

KWANTITATIEF ONDERZOEK OVER
PLANTENPARASITAIRE AALTJES

DR. IR. J. W. SEINHORST

Niet voor publikatie bestemd

Zo nodig dienen de in de tijdschriften gepubliceerde artikelen geciteerd te worden.

juli 1964

Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek, Wageningen

INHOUD

pag.

Inleiding 1

Hoofdstuk I

 Bevolkingsdichtheid en schade bij plantenparasitaire aaltjes 3

 Stengelaaltjes en virusoverbrengers 4

 Wortelaaltjes 5

 Invloed van onregelmatige verspreiding van aaltjes . . . 8

 Tolerantiegrens bij verschillende gewassen en aaltjes . . 9

Hoofdstuk II

 Kwantitatief bevolkingsonderzoek bij aaltjes (Populatiedyna-
 mica) 11

 Mortaliteit van aaltjes bij afwezigheid van waardplanten 11

 Afhankelijkheid van vermeerdering van de bevolkingsdicht-
 heid 12

 Vermeerdering op beschadigde planten 14

 Verband tussen bevolkingsdichtheid en vermeerdering in
 proeven 14

 a. Op niet beschadigde planten 14

 b. Op door de aaltjes beschadigde planten 15

 Definitie van de begrippen goed en slechte waardplanten . 16

 Invloed van de uitwendige omstandigheden 16

 Invloed van slechte waardplanten op hoge bevolkingsdicht-
 heden 17

 Veldwaarnemingen 18

Hoofdstuk III

 Waardoor onderscheiden schadelijke en niet schadelijke aaltjes
 zich van elkaar 19

Literatuur 22

Gebruikte symbolen

P = bevolkingsdichtheid

d = deel van de planten dat wordt aangetast bij P = 1

y = verhouding tussen opbrengsten bij bevolkingsdichtheid P en bij afwezigheid van aaltjes

D = 1 - y

z = y als P = 1

P_i = bevolkingsdichtheid bij begin van de proef of waarnemingsperiode

P_f = bevolkingsdichtheid bij eind van proef of waarnemingsperiode

a = maximumwaarde van $\frac{P_f}{P_i}$ (in formules (7), (9), (11), (12), (13), (14) en (15))

E = evenwichtsdichtheid

Formules

$$(1) \quad y = (1-d)^P$$

$$(2) \quad y = z^P$$

$$(3) \quad \% \text{ aantasting} = 100 D = 100 (1-z^P)$$

$$(4) \quad y = c_1 z^P$$

$$(5) \quad y = c_2 z^P$$

$$(6) \quad ((4) + (5)) \quad y = cz^P$$

$$(7) \quad D = dP \quad (y = 1-D = 1-dP)$$

$$(8) \quad \frac{dP}{dt} = r_m \frac{E-P}{E}$$

$$(9) \quad P = \frac{E}{1 + e^{a-r_m t}}$$

$$(10) \quad \frac{dP}{dt} = r_m P$$

$$(11) \quad P_f = \frac{aEP_i}{(a-1)P_i + E}$$

$$(12) \quad P_f = \frac{a(1-p)^{P_i}}{1-p}$$

$$(13) \quad P_f = \frac{aP_i E_{\max} cz^{P_i}}{(a-1)P_i + E_{\max} cz^{P_i}}$$

$$(14) \quad P_f = \frac{acz^{P_i} (1-p)^{P_i}}{1-p}$$

$$(15) \quad P_{f \max} = \frac{a}{a-1} E$$

$$(16) \quad P_{f \max} = \frac{a}{1-p}$$

KWANTITATIEF ONDERZOEK OVER PLANTENPARASITAIRE AALTJES

Door: J.W. Seinhorst

Instituut voor
Plantenziektenkundig Onderzoek
Wageningen

INLEIDING

In de literatuur over schadelijke aaltjes van de laatste 15 jaar vindt men nogal eens, uitgesproken of stilzwijgend aangenomen, twee onjuiste opvattingen:

1. elke aaltjessoort, die parasiteert op planten, beschadigt deze.
2. bij teelt van goede waardplanten vermeerderen aaltjes zich op deze waardplanten tot dit tengevolge van sterke beschadiging van de plant niet meer mogelijk is.

Geen van beide meningen is juist. Zowel de schade die door aaltjes wordt veroorzaakt als hun vermeerdering hangen nog van andere voorwaarden af dan het parasitair zijn ervan en het al of niet telen van goede waardplanten.

Al toont men dus aan, dat een bepaalde aaltjessoort zich sterk kan vermeerderen op een bepaalde plant, dan betekent dit nog in het geheel niet, dat dit aaltje deze plant (of andere planten) kan beschadigen of vermindering van de groei ervan kan veroorzaken. Anderzijds betekent het feit, dat een plant niet zo'n goede waardplant is, niet dat ze weinig of niet zou worden beschadigd door grote dichtheden van het aaltje. De hoedanigheid van een plant als waardplant en zijn gevoeligheid voor beschadiging moeten als afzonderlijke, min of meer van elkaar onafhankelijke, problemen worden behandeld. Dit is een gevolg van het feit, dat de schade, door aaltjes aangericht, maar voor een gering deel wordt veroorzaakt door het betrekken van voedsel van de plant door de aaltjes. Ook bij de hoogste besmettingsgraden met Heterodera schachtii en H. rostochiensis weegt de aaltjesbevolking van een hectare nog maar ongeveer 120 kg. Zelfs als we aannemen, dat om deze 120 kg aaltjes te produceren tien maal zoveel plantenweefsel nodig is, dan vertegenwoordigt dit nog minder dan 5% van wat een gewas

aan organische stof kan voortbrengen. Het onttrekken van voedsel aan de plant is dus van geen betekenis als oorzaak van schade. Deze is het gevolg van mechanische en chemisch-fysiologische vernielingen aangericht door aaltjes. De schade, die één dier kan veroorzaken, is bij de verschillende aaltjessoorten zeer verschillend. Ze is b.v. zeer klein bij Tylenchorhynchus en Paratylenchus-soorten, veel groter bij Heterodera-soorten en het grootst bij Pratylenchus penetrans op o.a. narcis en stengelaaltjes op veel gewassen. Al kan echter één dier reeds met de microscoop goed waarneembare schade aanrichten, dan nog krijgt deze pas economische betekenis als de soort in voldoende dichtheid voorkomt om een waarneembare oogstderving te veroorzaken. Het telen van goede waardplanten van potentiëel schadelijke aaltjes leidt echter lang niet altijd tot schadelijke dichtheden van deze aaltjes.

Het vaststellen van de schadelijkheid van een aaltjessoort in de praktijk vergt dus een vrij uitvoerig onderzoek, waarbij kennis van het doen en laten van aaltjes in het algemeen noodzakelijk is.

De volgende hoofdstukken zijn gewijd aan deze algemene aspecten van het aaltjesonderzoek.

In het eerste hoofdstuk wordt het verband tussen de bevolkingsdichtheid van aaltjes en schade behandeld. In het tweede hoofdstuk wordt uiteengezet aan welke regels bevolkingsvermeerdering en vermindering bij aaltjes gebonden zijn en welke invloed de teelt van goede en slechte waardplanten en uitwendige omstandigheden hierop hebben. Tenslotte wordt in het derde hoofdstuk uiteengezet op welke vragen een onderzoek een antwoord moet proberen te vinden als het wil vaststellen of een aaltjessoort al of niet schadelijk is.

Hoofdstuk I

BEVOLKINGSDICHTHEID EN SCHADE BIJ PLANTENPARASITAIRE AALTJES

Evenals bij andere schadelijke organismen hangt ook bij schadelijke plantenparasitaire aaltjes de opbrengstvermindering, die ze bij aangestaste planten veroorzaken, nauw samen met hun bevolkingsdichtheid. Deze dichtheid kan hier worden uitgedrukt in het aantal individuen, dat per volume of gewichtseenheid grond of planteweefsel aanwezig is. Bij veel schadelijke organismen, zowel plantaardige als dierlijke, is aan het begin van het seizoen de dichtheid uitermate gering. Wanneer echter de omstandigheden hiervoor gunstig zijn kunnen ze zich zo sterk vermeerderen, dat ze in hele gebieden een gewas vernietigen (b.v. *Phytophthora*, gele roest).

Aaltjes hebben echter met de meeste aan de grond gebonden organismen gemeen, dat ze zich in het algemeen niet zeer snel kunnen vermeerderen en nog minder zich in korte tijd ver van hun plaats van geboorte kunnen verwijderen. Hierdoor is er niet alleen een verband tussen het aantal individuen dat op een bepaald ogenblik aanwezig is en de op dat ogenblik aangerichte schade, maar ook de gedurende een geheel seizoen aangerichte schade vertoont een nauw verband met de dichtheid van het aaltje bij het zaaien of planten van het vatbare gewas.

