er minder onderzoek lijkt te zijn gedaan naar de invloed van pathogenen op de onderste helft van het schema dan op de bovenste helft. Met aaltjes is er wel al een begin gemaakt met simulatiestudies (Ward et al., 1985; van der Werf et al., 1986). De studie van biotische stress bij gewassen zou zich om een aantal



Figuur 13. Schematische voorstelling van de interactie van plantedelen met de boven- en ondergrondse omgeving (naar de Willigen en van Noordwijk, 1987)

redenen verder van systeemanalyse en simulatie kunnen bedienen: omdat de dynamiek die in 6.1 ter sprake is gebracht een andere aanpak dan dynamische simulatie nauwelijks rechtvaardigt, ook omdat de toepassing van simulatiemodellen voor integratie van processen het inzicht in het gedrag van systemen vergroten (Rabbinge, 1986) en ten slotte ter verwijdering van scepsis en lacunes waarvan reviewers als Clarkson (1985) getuigen "...models tell us what we could predict if we knew more about the rhizosphere than we do..." of even verderop in het zelfde overzichtsartikel "...it is plain to everyone that input data involve guess work in most cases..." Bestaande concepten die gebaat zouden zijn bij aanvullend biotisch-stressonderzoek en waarbij aansluiting gezocht zou kunnen worden, zijn gewasgroei en epidemiologische modellen, dynamische (Penning de Vries & van Laar, 1982), zowel als lineaire (Johnson et al., 1986; Haverkort & Harris, 1987). De eerste bedienen zich van gewasspecifieke modellen (SUCROS van Keulen et al., 1982) gekoppeld aan een submodel voor de ontwikkeling van het pathogeen (Ward et al., 1985; vander Werf et al., 1986), de tweede behoeven aan gewas en pathogeen aangepaste efficiëntie- en distributiecoëfficiënten. Voor de aanpassing van de simulatiemodellen, die specifiek op de wortelgroei gericht reeds een aanvang namen met ELCROS (Brouwer & de Wit, 1968), dient de dynamiek van de rhizosfeerbiologie gericht op de groei van micro-organismen (Bowen, 1979) en nutriëntenopname (van Noordwijk & de Willigen) verder verklaard en gekwantificeerd te worden. Ook is er meer behoefte aan strategische kennis (opbouw van het pathogeen van jaar tot jaar bij bepaalde vruchtopvolgingen) om de ziektedruk beter te kunnen voorspellen, en aan tactische kennis om op een bepaald moment in te kunnen grijpen om schade aan het gewas te vermijden. Ook hierbij is tot nu toe meer aandacht besteed aan de programmering van economische schadedrempels bij het optreden van "ontbladerende" pathogenen (Onstad & Rabbinge, 1985) dan aan "ontwortelende" pathogenen.

Het biotisch stressonderzoek op boven- en ondergronds gewasniveau zou een bijdrage kunnen leveren aan een verbeterd begrip van aan schade ten grondslag liggende mechanismen en zo praktische ideeën aandragen voor toepassing in de veredeling en de teelt.

7. Referenties

- 1 Aarts, H.F.M. & R. Sijtsma (1981) De invloed van cultuurgewassen op aardappelopslag. *Bedrijfsontwikkeling* 12:746-748.
- 2 Alexander, M. (1971) Introduction to soil microbiology. John Wiley & Sons Inc. (second edition) New York: 467 pp.
- 3 Ambolet, B. (1983). La monoculture de ble, est-elle possible ? In: *Journées d'étude. Institut Technique Cereales et Fourageres, sujet: Rotations des cerealieres intensives*. Mimeo: 14 pp.
- 4 Ayres, P.G. (1978) Water relations of diseased plants. In: T.T. Kozlovski (ed.) *Water deficits and plant growth*. Vol V Water and plant diseases: pages 1-60. Ac. Press New York.
- 5 Bakermans, W.A.P. & C.T. de Wit (1970) Crop husbandry on naturally compacted soils. *Netherlands Journal of agricultural Science* 18:225-246.
- 6 Bakker, P.A.H.M., A.W. Bakker, J.D. Marugg, P.J. Weisbeek & B. Schippers (1987) Bio essay for studying the role of siderophores in potato growth stimulation by Pseudomonas spp. in short potato rotations. *Soil Biology and Biochemistry* 19:443-449.
- 7 Bakker, P.A.H.M., J.G. Lamers, A.W. Bakker, J.D. Marugg, P.J. Weisbeek & B. Schippers (1986) The role of siderophores in potato tuber yield increase by Pseudomonas putida in a short rotation of potato. *Netherlands Journal of agricultural Science* 92:249-256.
- 8 Bakker, A.W. & B. Schippers (1987) Microbial cyanide production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and Pseudomonas spp.-mediated plant growth stimulation. *Soil Biology and Biochemistry* 19:451-457.
- 9 Bakker, P.A.H.M., P.J. Weisbeek & B. Schippers (1986) The role of siderophores in plant growth stimulation by fluorescent Pseudomonas spp. *Mededelingen van de Faculteit voor Landbouwwetenschappen van de Rijksuniversiteit van Gent* 51/3b.
- 10 Balandreau, J. & R. Knowles (1978) The rhizosphere. In: Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) *Interactions between non-pathogenic soil micro-organisms and plants*: 243-269. Elseviers Scientific Amsterdam.
- 11 Barber, D.A. (1978) Nutrient uptake. In: Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) *Interactions between non-pathogenic soil micro-organisms and plants*: 131-163. Elseviers Scientific Amsterdam.
- 12 Bartels, G. (1971) Einfluss wurzelinfizierender Bodenpilze auf die Anfangsentwicklung von Zuckerrueben. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 78: 595-606.
- 13 Been, T.H. & C.H. Schomaker (1986) Quantitative analysis of growth, mineral composition and ion balance of the potato cultivar Irene infested with Globodera pallida (Stone). *Nematologica* 32:339-355.
- 14 Beevers, L. & R. H. Hageman (1983) Uptake and reduction of nitrate: Bacteria and higher plants. In: *Inorganic plant nutrition. Encyclopedia of plant physiology*. New series Volume 15A: 351-375. Springer Verlag Berlin.
- 15 Bischoff, R. (1985) Einfluss von Fruchtfolge und organischer Duengung auf Nematodenbefall und Ertragsbildung. *Landwirtschaftliche Forschung* 38:350-358.
- 16 Bodlaender, K.B.A. (1985) Effects of drought on water use, photosynthesis and transpiration of potatoes. 1. Drought resistance and water use. In: *Potato research of tomorrow*: 36-43. Pudoc Wageningen.
- 17 Bodlaender, K.B.A., M. van de Waart & J. Marinus. Effects of drought on water use, photosynthesis and transpiration of potatoes. 2. Drought, photosynthesis and transpiration. In: *Potato research of tomorrow*: 44-54. Pudoc Wageningen.
- 18 Boehm, W. (1979) Methods of studying root systems. Springer Verlag Berlin 188 pp.
- 19 Bollen, G.J. (1979) Side effects of pesticides on microbial interactions. In: B. Schippers & W. Gams (eds.) *Soil borne pathogens*: 343-349. Academic Press New York.
- 20 Boogert, P.H.J.F. van den & G. Jager (1984) Biological control of Rhizoctonia solani on potatoes by antagonists. 3. Inoculation of seed potatoes with different fungi. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 90: 117-126.

- 21 F.R.Boone & B.Veen (1982) The influence of mechanical resistance and phosphate supply on morphology and function of corn roots. Netherlands Journal of agricultural Science 30:179-192.
- 22 Bothe, H., m.G. Yates & F.C. Cannon (1983) Physiology, Biochemistry and genetics of dinitrogen fixation. In: Inorganic Plant Nutrition. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series Volume 15A:241-285. Springer Verlag Berlin.
- 23 Bowen, G.D. (1979) Integrated and experimental approaches to the study of growth of organisms around roots. In: B. Schippers & W. Gams (eds.) Soil borne plant pathogens:209-227. Academic Press London.
- 24 Brouwer, R. & C.T. de Wit (1972) A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In: W.J. Whittington (ed.) Root growth: 224-242 Butterworths London.
- 25 Brouwer, R. (1983) Functional equilibrium: sense or nonsense ? Netherlands Journal of agricultural Science 31:335-348.
- 26 Brussaard, L. (1986) Current perspectives on integrated control of some soil borne diseases and pests of potatoes in the Netherlands. Netherlands Journal of agricultural Science 34:263-271.
- 27 Brussaard, L. (1987) Ecologische gewasbescherming: ziekten en plagen in de aardappelteelt. Landbouwkundig Tijdschrift 99:19-21.
- 28 Buercky, K. & U. Beiss (1986) Schädigung der Zuckerrübe durch das Adergelbfleckigkeitsvirus (BNYVV) in Abhängigkeit vom Verseuchungsgrad des Bodens. II Nährstoffgehalt und Saftqualitaet. Zuckerindustrie 111:1111-1117.
- 29 Buercky, K & G. Buettner (1985) Ansaetze zur Selektion rizomanietoleranter Zuckerrüben waehrend der Jugendentwicklung. I Virustiter. Zuckerindustrie 110:997-1000.
- 30 Buercky, K. & G.Buettner (1987) Ansaetze zur Selektion rizomanietoleranter Zuckerrüben waehrend der Jugendentwicklung. II Mineralstoffgehalt im Blatt. Zuckerindustrie 112:142-145.
- 31 Buercky, K., G. Buettner & C. Winner (1986) Schädigung der Zuckerrübe durch das Aderngelbfleckigkeitsvirus (BNYVV) in Abhängigkeit vom Verseuchungsgrad des Bodens. I Gewicht, Rubenqualitaet und Virustiter. Zuckerindustrie 111:216-223.
- 32 Burr, T.J., Schroth, M.N. & T.V. Suslov (1978) Increased potato yields by treatment of seed pieces with specific strains of Pseudomonas fluorescence and P. putida. Phytopathology 68:1377-1383.
- 33 Butler, E.J. & S.G.Jones (1955) Plant pathology. McMillan & Co. Ltd. London 979 pp.
- 34 Cevaal, P.K. (1981) Vruchtwisseling en bedrijfseconomie. Inleiding gegeven op de themadag vruchtwisseling:5-15. PAGV-Lelystad.
- 35 Chet, I. & Y Henis (1985) Trichoderma as a biological control agent against soil borne root pathogens. In: Ecology and management of soil borne pathogens: 110- 112. APS St. Paul.
- 36 Clarke, F.E. (1967) Bacteria in soil. In: Burgess A. & F. Raw (eds.) Soil Biology: 15-49. Academic Press New York.
- 37 Clarkson, D.T. (1974. Ion transportand cell structure in plants. McGraw Hill London, 350pp
- 38 Clarkson, D.T. (1985) Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. Annual Review of Plant Physiology 36: 77-115.
- 39 Cure, B., C. Maumene, J.Masse & L. Lscar (1986) Recent approaches to yield limiting factors in different cereal rotations. British Crop Protection Conference- Pests and Disease: 425-432.
- 40 Curl, E.A., R.T. Gudauskas, J.D. Harper & C.M. Peterson (1985) Effects of soil insects on populations and germination of fungal propagules. In: A.D.Rovira, K.J.Moor, P.T. Wong and J.F. Kollmorgen (eds.) Ecology and management of soil borne plant pathogens. APS Books St. Paul.
- 41 Davide, R.G. & R.A. Zorilla (1984) Evaluation of three nematophagous fungi for the biological control of potato cyst nematode Globodera rostochiensis compared with some nematicides. National Crop Protection Library Laguna (Philippines).
- 42 Deibel, G.J. van Schijndel- (1983) Het effect van zaadbacterisatie op Aphanomyces cochlioides, pathogeen van de biet (Beta vulgaris L).