De bevolkingsdichtheid van de meeste aaltjessoorten in grond kan snel en vrij nauwkeurig worden bepaald. Als nu het verband tussen de bevolkingsdichtheid van de aaltjessoort en de opbrengst van het gewas bekend zou zijn, zou men op grond van zo'n bepaling voor het planten of zaaien van een vatbaar gewas de te verwachten schade kunnen schatten. Uiteraard zou men daarbij dan altijd een zekere marge tengevolge van niet voorspelbare invloeden van het weer en van andere variabele groeiomstandigheden op de koop toe moeten nemen.

Zonder nog over nauwkeurige waarnemingen over dit verband te beschikken kan men al aannemelijk maken, dat dit ongeveer moet zijn als aangegeven in fig. 1. Bij weinig aaltjes treedt er geen merkbare opbrengstvermindering op. De lijn, die het verband tussen de bevolkingsdichtheid van het aaltje (horizontale as) en de opbrengst (vertikale as) weergeeft, loopt dan vrijwel horizontaal. Bij een zekere dichtheid begint de schade merkbaar te worden. De lijn buigt nu af naar beneden.

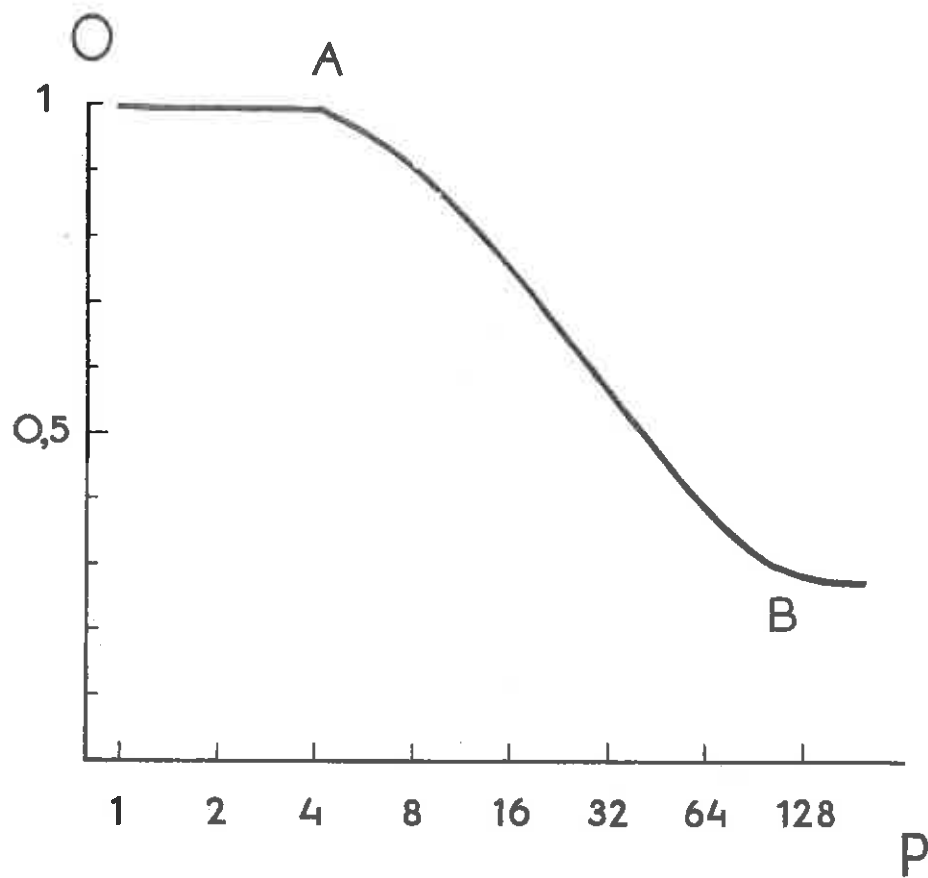


fig. 1 Verband tussen de bevolkingsdichtheid P van aaltjes en de opbrengst O van een beschadigd gewas.

De opbrengstvermindering is niet recht evenredig met het aantal aaltjes. Hoe meer aaltjes er zijn, hoe meer er op vrijwel dezelfde plaats in de plant voorkomen en hoe minder opbrengstvermindering ze per dier veroorzaken. Dit is in figuur 1 tot uitdrukking gebracht door op de horizontale as de logaritmen van de aaltjesaantallen uit te zetten (aantallen op gelijke afstanden van elkaar vormen dan een meetkundige reeks). Wanneer de opbrengst zeer klein is geworden, zal toevoeging van meer aaltjes geen effect meer hebben. De lijn wordt weer horizontaal. Het is duidelijk, dat vooral het punt of liever het gebied A waar de lijn merkbaar van horizontaal begint af te wijken van belang is. Om te kunnen beoordelen hoe goed een bestrijdingsmaatregel moet zijn, is het verder nodig de helling van de kromme tussen A en B te kennen.

Stengelaaltjes en virusoverbrengers

We zullen nu dit probleem eerst theoretisch benaderen en wel op een wijze, die direkt van toepassing is o.a. op de betrekking tussen de dichtheid van stengelaaltjes (Ditylenchus dipsaci) en het percentage aangetaste planten en tussen de dichtheid van virusoverdragende aaltjes en het percentage aangetaste planten. In de entomologie en de populatiedynamica is de resulterende betrekking bekend als de concurrentiekromme van Nicholson (1933) (Seinhorst 1959, 1963). De redenering is als volgt: Als één dier gebracht in een bepaalde ruimte in een bepaalde tijd een deel d van deze ruimte kan afzoeken, dan zal voor een tweede dier een deel $1 - d$ overblijven. Wanneer nu dit tweede dier niet wordt verhinderd de reeds door het eerste dier bezochte deel van de ruimte ook te bezoeken, dan zal dit tweede dier ook een deel d van de gehele ruimte afzoeken. Er bestaat echter een zekere kans, dat de ruimtes, die het eerste en het tweede dier afzoeken, elkaar overlappen. Als men nu een groot aantal gelijke ruimtes met telkens twee dieren heeft, dan zal het tweede dier gemiddeld een deel d van het door het eerste dier reeds afgezochte deel van de ruimte nog eens afzoeken. Daarnaast bezoekt het ook een deel a van de door het eerste dier overgelaten deel $1 - d$ van de ruimte. (Bedenk dat d een verhoudingsgetal is, dus $\frac{1}{10}$, $\frac{1}{50}$, $\frac{1}{1000}$ of iets dergelijks). Twee dieren zoeken dus samen gemiddeld af een deel a plus een deel $d(1-d)$ van een ruimte 1 . Ze laten gemiddeld onafgezocht een deel $1-d - d(1-d) = (1-d)^2$ van deze ruimte. Een derde dier kan hier-

van gemiddeld een deel $d(1-d)^2$ afzoeken en drie dieren laten dus over $(1-d)^2 - d(1-d)^2 = (1-d)^3$. Het is duidelijk dat P dieren een deel $(1-d)^P$ van de beschikbare ruimte onbezocht laten. Als we ons nu de ruimte bezet denken met planten, dan is d het deel van deze planten, dat één aaltje, in deze ruimte gebracht, kan aantasten. P aaltjes laten dus een deel $(1-d)^P$ (1) onaangetast. De verhouding tussen de aantallen gezonde planten bij P aaltjes en bij 0 aaltjes, y, is dus gelijk aan $(1-d)^P$ (1) of z^P (2) en het percentage aangetaste planten $100D = 100(1-z^P)$ (3) als $z = 1-d$.

De resultaten van potproeven van Sayre en Mountain (fig. 2) en van veldproeven van Kaai (fig. 3 en 4) beide met stengelaaltjes sluiten goed aan bij wat volgens formules (1), (2) en (3) verwacht kon worden. Alleen is bij geringe dichtheden van het aaltje de aantasting wat geringer dan ze volgens bovenstaande betrekking zou moeten zijn (ongeveer 2% bij 5% volgens de berekening). Een mogelijke verklaring hiervoor is, dat stengelaaltjes zich niet parthenogenetisch voortplanten en dat er dus een mannetje en een wijfje niet te ver van elkaar in de plant moeten voorkomen om zichtbare symptomen van aantasting te verkrijgen. De kans hierop is bij zeer geringe dichtheden van het aaltje kleiner dan bij grotere dichtheden.

De waarde van d geeft aan hoeveel aantasting optreedt bij $P = 1$, dus bij 1 aaltje per monster. De vorm van de kromme is onafhankelijk van de grootte van a. Bij een grotere waarde van a ligt de kromme meer naar links, bij een kleinere meer naar rechts. Bij stengelaaltjesaantasting in uien bleek in verschillende jaren de waarde van d zeer verschillend te kunnen zijn. In proeven van Kaai was in 1962 $d = 0,0086$ ($z = 0,9914$) (fig. 3) en in 1963 $d = 0,0366$ ($z = 0,9634$) (fig. 4), wat betekent dat in 1962 50% der uien was aangetast bij ongeveer 100 stengelaaltjes per 500 g grond en 5% bij ongeveer 15 stengelaaltjes per 500 g grond, maar in 1963 dezelfde aantasting al optrad bij respectievelijk 10 en 3 stengelaaltjes per 500 g grond.