Doctoraal Verslag WCS (o.l.v. B.Schippers).

- 43 Dijkstra, A.F., G.H.N. Scholten & J.A. van Veen (1987) Colonization of wheat seedling (Triticum aestivum) roots by Pseudomonas fluorescens and Bacillus subtilis. Biologology and Fertility of Soils 41-46.
- 44 Dijst, G., A. Mulder, J. Roosjen, A. Bouwman & C.D. van Loon (1985) De gevolgen van wortelsnijden en doodspuiten op lakschurft, ontvelling, opbrengst en oogstdepressie bij pootaardappelen. Gewasbescherming 16: 145-152.
- 45 Dommergues, y. R. (1978) The plant micro organism system. In: Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) Interactions between non-pathogenic soil micro organisms and plants: 1-38. Elsevier Scientific Ams.
- 46 Dropkin, V.H. & P.E. Nelson (1960) The histopathology of root-knot nematode infection in soybeans. Phytopathology 50:442-447.
- 47 Dyke, G.V. , B.J. George, A.E. Johnston, P.R. Poulton & A.D. Todd (1983) The broadbalk wheat experiment 1968-1987; yields and plant nutrients in crops grown continuously and in rotation. Rothamsted Experimental Station 1982 Annual Report(2):5-44.
- 48 Emmond, G.S. & R.J. Ledingham (1972) Effects of crop rotation on some soil borne pathogens of potato. Canadian Journal of plant Science 52:605-611.
- 49 Epstein, E. (1972) Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. 412 pp. John Wiley & Sons Inc. New York.
- 50 Evans, K. (1987) The interactions of potato cyst nematodes and Verticillium dahliae on early and maincrop potato cultivars. Annals of applied Biology 110:329-340.
- 51 Evans, K., K.J. Parkinson & D. L. Trudgill (1975) Effects of potato cyst nematodes on potato plants. III Effects on the water relations and growth of a resistant and a susceptible variety. Nematologica 21:273-280.
- 52 Evans, K. , D.L. Trudgill & N.J. Brown (1977) Effects of potato cyst nematodes on potato plants. V Root system development in lightly and heavily infested susceptible and resistant varieties and its importance in nutrient and water uptake. Nematologica 23:153-164.
- 53 Fatemy, F. & K. Evans (1986) Effects of Globodera rostochiensis and water stress on shoot and root growth and nutrient uptake of potatoes. Revue nematologique 9:181-184.
- 54 Fatemy, F., P.K.E. Trinder, J.N. Wingfield & K. Evans (1985) Effects of Globodera rostochiensis, water stress and exogenous abscissic acid on stomatal function and water use of Cara and Pentland Dell potato plants. Revue Nematologique 8:249-255.
- 55 Fitt, B. & D. Hornby, (1978) Effects of root infecting fungi on wheat transport processes and growth. Physiological Plant Pathology 13: 335-346.
- 56 Foster, F.C. (1985) The biology of the rhizosphere. In: Ecology and management of soil borne pathogens: 75-79. APS St. Paul.
- 57 Fox, R.A. (1981) Future contributions of plant pathology to potato quality- the healthy plant. 8th Triennial Conference EAPR Muenchen: 95-110.
- 58 Garner, W.Y., R.C. Honycutt & H.N.Nigg (1986) Evaluation of pesticides in ground water. ACS Symposium Series 315: 558 pp.
- 59 Gaskins, M.H., S.L. Albrecht & d. H. Hubbell (1985) Rhizosphere bacteria and their use to increase plant productivity: a review. Agriculture, Ecosystems and Environment 12: 99-116.
- 60 Geels, F.P. & B. Schippers (1983) Reduction of yield depressions in high frequency potato cropping soil after seed tuber treatments with antagonistic fluorescent Pseudomonas spp. Phytopathology 108:207-214.
- 61 Geels, F.P., J.G. Lamers, O. Hoekstra & B. Schippers (1986) Potato plant response to seed tuber bacterization in the field in various rotations. Netherlands Journal of Plant Pathology 92:257-272.
- 62 Geijn, S.C. van de & J. M. M. van Maaren (1986) A fast screening method for bacterial isolates producing substances affecting root growth. Symbiosis 2: 67-75.
- 63 Gerdemann, J.W. (1975) Vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: J.G. Torrey & d.T. Clarkson (eds.) The development and function of roots.

Academic Press New York.