Wortelaaltjes

Het verband tussen de dichtheid van een schadelijk wortelaaltje en de opbrengst van aangetaste planten is wat ingewikkelder. De aaltjesaantasting werkt hier groeiremmend. Ook hierbij neemt de invloed van de

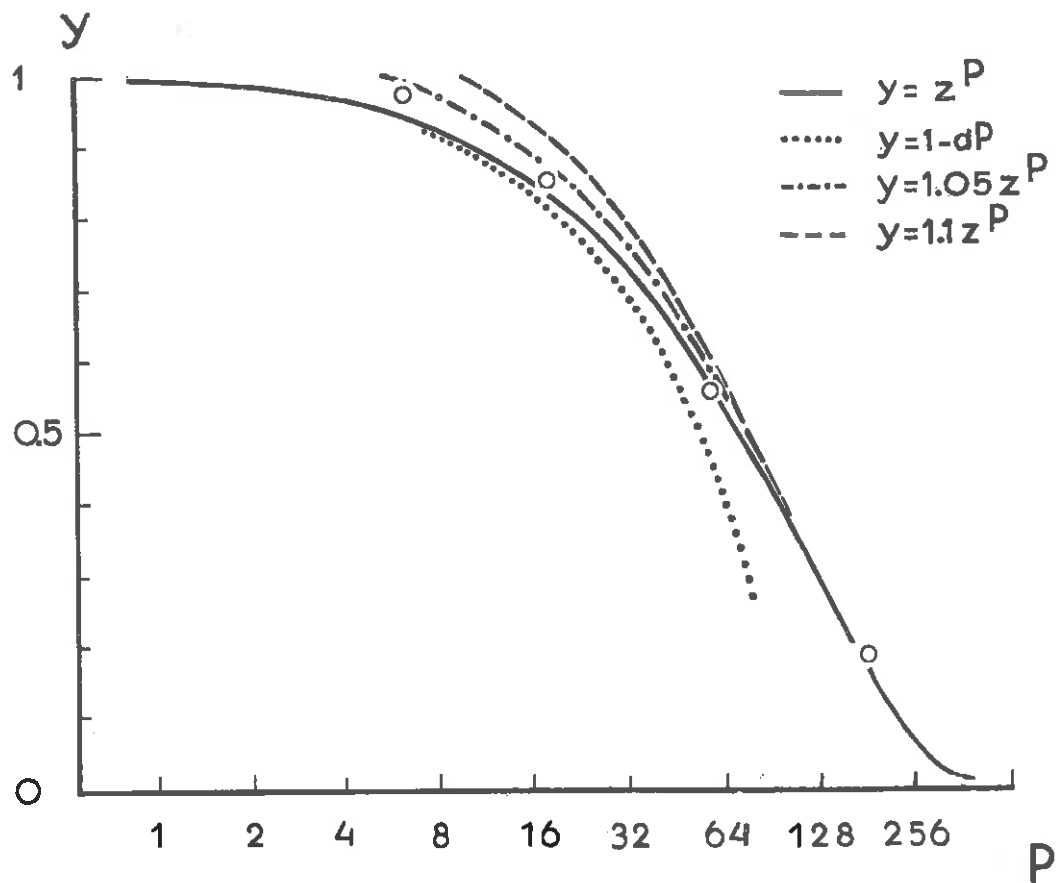


fig. 2 Verband tussen de bevolkingsdichtheid van aaltjes P en het aantal niet aangetaste planten volgens de formule $y = z^P$ of de opbrengst volgens de formule $y = cz^P$ ($c = 1,05$ en $1,1$).
 Ter vergelijking is ook de lijn $y = 1 - dP$ ($d = 1 - z$) getekend (aantal aangetaste planten of opbrengstverlies evenredig met het aantal aaltjes).
 y = verhouding tussen aantallen gezonde planten of opbrengst bij aaltjesdichtheid P en bij afwezigheid van aaltjes.
 z = faktor < 1
 0 = resultaten van potproeven van Sayre & Mountain (1962) over de aantasting van uien door stengelaaltjes.

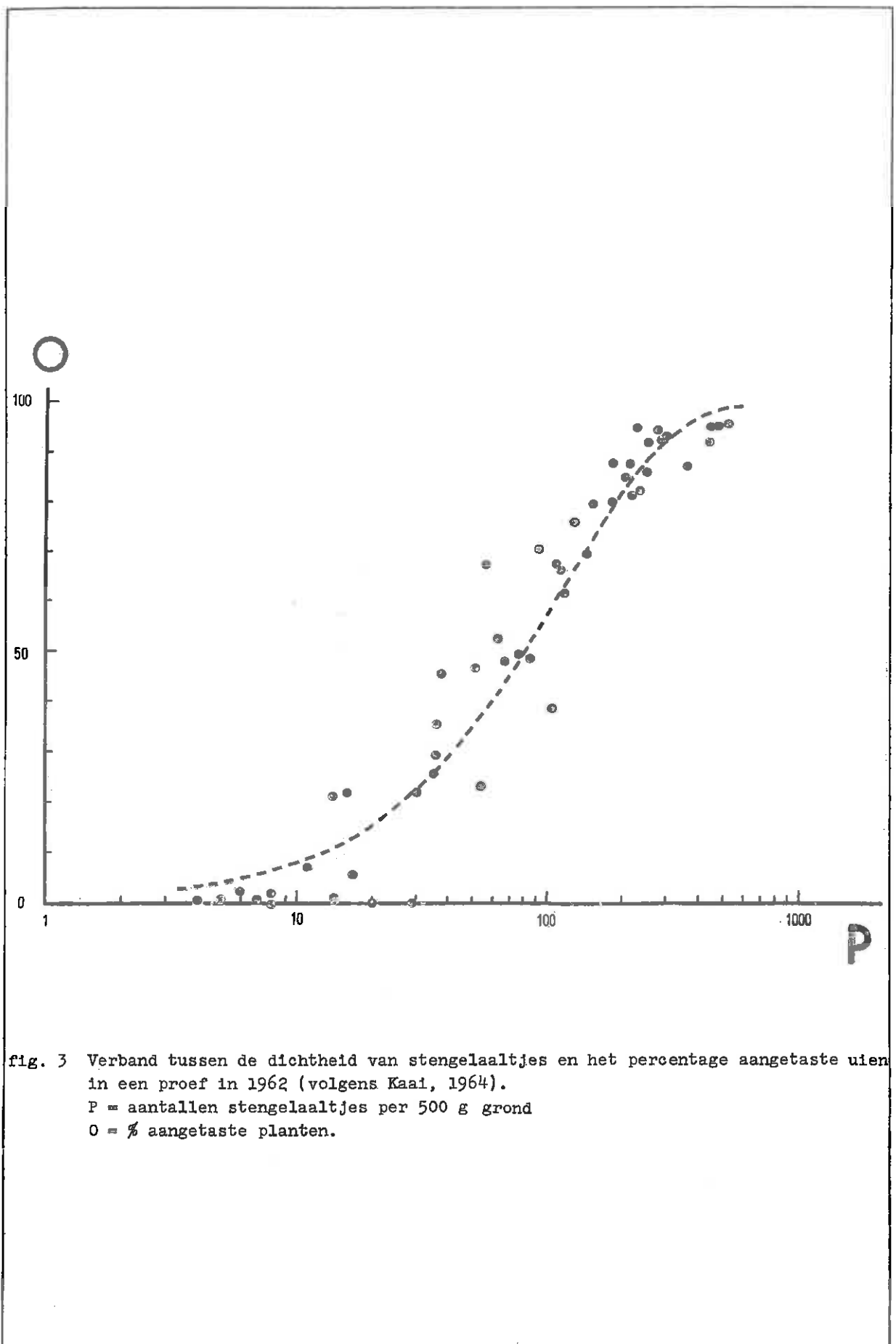


fig. 3 Verband tussen de dichtheid van stengelaaltjes en het percentage aangetaste uien in een proef in 1962 (volgens Kaal, 1964).

P = aantallen stengelaaltjes per 500 g grond

O = % aangetaste planten.