- 64 Gewasbeschermingsgids (1987) Handboek voor de bestrijding van ziekten en plagen en onkruiden en de toepassing van groeiregulators in de akkerbouw, veehouderij, tuinbouw en het openbaar groen. Aardappel: 201-206, suikerbiet: 201-209.
- 65 Gotz, I., p. Muller & M. Voges (1985) Unkrautbesatz in Fruchtfolgeversuchen mit Abwasserberegnung auf Boden der Standortgruppe 2. Wissenschaftlich. Zeitschrift Humboldt Universitat 34: 573-576.
- 66 Graf, A. (1983) Einfluss von Vorfruchten auf den Befall von Rizomania bei Zuckerrueben. Zuckerindustrie 108: 764-766.
- 67 Griffin, D.M. (1985) Soil as an environment for the growth of root pathogens. In: Ecology and management of soil borne plant pathogens: 187-190. APS St. Paul.
- 68 Groenwold, J & A. Breeuwsma (1986) Reductieverschijnselen in de bouwvoor in relatie tot de plantengroei op de proefboerderij de Schreef. Cabo verslag 63.
- 69 Hafez, A.A.R., P. R. Stout & J.E. DeVay (1975) Potassium uptake by cotton. Agronomy Journal 67: 359-361.
- 70 Hag, B.A. ten, H.M.G. van der Werf & H. Brinkman (1983a) Onderzoek naar de schade door vrijlevende aaltjes: bestrijdingsproeven. In: De betekenis van vrijlevende wortelaaltjes bij mais. Verslag PAGV:24-44.
- 71 Hag, B.A. ten, P.W.T. Maas & J.A. Bunt (1983b) Invloed van drijfmest op de populatiedichtheid van vrijlevende aaltjes. In: De betekenis van vrijlevende wortelaaltjes bij mais. Verslag PAGV:45-55.
- 72 Hale, M.G., L.D. Moore & G.J. Griffin (1978) Root exudates and exudation. In: Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) Interactions between non-pathogenic soil micro organisms and plants: 163-204. Elseviers Scientific Amsterdam.
- 73 Haverkort, A.J. (1981) Water management of the potato crop. Technical Information Bulletin CIP-Lima Peru, 22 pp.
- 74 Haverkort, A.J. & P.M. Harris (1987) A model for potato growth and yield under tropical highland conditions. Agricultural and Forest Meteorology: 39:271-282.
- 75 Hayman, D.S. (1983) The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. Canadian Journal of Botany 61:944-963.
- 76 Hausvater, E., J. Musil & J. Novak (1986) Colletotrichum coccodes - the causal agent of the pathological wilt of potato plants in Chechoslovakia. Rostlinna Vyroba 32:163-168.
- 77 Heijbroek, W. (1977) Partial resistance of sugarbeet to beet cyst eelworm (Heterodera schachtii Schm.). Euphytica 26:257-262.
- 78 Heijbroek, W. (1977) Mogelijkheden om schade door het bietecysteaaaltje te voorkomen. Bedrijfsontwikkeling 8:451-456.
- 79 Heijbroek, W. (1979) Results of the sugarbeet nematode enquiry, organized by the "pest and diseases" study group of the IIRB. 42nd Winter Congress IIRB, Bruxelles: 141-147.
- 80 Heijbroek, W. (1983) Some effects of fungal parasites on the population development of the beet cyst nematode (Heterodera schachtii Schm.) Mededelingen van de Faculteit van landbouwwetenschappen van de Universiteit van Gent 48:433-439.
- 81 Heijbroek, W. (1986) Diagnostiek, epidemiologie en mogelijke bestrijding en beperking van de aantasting door rhizomanie. Projectbeschrijvingen en Jaarverslag IRS :45-48.
- 82 Heijbroek, W. (1987) Geleide toepassing van grondontsmetting in de suikerbietenteelt en integratie met andere gewasbeschermingsmethoden. SB infodagen 1987, mimeo 28 pp.
- 83 Heijbroek, M.J.M. Kerstens & J.D.A. Wevers (1985) The effect of different fumigants on nematodes and weeds in sugarbeets grown on sandy soils, with special reference to the yellow beet cyst nematode (Heterodera trifolii f.sp. betae). IRS Mededeling 12, 20pp.
- 84 Hellings, J.H., J.J. Bouwman, K. Scholte & J.J. s'Jacob. (1983) Causes of root rot in maize on sandy soil. Netherlands Journal of Plant Pathology 89:229-237.
- 85 Heringa, J.W., J. Groenwold & D. Schoonderbeek (1980) An improved method for the isolation and the quantitative measurement of crop roots.

- Netherlands Journal of agricultural Science 28:127-134.
- 86 Hide, G.H. & D.H.Lapwood (1978) Disease aspect of potato production. In: P.M.Harris (ed.) The potato Crop: 406-439. Chapman Hall London.
 - 87 Hijink, M.J. (1972) An integrated approach in the control of potato root eelworm. EPPO bulletin 7:41-48.
 - 88 Hillmann, U. (1984) Neue Erkenntnisse ueber die Rizomania an Zuckerrueben mit besonder Beruecksichtigung Bayerischen Anbaugebiete. PhD thesis Justus Liebig Universitaet Giessen 226 pp.
 - 89 Hiltner, R. (1904) Ueber neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besondere Beruecksichtigung der Grundduengung und Brache. Arb. Deutsche Landw. Ges. 98:59-78.
 - 90 Hoekstra, O. (1981) 15 Jaar "de Schreef". PAGV Verslag 11, 93pp.
 - 91 Hoekstra, O. (1986) Vruchtwisselingsproefveld "de Schreef", intern verslag PAGV mimeo: 13 pp.
 - 92 Hofman, T. (1987) de invloed van nematiciden op het optreden van Rhizoctonia solani in aardappel. Voordracht bijeenkomst NRLO taakgroep bodembioologie.13 November, 1987, Centrum voor planteziektenkunde.
 - 93 Hollins, T.W., G.J. Jellis & P.R.Scott (1985) Sharp eyespot of cereals and Rhizoctonia of potatoes. In: Ecology and management of soil borne pathogens : 34-35. APS, St. Paul.
 - 94 Holte, L. ten (1987) Persoonlijke communicatie; landbouwstatistieken gebaseerd op LEI gegevens 1900-1985.
 - 95 Hoogsteen, K.J. (1986) Micro-verontreinigingen in drie waterwingebieden. H2O 19:48-52.
 - 96 Hooker, W.J. (1981) Compendium of potato diseases. American Phytopathological Society. 125 pp.
 - 97 Howie, W.J. & E. Echandi (1983) Rhizobacteria: influence of cultivar and soil type on plant growth and yield of potato. Soil Biology and Biochemistry 15:127-132.
 - 98 Huiskamp, T.(1987) Onderzoek naar de zelfverdraagzaamheid van een aantal akkerbouwmatige teelten. Interne Mededeling PAGV 484 (ongenummerd).
 - 99 Jager, A. de (1982) Effects of delocalized supply of H₂PO₄, NO₃, SO₄, Ca and K on the production and distribution of young maize plants. Netherlands Journal of agricultural Science 30:193-203.
 - 100 Jager, G. (1986) Biologische bestrijding van Rhizoctonia solani bij pootaardappel met Verticillium biguttatum. Aardappelwereld:8-10.
 - 101 Jager, G. & H. Velvis (1984) Biological control of Rhizoctonia solani on potatoes by antagonists. 2. Sprout protection against soil borne R. solani through seed inoculation with Verticillium biguttatum. Netherlands Journal of Plant Pathology: 90:29-33.
 - 102 Jager, G. & H.Velvis (1985) Biological control of Rhizoctonia solani on potatoes by antagonists. 4. Inoculation of seed tubers with Verticillium biguttatum and other antagonists in field experiments. Netherlands Journal of Plant Pathology 91:49-63.
 - 103 Jager, G. & H. Velvis (1986) Biological control of Rhizoctonia solani on potatoes by antagonists. 5. The effectiveness of three isolates of Verticillium biguttatum as inoculum for seed tubers and a soil treatment with a low dosage of pencycuron. Netherlands Journal of Plant Pathology 92: 231-238.
 - 104 Johnoson, K.B., S.B. Johnson & P.S. Teng (1986) Development of a simple potato growth model for use in crop-pest management. Agricultural Systems 19: 189-209.
 - 105 Keulen, H. van, F.W.T. Penning de Vries & E.M. Drees (1982) A summary model for crop growth. pp 87-97 in F.W.T. Penning de Vries & H.H. van Laar (eds.) Simulation of plant growth and crop production. Simulation Monographs Pudoc Wageningen.
 - 106 Kommedahl, T. & C.E. Windels (1985) The changing nature of stalk rot of maize caused by Gibberella zea. In: Ecology and management of soil borne pathogens:38-39. APS St. Paul.
 - 107 Kotcon, J.B. & D.I.Rouse (1984) Root deterioration in the potato early dying syndrome: causal effects of root biomass reductions associated with colonization by Verticillium dahliae. American Potato Journal 61:557-568.
 - 108 Kotcon, J.B., D.I. Rouse & J.E. Mitchell (1984) Dynamics of root growth in

- potato fields affected by the early dying syndrome. *Phytopathology* 74:462-467.
- 109 Krishnamani M.R. & M. Lakshmanan (1976) Photosynthetic changes in Fusarium vasinfectum infected cotton. *Canadian Journal of Botany* 54:1257-1263.
 - 110 Lapwood, D.H., G.A. Hide & J.H. Lennard (1977) Effects of cultural practices, Verticillium nubilum and locality on coiled sprout and yield of early potatoes. *Annals of applied Biology* 85:203-215.
 - 111 Leach, S.S. & J.A. Frank (1982) Influence of three systemic insecticides on Verticillium wilt and Rhizoctonia disease complex of potato. *Plant Disease* 66:1180-1182.
 - 112 Leijdens, M.B. & Y. Hofmeester (1986) Population fluctuations of some nematodes on potato and sugarbeet in relation to different crop rotations. *Med. Fac. Landb.w. Rijksuniv. Gent* 51/35:1279-1286.
 - 113 Levy, D. (1983) Water deficit enhancement of proline and alpha-amino nitrogen accumulation in potato plants and its association with susceptibility to drought. *Physiologia Plantarum* 57:169-173.
 - 114 Logan, C & L.R. Cook (1985) Annual report on research and technical work of the department of agriculture for Northern Ireland 1984: 203-206.
 - 115 Loon, C.D. van (1985) Drought as a major constraint in potato production and possibilities for screening for drought resistance. In: *Potato research of tomorrow*. Pudoc Wageningen:5-6.
 - 116 Loon, C.D. van, L.A.H. de Smet & F.R. Boone (1985) The effect of a plough pan in marine loam soils on potato growth. 2. Potato plant responses. *potato Research* 28: 315-330.
 - 117 Lynch, J.M. (1976) Production of soil micro-organisms in relation to plant growth. *CRC Critical Review of Microbiology* 5:67-107.
 - 118 Maas, P.W.T. & W. Heijbroek (1982) Biology and pathogenicity of the yellow beet cyst nematode, a host race of Heterodera trifolii on sugar beet in the Netherlands. *Nematologica* 28:77-93.
 - 119 Maenhout, C.A.A.A., J.J.s'Jacob & P.W.T. Maas (1983) Onderzoek naar het voorkomen van vrijlevende wortelaaltjes in relatie tot de teelt van snijmais. In: *De betekenis van vrijlevende wortelaaltjes bij mais*. Verslag PAGV 6:3-11.
 - 120 Marchner, H. (1983) General introduction to the mineral nutrition of plants. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Volume 15A*:5-60. Springer Verlag Berlin.
 - 121 Marx, D.H., S.V. Krupa & D.S. Hayman (1978) Ectomycorrhiza and endomycorrhiza. In: Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) *Interactions between non-pathogenic soil micro-organisms and plants*:373-442. Elsevier Scientific Amsterdam.
 - 122 Matthews, R.E.F. (1981) *Plant Virology*, Second Edition. Academic Press. London.
 - 123 McCarter, N.J. Zorner, M.D. Harrison & G.D. France (1985) Soft rot Erwinia bacteria in the rhizosphere of weeds and crop plants in Colorado, United States and Scotland. *Journal of applied Bacteriology* 59:357-368.
 - 124 McIntosh, A.H., M.M. Burrell & J.H. Hawkin (1982) Field trials of foliar sprays of 3-5 dichlorophenoxy acetic acid (3,5 D) against common scab (Streptomyces scabies) on potatoes. *Potato Research* 25:347-350.
 - 125 Merckx, R., A. den Hartog & J.A. van Veen (1985) Turnover of root-derived material and related microbial biomass formation in soils of different texture. *Soil Biology and Biochemistry* 17:565-569.
 - 126 Merckx, R., A. Dijkstra, A. den Hartog & J.A. van Veen (1988) Production of root derived material and associated microbial growth in soil at different nutrient levels. Accepted in *Biology and Fertility of Soils*.
 - 127 Miller, H.J., G. Henken & J.A. van Veen (1987) The variation and composition of bacterial populations in the rhizosphere of maize, wheat and grass cultivars. Draft publication by ITAL, mimeo 11 pp.
 - 128 Misaghi, I., J.E. Devay & T. Kosuge (1972) Changes in cytokinin activity associated with the development of Verticillium wilt and water stress in cotton plants. *Physiological Plant Pathology* 2:187-196.
 - 129 Moen, R. & J.R. Harris (1985) The Rhizoctonia disease complex of wheat. In: *Ecology and management of soil borne pathogens*:48-50. APS St. Paul.
 - 130 Mulder, A. & G. Veninga (1986) *Praktijkonderzoek naar het verloop van het*