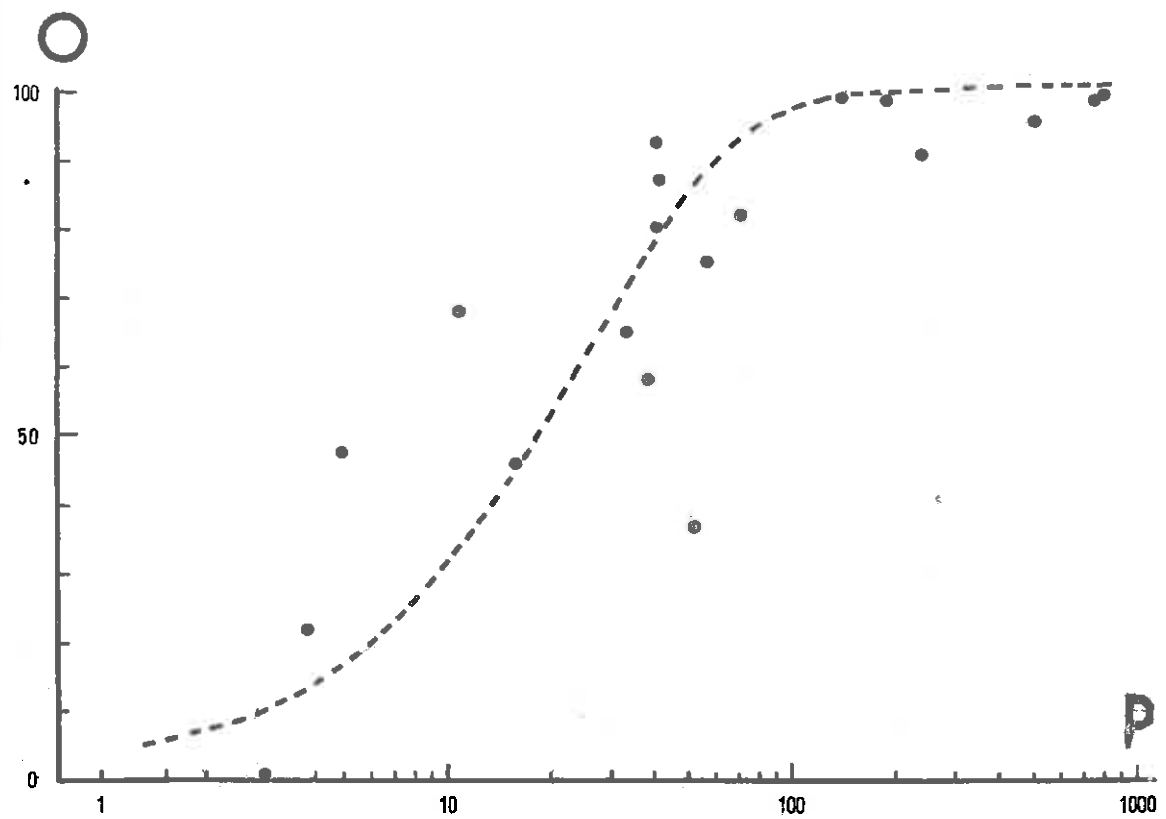


fig. 4

Verband tussen de dichtheid van stengelaaltjes en het percentage aangetaste uien in een proef in 1963 (volgens Kaa1, 1964).

P = aantallen stengelaaltjes per 500 g grond.

O = % aangetaste planten.

aaltjes minder dan evenredig met hun bevolkingsdichtheid toe. Het maakt voor de plant geen verschil of een wortel afsterft doordat er juist genoeg aaltjes in aanwezig zijn om dit te veroorzaken of veel meer. Om de betrekking tussen de bevolkingsdichtheid P van het aaltje en de ermee corresponderende groei van het wortelstelsel g ($0 < g \leq 1$) te berekenen, kunnen we weer dezelfde redenering toepassen als werd gebruikt voor stengelaaltjes en virusoverbrengers. Daaruit volgt dan dat $g = z^P$. Hierin is z weer een faktor < 1 (zie formule (3)). Als de groei van het wortelstelsel evenredig is met de grootte van de faktor z^P , dan zal ook de grootte van het wortelstelsel hiermee evenredig zijn. De groei van de bovengrondse delen staat weer in nauw verband met die van het wortelstelsel. Dit verband wordt echter gecompliceerd door drie verschijnselen:

1. Niet alle wortelweefsel is van evenveel betekenis voor de groei van de plant en deze laatste kan ook meer wortels hebben dan voor de omvang van de bovengrondse delen nodig is. De beïnvloeding van de groei van deze laatste zal pas beginnen wanneer er geen overmaat wortels meer is, dus bij een bepaalde dichtheid van het aaltje. In formule (3) moet dan voor P niet de werkelijke dichtheid worden gebruikt, maar deze laatste verminderd met die waarbij schade begint.

$$(z^{P-p} = z^{-p} z^P = c_1 z^P \quad (4)).$$

2. De grootte van het wortelstelsel van de plant wordt beperkt door de beschikbare ruimte en de daarin aanwezige hoeveelheid voedsel. Bij een geringe beschadiging van het wortelstelsel heeft de plant vaak voldoende groeikracht in reserve om dit verlies te herstellen. Als we nu aannemen, dat het herstelvermogen van de plant evenredig is met zijn totale gewicht (de eenvoudigste veronderstelling), dan wordt dit uitgedrukt door de formule voor de opbrengst $y = z^P$ te wijzigen in $y = c_2 z^P$ ($c_2 > 1$) (5). Zijn de in formule (4) en (5) beschreven effecten beide aanwezig, dan is $y = c_1 c_2 z^P = c z^P$ (6). In fig. 1 zijn naast de kromme voor $y = z^P$ ook die voor $y = c z^P$ met voor c de waarden 1,05 en 1,1 getekend.

Is $y = z^P$ dan wordt $y = 1$ voor $P = 0$. Er is dus alleen geen schade wanneer er geen aaltjes aanwezig zijn. Is $y = c z^P$ en $c > 1$, dan wordt y al gelijk aan 1 voor een waarde van P groter dan 1, zoals ook in het bovenstaande al is beredeneerd. De waarde van P , waarbij $y = 1$ wordt, heet de tolerantiegrens.

3. Als het plantmateriaal al een zekere grootte heeft voor het met de aaltjes in aanraking komt of zich een eindweeg kan ontwikkelen zonder wortels (b.v. als het reserve voedsel in knollen, bollen of wortelstokken) dan kunnen de aaltjes dit niet meer teniet doen. Ook kunnen de omstandigheden tijdelijk of plaatselijk ongunstig zijn voor de aaltjes (b.v. door droogte) zonder dat de groei van de plant daardoor tot stilstand komt. Op de hierdoor verkregen opbrengst kunnen de aaltjes dus op geen enkele wijze invloed uitoefenen. De betrekking tussen de aaltjesdichtheid en opbrengst $y = cz^P$ kan dan alleen gelden voor het deel van de opbrengst dat wel door de aaltjes kan worden beïnvloed. Als O_{\max} = de opbrengst bij afwezigheid van aaltjes, O_{\min} = de opbrengst waarop de aaltjes ook bij zeer grote dichtheden geen invloed kunnen uitoefenen en O_P de opbrengst bij een aaltjesdichtheid P, dan is $y = \frac{O_P - O_{\min}}{O_{\max} - O_{\min}} = cz^P$. De resultaten van een vrij groot aantal in

de literatuur vermelde proeven komt zeer goed met bovenstaande vergelijking overeen (fig. 5 t/m 10). In de regel (fig. 5, 7, 8, 9 en 10) moest de waarde van O_{\min} geschat worden. Bij enkele hier niet vermelde proeven kon ze uit de gegevens worden afgeleid. De betrekking gaat zowel op voor opbrengsten als voor lengten van stengels, halmen of scheuten. Uit de goede overeenkomst van theorie en waarnemingen mag men concluderen, dat deze theorie de wijze waarop aaltjes de opbrengst van aangetaste planten beïnvloeden op de juiste wijze weergeeft.

In fig. 5 (proef van Jones met bietecystenaaltje op bieten) werd een goede aanpassing verkregen door aan te nemen, dat de minimum-opbrengst (bereikt bij 600 eieren per g grond) bij de proef in 1953 nihil was, bij die in 1954 (bereikt bij 500 eieren per g grond) 160 oz per veldje. Dit verschil zou veroorzaakt kunnen zijn doordat het bietecystenaaltje gedurende een groter deel van het groeiseizoen van 1953 dan van 1954 actief was.

Een verschil in activiteit van het aaltje kwam ook tot uiting in zijn vermeerdering en evenwichtsdichtheid (zie pag. 12), die beide in 1953 wat groter waren dan in 1954. Uit gegevens van Hoestra en Oostenbrink (1962) kan men afleiden, dat de groei van Golden Delicious, geënt op de onderstam M XI, pas bij een grotere dichtheid van P. penetrans dan 50 aaltjes per 100 g grond merkbaar werd geremd, maar die van Golden Delicious