besmettingsniveau van het aardappelcysteaaaltje in het N.O. zand- en dalgrond gebied. Samenvattend verslag van de periode 1968-1985. Onderzoek 1986:143-146.

- 131 Mulder, R. (1987) Oplossingen in de akkerbouw, beperking van de overschotten en de gevolgen voor de bodemgezondheid. Landbouwkundig Tijdschrift 99:21-25.
- 132 Mueller, H.B. (1983) Virusbefall und Verhalten von Inhaltsstoffen - auch in Abhaengigkeit von Vorfruechten - im Jahre 1982 in Oesterreich. Zuckerindustrie 108:760-763.
- 133 Noordwijk, M., J. Floris & A. de Jager (1985) Sampling schemes for estimating root density distribution in cropped fields. Netherlands Journal of agricultural Science 33:241-261.
- 134 Noordwijk, M. van & P. de Willigen (1986) Quantitative root ecology as element of soil fertility theory. Netherlands Journal of agricultural Science 34:273-281.
- 135 Obenauf, U. & R. Roth (1985) Untersuchungen zum Unkrautbesatz in Abhaengigkeit von der Fruchtfolgestellung und eingesetzten Intensivierungsmassnahmen bei Winterroggen auf einem D-Standort. Archiv fuer Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde:29:391-397.
- 136 Onstad, D.W. & R. Rabbinge (1985) Dynamic programming and the computation of economic injury levels for crop disease control. Agricultural Systems 18:207-226.
- 137 O'Sullivan, J. (1978) Effects of rotation and nitrogen on yield and quality of potatoes. Canadian Journal of Plant Science 58:475-483.
- 138 PAGV-Lelystad (1985) Taak en organisatie. (12 pp).
- 139 PAGV-Lelystad (1987) Kwantitatieve informatie. Publicatie 37.
- 140 Parkinson, D. (1973) Techniques for studying soil fungi. In: T. Roswall (ed.) Modern methods in the study of microbial ecology. Bulletin Nr. 17 Ecological Research Committee:29-36. Stockholm.
- 141 Penning de Vries, F.W.T. & H.H. van Laar (eds.) Simulation of plant growth and crop production. Simulation Monographs Pudoc Wageningen.
- 142 Perry, J.W. & R.F. Evert (1983a) Histopathology of Verticillium dahliae wilt in mature roots of Russet Burbank potatoes. Canadian Journal of Botany 61:3405-3421.
- 143 Perry, J.W. & R.F. Evert (1983b) The effect of colonization by Verticillium dahliae on the root tips of Russet Burbank potatoes. Canadian Journal of Botany 61:3422-3429.
- 144 Rabbinge, R. (1986) De brugfunctie van gewasecologie. Inaugurele rede Landbouwuniversiteit, 16 pp.
- 145 Rawsthorne, D. & B.B. Brodie (1986) Root growth of susceptible and resistant potato cultivars and population dynamics of Globodera rostochiensis in the field. Journal of Nematology 18:501-504.
- 146 Reynolds, J.F. & J.H.M. Thornley (1982) A shoot:root partitioning model. Annals of Botany 49:585-597.
- 147 Rice, E.L. (1983) Allelopathy. Academic Press New York, 422 pp.
- 148 Rovira, A.D., G.D. Bowen & R.C. Foster (1983) The significance of rhizosphere microflora and mycorrhiza in plant nutrition. In: Encyclopedia of Plant Physiology. New Series Volume 15A:61-93. Springer Verlag Berlin.
- 149 Salt, G.A. (1979) The increasing interest in 'minor pathogens'. In: B. Schippers & W. Gams (eds.) Soil borne pathogens:289-312. AP London.
- 150 Schaefer, J.F. (1971) Tolerance to plant disease. Annual Review of Plant Pathology 9:235-252.
- 151 Schaeufele, W.R. (1981) Zuckerruebenkrankheiten und Fruchtfolge. 44th Winter Congress IIRW, Bruxelles:237-252.
- 152 Schaeufele, W.R. & C. Winner (1979) Effects of crop rotation on parasitic oomycete damage to feeding roots of sugarbeet. In: B. Schippers & W. Gams (eds.) Soil borne pathogens:343-349. Academic Press London.
- 153 Schepers, H. Brinkman, C.B. Bus & P. W. T. Maas (1986) Het effect van granulaire systemische nematociden op de opbrengst van consumptie-aardappelen. Gewasbescherming 17:153-161.
- 154 Schippers, B., P.A.H.M. Bakker & A.W. Bakker et al. (1986) Molecular aspects of plant growth affecting Pseudomonas species. In: B. Lugtenberg (ed.): Recognition in microbe-plant symbiotic and

- pathogenetic interactions:397-404. Nato Asi Series Vol H4. Springer Verlag Berlin, Heidelberg.
- 155 Schippers, B., A.W.Bakker & P.A.H.M. Bakker (1987) Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere micro-organisms and the effect of cropping practices. Annual Review of Phytopathology 25:339-358.
 - 156 Schippers, B., F.P.Geels, O. Hoekstra, J.G. Lamers, C.A.A.A. Maenhout & K.Scholte (1985) Yield depressions in narrow rotations caused by unknown microbial factors and their suppression by selected pseudomonads. In Ecology and Management of soil borne plant pathogens:127-130. APS St. Paul.
 - 157 Schirring, A. (1987) De rol van Verticillium dahliae in de aardappelteelt in nauwe rotaties. Verslag leeronderzoek phytopathologie LU, 101 pp.
 - 158 Schneider, R.W. & W.E. Pendery (1983) Stalk rot of corn, mechanism of predisposition by an early season water stress. Phytopathology 73: 863-871.
 - 159 Scholte, K. (1985) De invloed van systemische nematiciden en insecticiden aldicarb en oxamyl op de groei en productie van een aardappelgewas. Gewasbescherming 16:3-9.
 - 160 Scholte, K. (1987a) The effect of crop rotation and granular nematicides on the incidence of *Rhizoctonia solani* in potato. Potato Research 30: 187-199.
 - 161 Scholte, K. (1987b) Pathogene bodemorganismen en vruchtwisselingsproblemen. Voordracht Bijeenkomst NRLO taakgroep / BION discussiegroep Bodembioologie. 13 november; Centrum voor Planteziektenkundig Onderzoek.
 - 162 Scholte, K. & J.J. s'Jacob (1983a) The influence of continuous cropping and free living root lesion nematodes on yield of fodder maize. Netherlands Journal of Plant Pathology 89:127-139.
 - 163 Scholte, K & J.J. s'Jacob (1983b) De betekenis van continue teelt en vrijlevende wortelaaltjes voor de opbrengst van snijmais. Uit: De betekenis van vrijlevende wortelaaltjes bij mais. Verslag PAGV 6:12-23.
 - 164 Scholte, K. & R. Labruyere (1985) Netted scab: a new name for an old disease in Europe. Potato Research 28:443-448.
 - 165 Scholte, K & L.J.P. Kupers (1977) The causes of lack of self tolerance of winter rye grown on light sandy soils. 1. Influences of foot rots and nematodes. Netherlands Journal of agricultural Science 25:255-262.
 - 166 Scholte, K & L.J.P. Kupers (1978) The causes of the lack of self tolerance of winter rye grown on light sandy soils. 2. Influence of phytotoxins and soil microflora. Netherlands Journal of agricultural Science: 26: 250-266.
 - 167 Scholte, K., L.J.P.Kupers & A.J.Scholten (1984) The causes of the lack of self tolerance of winter rye grown on light sandy soils. 3. Effect of soil fungi. Netherlands Journal of agricultural Science 32:229-235.
 - 168 Scholte, K., J.W. Veenbaas-Rijks & R.E. Labruyere (1985) Potato growing in short rotations and the effect of Streptomyces spp., Colletotrichum coccodes, Fusarium tabacinum and Verticillium dahliae on plant growth tuber yield. Potato Research 28:431-438.
 - 169 Schoenbeck, F. (1979) Endomycorrhiza in relation to plant diseases. In: B. Schippers and W. Gams (eds.) Soil borne pathogens: 271-280. Academic Press London.
 - 170 Schroth, M.N. & J.G. Hancock (1982) Disease suppressive soil and root colonizing bacteria. Science 216:1376-1381.
 - 171 Schuurman, J.J. & M.A.J. Goedewaagen (1971) Methods for examination of root systems. Pudoc Wageningen 186 pp.
 - 172 Scott, F.M. (1978) Growth and structure of roots. In: Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) Interactions between non-pathogenic soil micro organisms and plants: 39-67. Elsevier Scientific Amsterdam.
 - 173 Seinhorst, J.W. (1965) The relation between nematode density and damage to plants. Nematologia 11: 137-154.
 - 174 Seinhorst, J.W. (1981) Waterconsumption of plants attacked by nematodes and mechanisms of growth reduction. Nematologia 27:34-51.
 - 175 Smith, T. (1987) Geïntegreerde bedrijfssystemen. CSM informatie 421:10-11.
 - 176 Steinbrenner, K., M. Smukalski & U. Obenauf (1983) Einfluss von Anbaustruktur und Fruchtfolge auf Ertragsleistung und -Entwicklung,