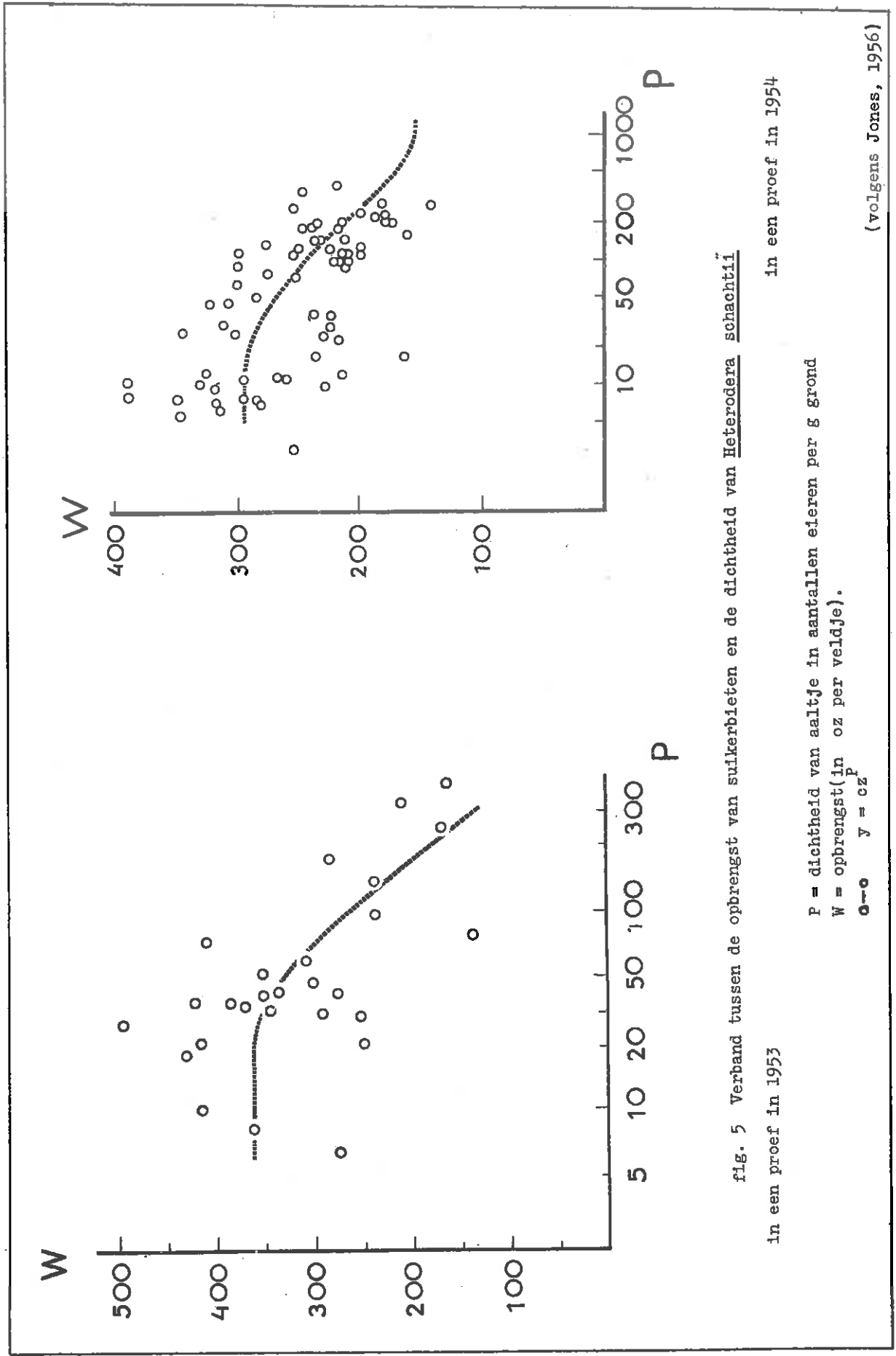


fig. 5 Verband tussen de opbrengst van suikerbieten en de dichtheid van Heterodera schachtii

in een proef in 1953

in een proef in 1954

P = dichtheid van aaltje in aantallen eieren per g grond

W = opbrengst (in oz per veldje).

$$y = cz^{\frac{P}{P_0}}$$

(volgens Jones, 1956)

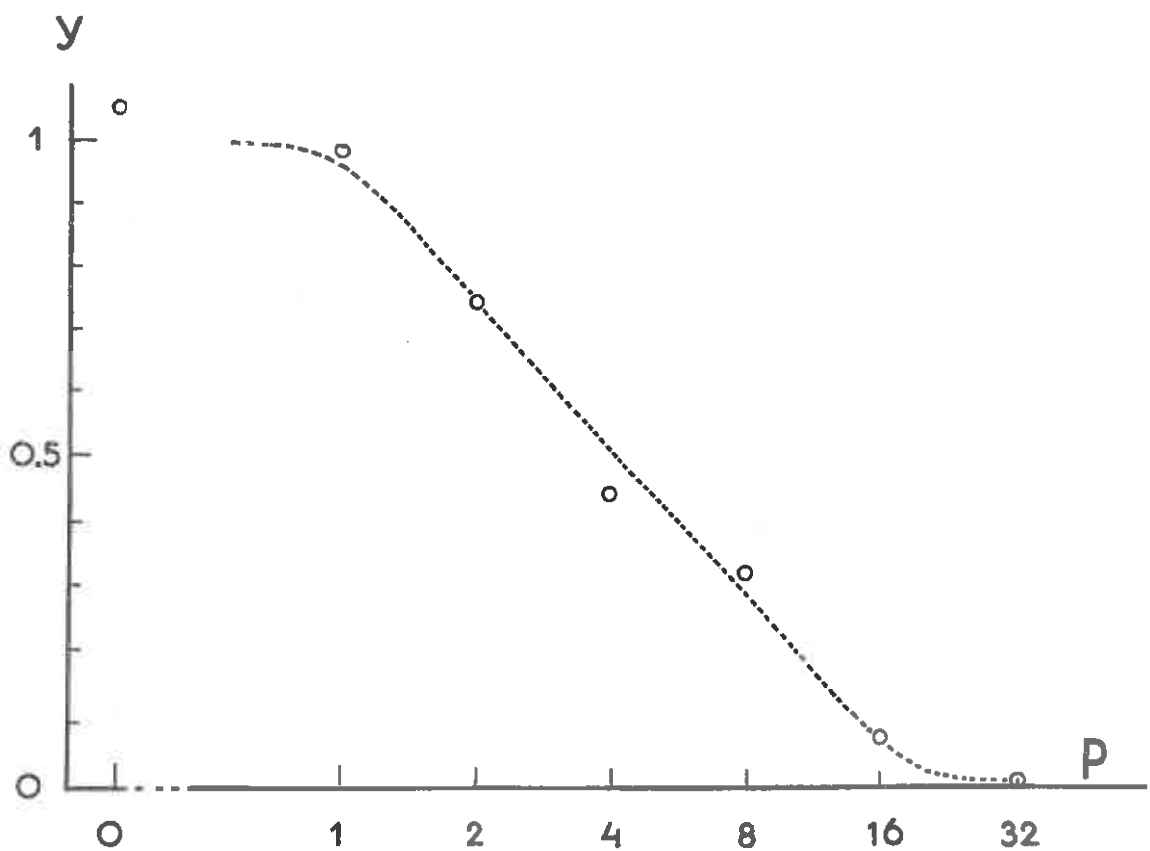


fig. 6 Verband tussen de dichtheid van Heterodera trifolii en de opbrengst van witte klaver in een gras-klaver-mengsel.

○-----○ vierde snede $y = 1,1 z \cdot P$

(Volgens Hiddink, Hijink en Oostenbrink, 1963).

$P = 1$ komt overeen met 3,2 eieren van H. trifolii per ml grond.

op M IV al vanaf ongeveer 10 aaltjes per 100 g grond (fig. 7). Hoestra en Oostenbrink constateerden verder, dat de scheutlengte van M XI op grond met een dichtheid van P. penetrans van 80 aaltjes per 100 g grond 64% was van die op met DD behandelde grond, die van M IV 49% en die van M I 32%. Volgens fig. 7 kan men echter bij deze dichtheid van P. penetrans bij M XI een groeiremming verwachten van ongeveer 5% (zelfs bij 200 aaltjes per 100 g grond is ze volgens fig. 7 nog maar 25%), bij M IV van ongeveer 20% en bij M I van ongeveer 15% (als tenminste niet de ent de gevoeligheid van de onderstam sterk vermindert, wat onwaarschijnlijk is). De grote verbetering in groei door DD kan dus niet geheel berusten op het doden van P. penetrans. Ook zonder dit aaltje zou de scheutlengte met ongeveer de helft zijn toegenomen (onbehandeld 75% van behandeld met DD).

Hier blijkt dus duidelijk hoe voorzichtig men moet zijn met het baseren van conclusies over de schadelijkheid van aaltjes op opbrengstverbeteringen verkregen door behandeling van de grond met nematiciden.

Op overeenkomstige wijze kan uit een proef van Mountain en Patrick worden afgeleid, dat behandeling van de grond met DD en EDB ook bij afwezigheid van Pratylenchus penetrans de groei van perzik nog met 10% tot 20% zou hebben doen toenemen (fig. 10).