- dargestellt an Ergebnissen des internationalen Fruchtfolgeversuches Dewitz. Archive fuer Acker- und Pflanzenbau und bodenkunde 27:727-734.
- 177 Street, H.E., M.C. Elliot & M.W. Fowler (1978) The physiology of roots. In: Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) Interactions between non-pathogenic soil micro organisms and plants:69-130. Elsevier Scientific Amsterdam.
 - 178 Suslov, T.V. & M.N. Schroth (1982) Role of deleterious rhizobacteria as minor pathogens in reducing crop growth. Phytopathology 72:111-115.
 - 179 Tinker, P.B. (1980) The role of micro organisms in mediating and facilitating the uptake of plant nutrients from soil. Plant and Soil: 76:77-91.
 - 180 Trolldenier, G. (1985) Effect of varied NPK nutrition and inoculum density on yield losses of wheat caused by take-all. In: Ecology and management of soil borne pathogens: 218-220. APS St. Paul.
 - 181 Trudgill, D.L. (1987) Effect of Globodera rostochiensis on the growth of reciprocal grafts between two potato cultivars of different tolerance in a field trial. Annals of applied Botany 110:97-103.
 - 182 Trugill, D.L., K. Evans & D.M.Parrott (1975a) Effects of potato cyst nematodes on potato plants. I Effects in a trial with irrigation and fumigation on the growth and nitrogen and potassium contents of a resistant and a susceptible variety. Nematologica 21:169-182.
 - 183 Trudgill, D.L., K. Evans & D.M. Parrott (1975b) Effects of potato cyst nematodes on potato plants. II Effects on haulm size, concentration of nutrients in haulm tissue and tuber yield of a nematode resistant and a nematode susceptible potato variety. Nematologica 21:183-191.
 - 184 Trudgill, D.L., D.M. Parrott, K. Evans & F.V. Widdowson (1975c) Effects of potato cyst nematodes on potato plants. IV Effects of fertilizers and Heterodera rostochiensis on the yield of two susceptible varieties. Nematologica 21:281-286.
 - 185 Tuitert, G & L. Molendijk (1987) Simulatie van worteldichtheid en wortelverdeling van aardappel. Verslag Theoretische Teeltkunde LU, 69 pp.
 - 186 Veen, B.W. (1977) The uptake of potassium, nitrate, water and oxygen by a maize root system in relation to its size. Journal of experimental Botany 28: 1389-1398.
 - 187 Veen, B.W. (1981) Relation between root respiration and root activity. Plant and Soil 63:73-76.
 - 188 Veen, B.W. (1982) The influence of mechanical impedance on the growth of maize roots. Plant and Soil 66: 101-109.
 - 189 Velvis, H. (1985) De rol van het antagonisme bij de overleving van Rhizoctonia solani sclerotien in de grond. IB rapport 4:26 pp
 - 190 Velvis, H. & G. Jager (1983) Biological control of Rhizoctonia solani on potatoes by antagonists. 1. Preliminary experiments with Verticillium biguttatum a sclerotism inhibiting fungus. Netherlands Journal of Plant Pathology 89:113-123.
 - 191 Vos J. (1985a) Research on water relations and stomatal conductance in potatoes. 1. An introduction to concepts, techniques and procedures. In: Potato Research of Tomorrow:17-28. Pudoc Wageningen.
 - 192 Vos, J. (1985b) Research on water relations and stomatal conductance in potatoes., 2. A comparison of three varieties differing in drought tolerance. In: Potato Research of Tomorrow: 29-35. Pudoc Wageningen.
 - 193 Vos, J. (1987) Drought and the possibilities for improvement of potato yields. In: L. Monti & E. Porceddu (eds.) Drought resistance in plants: genetic and physiological aspects:151-163. Publisher: European Community.
 - 194 Vos, J. & J. Groenwold (1983) Estimation of root densities by observation tubes and endoscope. Plant and Soil 74: 295-300.
 - 195 Vos, J & J. Groenwold (1986) Root growth of potato crops on a marine clay soil 94:17-33.
 - 196 Vos, J. & P.J. Oyarzun (1987) Photosynthesis and stomatal conductance of potato leaves - effects of leaf age, irradiance and leaf water potential. Photosynthesis Research 11:253-264.
 - 197 Wadi, J.A. & G.D.Easton (1985) Control of Verticillium dahliae by coating potato seed pieces with antagonistic bacteria. In : Ecology and

- Management of soil borne pathogens:134-136. APS St. Paul
- 198 Wallace, H.R. (1963) The biology of plant parasitic nematodes. Edward Arnold Publishers LTD London, 280 pp.
- 199 Ward, S.A., R. Rabbinge & H. den Ouden (1985) Construction and preliminary evaluation of a simulation model of the population dynamics of the potato cyst nematode Globodera pallida. Netherlands Journal of Plant Pathology 91:27-44.
- 200 Warembourg, F.R. & R.A.A. morrall (1978) Energy flow in the plant-micro organism system. In Y.R. Dommergues & S.V. Krupa (eds.) Interactions between non pathogenetic soil micro organisms and plants:205-243. Elsevier Scientific Amsterdam.
- 201 Werf, W. van der, R.Rabbinge & W. Heijbroek (1986) Spring invasion of Heterodera schachtii in sugarbeet, a simulation study. Netherlands Journal of Plant Pathology 92:3-42.
- 202 Widdowson, F.V. A. Perry & M.V. Hewitt (1982) Results from the Woburn reference experiment. III Yields of the crops and recoveries of N,P,K and Mg. Rothamsted Experimental Station 1981 Annual Report:5-21.
- 203 Wieninger, L. & G. Roesner (1983) Zum Verhalten rizomaniageschaedigten Rueben in der Saftreinigung. Zuckerindustrie 108:758-760.
- 204 Williams, L.E. & A.F. Schmittheuner (1963) Effect of crop rotation on yield, stalk rot and root rot of corn. Phytopathology 53:1412-1414.
- 205 Willigen, P. de & M. van Noordwijk (1987) Roots, plant production and nutrient use efficiency. PhD Thesis LU Wageningen, 282 pp.
- 206 Winner, C. (1986) Pilzliche Seitenwurzelfaeule der Zuckerrube. Zuckerindustrie 111:134-138.
- 207 Xu, G.W. & D.C. Gross (1986) Field evaluations of the interactions among fluorescent pseudomonads, Erwinia carotovora and potato yields. Phytopathology 74:423-430.
- 208 Zadoks, J.C. & R.D. Schein (1979) Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press 427 pp.
- 209 Zazzerini, A. (1975) Fotosintesi e respirazione in due cultivars di pepperone infettate con Verticillium dahlia Kleb. Annali della Facolte di Agraria Perugia 30:157-165.
- 210 Zoon, F.C. (1985) Aphanomyces cochlioides, pathogeen op biet. Doctoraalscriptie fytopathologie 1LU, 38 pp.