Invloed van onregelmatige verspreiding van aaltjes

Het bovenstaande geldt alleen als de bemonsteringen en opbrengstbepalingen worden gedaan op uniform besmette velden of in potten. Gaat men echter grote velden bemonsteren, zoals voor advieswerk in de regel wordt gedaan, dan zullen de bevolkingsdichtheden die men bepaalt gemiddelden zijn van hogere en lagere dichtheden en hetzelfde geldt voor de opbrengsten van deze velden. Vooral stengelaaltjes komen vaak sterk pleksgewijs voor. Toch is dit juist bij dit aaltje van weinig betekenis voor de interpretatie van in grondmonsters gevonden aantallen aaltjes. Als uiterste geval van onregelmatige verspreiding kan men aannemen, dat een deel van het veld onbesmet is en een ander deel zo zwaar besmet, dat het gewas er geheel wordt vernietigd. Variëert nu de verhouding tussen het besmette en onbesmette deel van het veld, dan zal het aantal aaltjes in het gemiddelde monster evenredig zijn met de grootte van het besmette deel en de opbrengst eveneens. De schade is dus evenredig met de bevol-

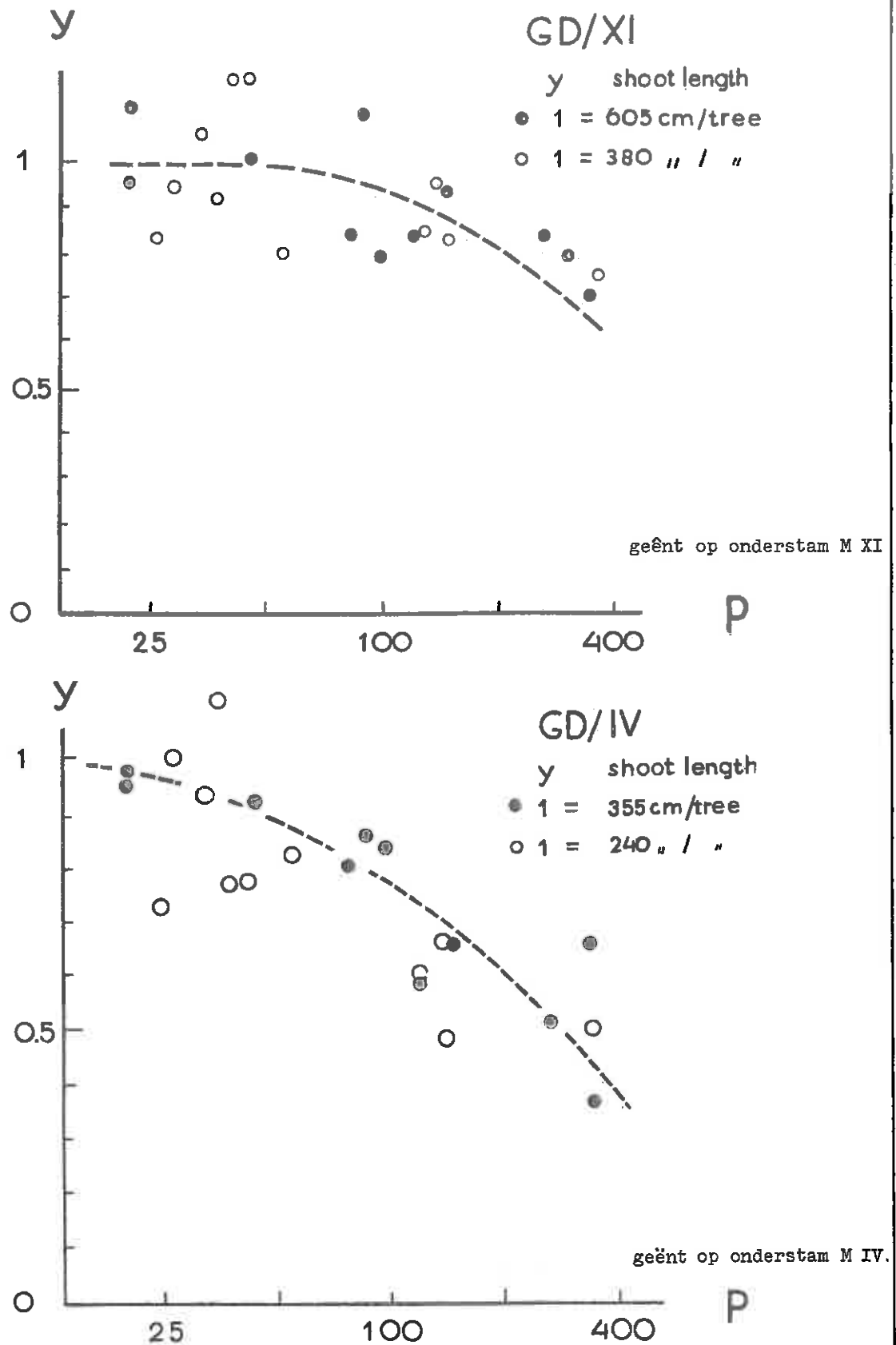


fig. 7 Verband tussen de dichtheid van P. penetrans en de scheut-
 lengte van Golden Delicious
 P in aantallen aaltjes per 100 g grond.

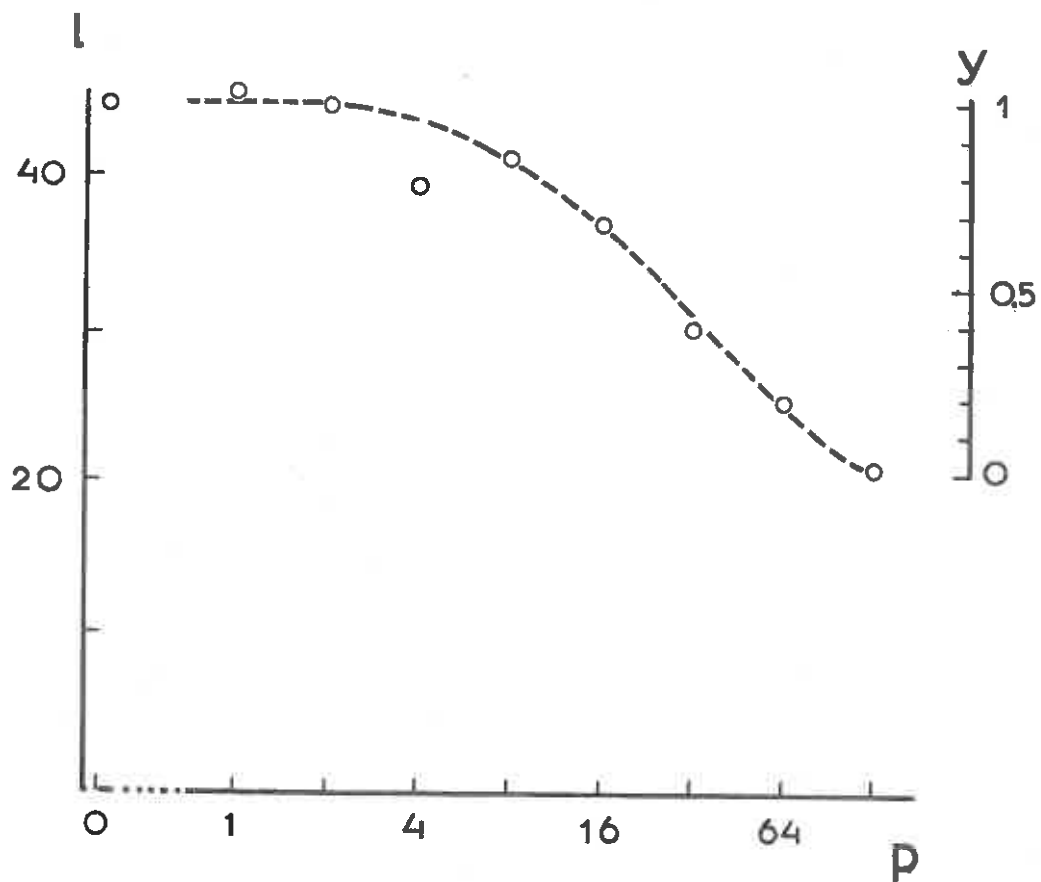


fig. 8 Verband tussen de dichtheid van Heterodera avenae en de lengte van haverplanten volgens een potproef van Hesling (1957).
 P = 1 komt overeen met 19 larven van H. avenae per 100 g grond
 l = lengte van planten in cm.

----- $y = 1,05 z^P$

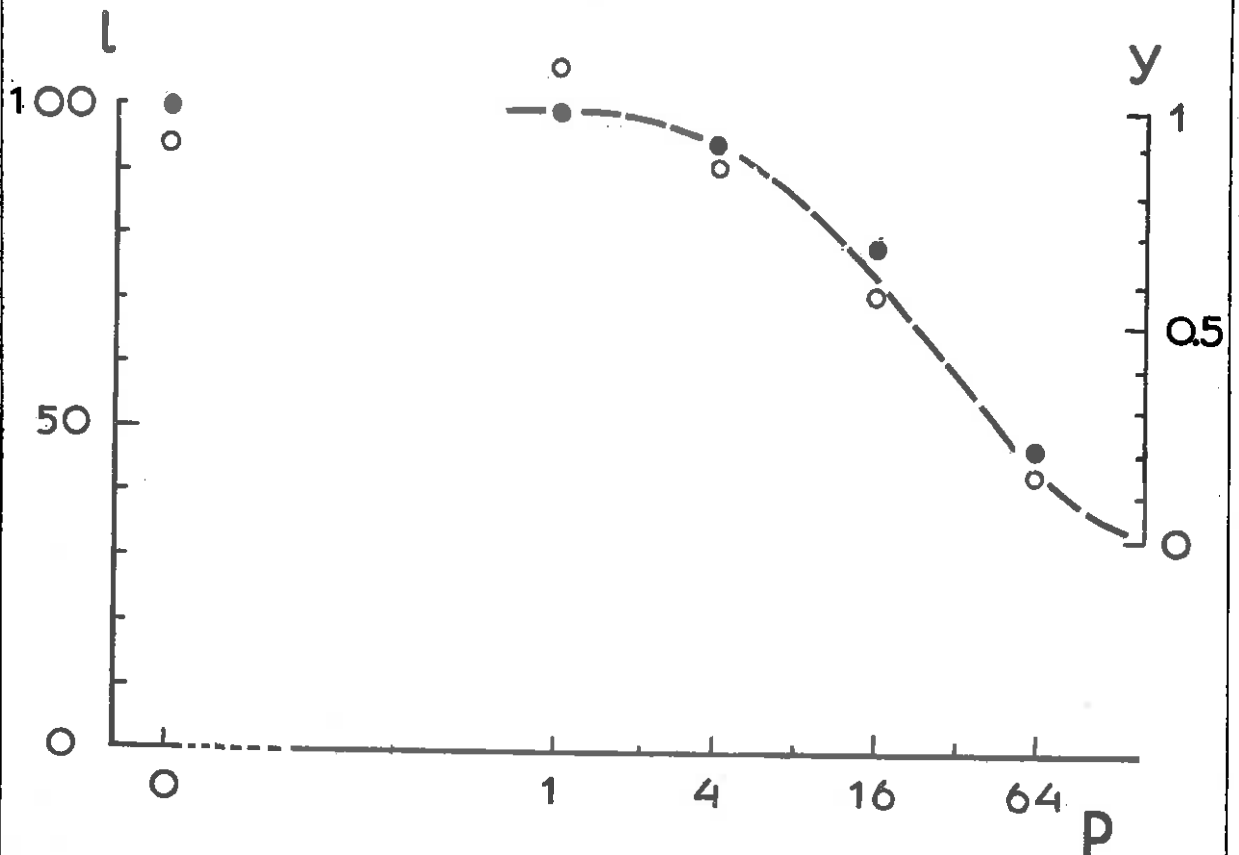


fig. 9 Verband tussen de dichtheid van Heterodera tabacum en de lengte en het gewicht van tabaksplanten.

----- $y = 1,05 z^P$

●-----● lengte. 1 = 100 komt overeen met 179 cm.

o-----o gewicht. 1 = 100 komt overeen met 385 g.

(Volgens Lownsbery & Peters, 1955).

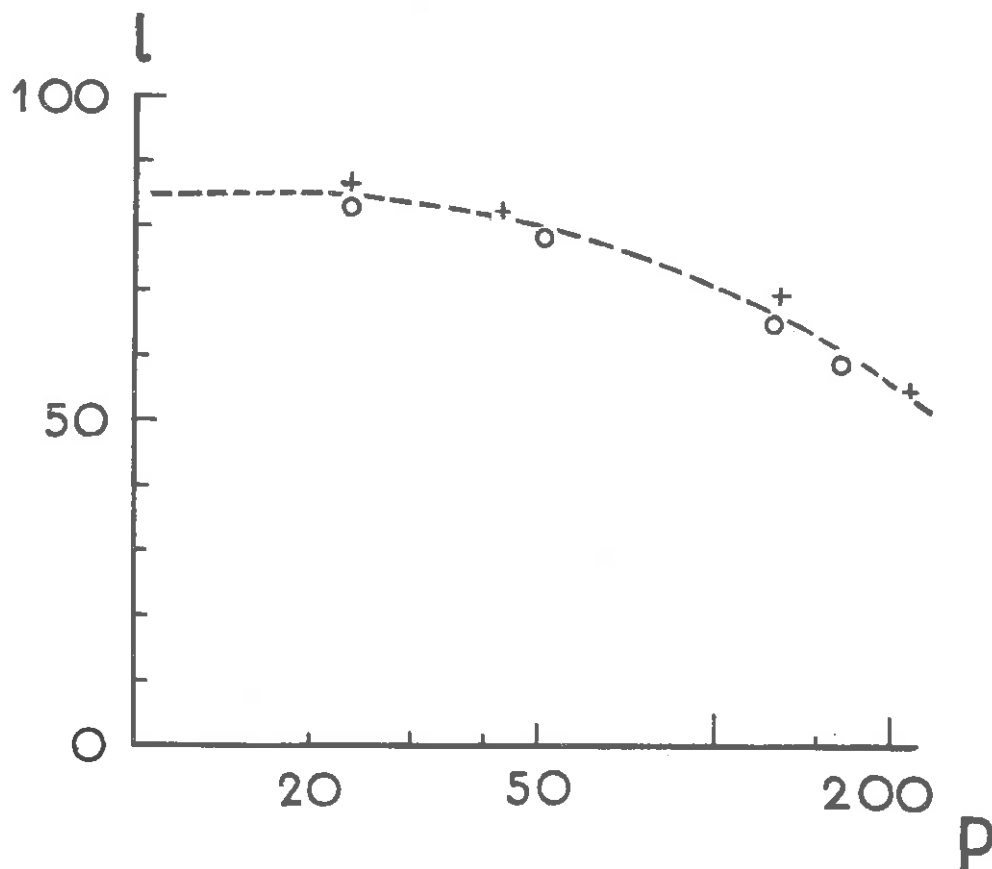


fig. 10 Verband tussen de dichtheid van Pratylenchus penetrans en de scheutgroei van perzik.

P = aantal aaltjes per g grond.

l = lengte van scheuten per plant.

100 = lengte na behandeling van grond met DD of EDB = 450 cm per boom.

----- $0,85 l = 1,05 z^P$.

(Volgens Mountain & Patrick, 1961).

kingsdichtheid van het aaltje ($D = dP$ (7) en $y = 1-D$). Tot een waarde van dP van ongeveer 0,4 is $1 - (1-d)^P$ maar weinig kleiner dan dP . De voorspelbaarheid van schade door stengelaaltjes in uien wordt dus vrijwel niet beïnvloed door de meerdere of mindere regelmatigheid van de verspreiding van dit aaltje in het bemonsterde veld.

Bij wortelaaltjes is er echter wel een belangrijk verschil tussen de schade bij onregelmatige en die bij regelmatige verspreiding. Voor de meest onregelmatige verspreiding geldt weer, dat de schade evenredig is met het aantal aaltjes, dat in een monster wordt gevonden. Zo vond Hellinga (1942) dat de opbrengstvermindering van suikerbieten op praktijkvelden ongeveer evenredig was met het aantal bietecystenaaltjes in monsters van deze velden. Bij een zo regelmatig mogelijke verspreiding is er bij dichtheden beneden de tolerantiegrens van het gewas in het geheel geen schade. Bij onregelmatige besmetting van een veld met een schadelijk wortelaaltje zal men dus al bij lagere gemiddelde dichtheden een merkbare opbrengstvermindering hebben dan bij een regelmatige besmetting. Tevens zal in het eerste geval de schade minder sterk met de aaltjesdichtheid toenemen dan in het laatste. In de uiterste gevallen verhouden de dichtheden, waarbij 5% schade optreedt, zich ongeveer als 1 : 3. Wortelaaltjes zijn vaak vrij regelmatig in de besmette velden verspreid. Alleen bij jonge, zich nog uitbreidende infecties en bij verschillen in grondsoort treden zwaar besmette plekken op naast weinig besmette.

Tolerantiegrens bij verschillende gewassen en aaltjes

De waarde van z in de formule $y = z^P$ kan bij stengelaaltjes in verschillende plaatsen sterk verschillen, zeer waarschijnlijk door verschillen in weer en grondsoort. Bij wortelaaltjes komen deze verschillen wat minder duidelijk aan de dag dan bij stengelaaltjes. Bij alle aaltjes is de waarde van z en dus ook de tolerantiegrens afhankelijk van de aaltjessoort en het gewas. Is ze bij een bepaald gewas relatief hoog voor een bepaald aaltje, dan wordt dat gewas tolerant genoemd. Dit moet niet worden verward met resistent voor (slechte waardplant van) het aaltje. Slechte waardplanten zijn soms weinig tolerant. Bij tabak zijn sommige rassen, die slechte waardplanten zijn voor Pratylenchus zeae, tevens weinig tolerant, maar rassen die goede waardplanten zijn, zijn vrij

tolerant. Aardappelrassen die resistent zijn tegen het aardappelcysten-aaltje zijn hiervoor vaak nauwelijks toleranter dan vatbare rassen. Vaak is in de strijd tegen aaltjesschade veredeling op tolerantie belangrijker dan veredeling op resistentie (slechte waardplanten), soms moet men beide combineren om tot een goed resultaat te komen (tabak en het wortelknobbelaaltje Meloidogyne incognita). Hoever de waarden van z en de tolerantiegrenzen bij verschillende aaltjessoorten uiteen kunnen lopen blijkt uit tabel 1.

Tabel 1: Tolerantiegrenzen en waarden van z (betrokken op aantal aaltjes per 500 g grond) bij verschillende gewassen en aaltjessoorten.

	z (=1-d)	Tolerantiegrens (aantal aaltjes per 500 g grond)
<u>Heterodera schachtii</u> op biet	$z^{3000} = \pm 0,92$	2000-4000
" <u>rostochiensis</u> op aardappel	$z^{3000} = \pm 0,92$	2000-4000
" <u>avenae</u> op haver	$z^{200} = \pm 0,95$	200
" " op gerst		3000
" <u>trifolii</u> op witte klaver	$z^{25000} = \pm 0,95$	25000
Stengelaaltjes op wien (% zieke planten)	0,9644-0,9914	*)
" " op rogge (opbrengst)		10-50
<u>Pratylenchus penetrans</u> op narcis		1-5
" " op aardappel(Bintje)		300 ?
" " op appel:		
Onderstam M IV met Golden Delicious	$z^{50} = 0,95$	50
" M XI met Golden Delicious	$z^{50} = 0,9898$	300

*) Geen tolerantiegrens. Bij elke dichtheid kan theoretisch verlies optreden.

Hoofdstuk II

KWANTITATIEF BEVOLKINGSONDERZOEK BIJ AALTJES (POPULATIEDYNAMICA)

Daar de bevolkingsdichtheden van schadelijke aaltjes van zo grote betekenis zijn voor het al of niet optreden van schade, is het van het grootste belang te weten waardoor en in welke mate deze onder verschillende omstandigheden toe- of afnemen. Beide zijn relatief langzame processen en bestrijdingsmaatregelen, bedoeld om het eerste tegen te gaan of het laatste te bevorderen, moeten dus tijdig worden genomen. Bij het zaaien of planten van een vatbaar gewas is het hiervoor meestal al veel te laat, zelfs voor de wel drastische maar vaak te dure chemische bestrijding.

Er kunnen bij het onderzoek over vermeerdering en vermindering van bevolkingsdichtheden van aaltjes twee aspecten worden onderscheiden: het bijzondere, waarbij men onderzoekt op welke planten en onder welke omstandigheden een bepaalde aaltjessoort zich vermeerdert of in aantal achteruit gaat en het algemene, waarbij men zich afvraagt aan welke algemene wetten vermeerdering en vermindering onderworpen zijn. Dit laatste onderdeel wordt aangeduid met de naam populatiedynamica en is in de nematologie nog een zeer jong onderzoek. Het moet niet worden verward met het eerste deel, dat men ten onrechte ook wel deze naam heeft gegeven.

Bij de aaltjes, die op cultuurgewassen leven, moet men verder in de regel twee levensfasen onderscheiden:

1. die op of in de plant, waarbij vermeerdering kan optreden,
2. die, waarin geen planten beschikbaar zijn, waaraan het aaltje voedsel kan onttrekken.

In de laatste fase kan alleen vermindering van de bevolkingsdichtheid optreden.

Mortaliteit van aaltjes bij afwezigheid van waardplanten

Aaltjes kunnen bij afwezigheid van voedsel vaak nog zeer lang in leven blijven. De snelheid waarmee hun aantal dan afneemt is onafhankelijk van de bevolkingsdichtheid, maar kan zeer sterk worden beïnvloed door uitweinig omstandigheden, zoals grondsoort, toestand van de grond en weer.

De achteruitgang van de bevolkingsdichtheid kan bij stengelaaltjes variëren van minder dan 50% tot meer dan 95% per half jaar (fig. 11). De dichtheid van verschillende cystenaaltjes daalt per jaar met ongeveer 50%. Bij wortelaaltjes, die in grond in het laboratorium werden bewaard, was soms gedurende vele maanden vrijwel geen achteruitgang in aantal te constateren.

Bij de interpretatie van veldwaarnemingen over de sterfte van aaltjes bij afwezigheid van waardplanten, moet men steeds bedenken, dat niet alleen het geteelde gewas, maar ook de onkruidflora als voedselbron dienst kan doen en dat periodes van braak of het telen van een onvatbaar gewas dus niet automatisch als voedselloze periodes mogen worden beschouwd.

Afhankelijkheid van de vermeerdering van de bevolkingsdichtheid

Een der belangrijkste onderdelen van de populatiedynamica is de wijze, waarop de snelheid van vermeerdering van organismen afhangt van hun dichtheid. Als maar één exemplaar van een organisme aanwezig is in een naar verhouding zeer grote ruimte met een bepaalde hoeveelheid voedsel, dan zal de snelheid waarmee dit organisme voedsel kan opnemen en dus groeien en zich vermeerderen, zo groot zijn als zijn aard en de omstandigheden in deze ruimte toelaten. Het voedsel, dat het opneemt, wordt gebruikt voor twee doeleinden: instandhouding en vermeerdering. Is de vermeerdering maximaal dan wordt het grootst mogelijke deel van het voedsel gebruikt voor deze vermeerdering. Bij een bepaald aantal organismen zal de beschikbare hoeveelheid voedsel echter net voldoende zijn voor de instandhouding van de aanwezige individuen en de vervanging van degenen, die sterven. De vermeerderingssnelheid is dan 0. Deze bevolkingsdichtheid wordt de maximum- of evenwichtsdichtheid genoemd. Beneden deze dichtheid is de vermeerdering evenredig met de hoeveelheid voedsel, die de aanwezige dieren of planten kunnen bemachtigen, verminderd met de hoeveelheid die nodig is om de aanwezige bevolking in stand te houden. Bij de meeste aaltjessoorten heeft de vermeerdering continu plaats. Tevens mag men aannemen, dat het gemiddelde dier bij verschillende dichtheden gelijk is (dus geen sterke verschuivingen in de verhouding tussen jonge en volwassen dieren voorkomen bij verandering van de bevolkingsdichtheid). In zo'n geval neemt een bevolking toe met de tijd zoals is

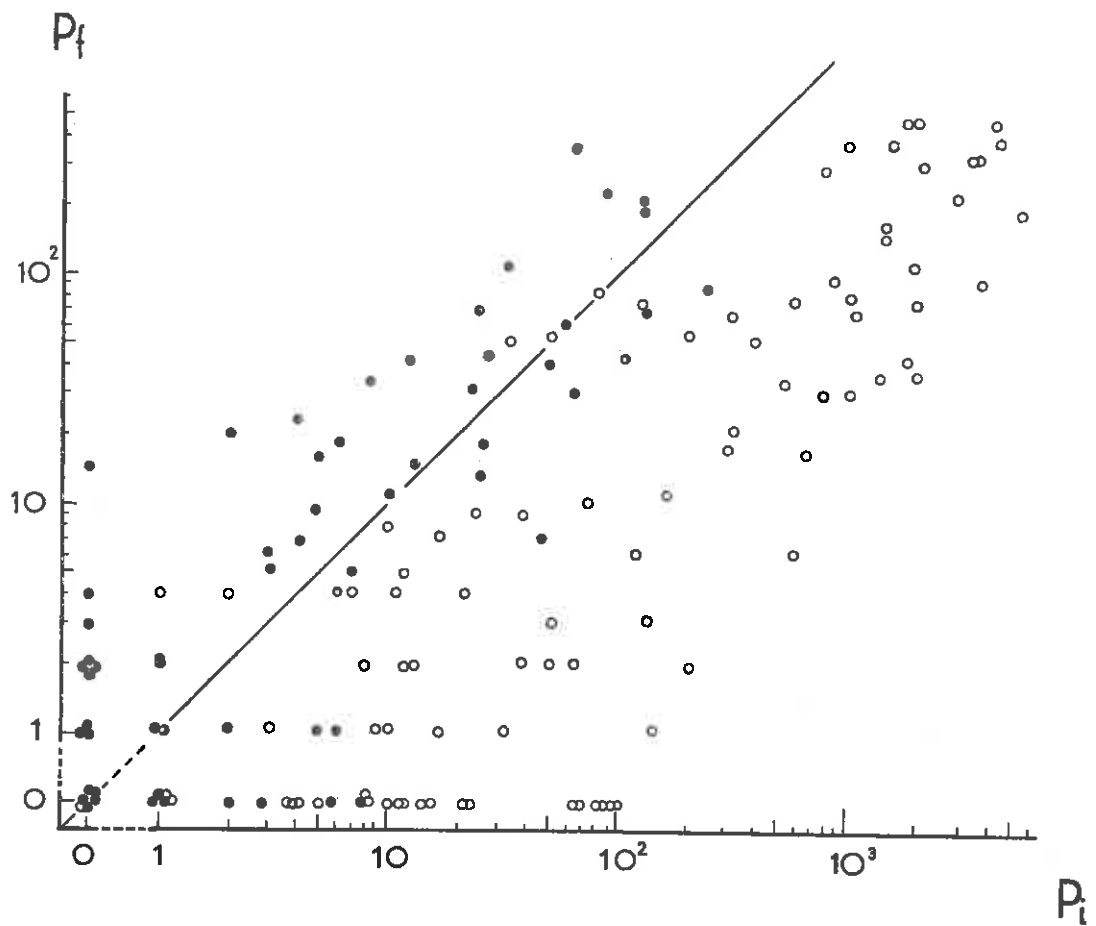


fig. 11 Daling van bevolkingsdichtheid van stengelaaltjes op een proefveld gedurende twee verschillende winters.
 P_i = dichtheid in herfst.
 P_f = dichtheid in voorjaar.
 Beide in aantallen aaltjes per 500 g grond.

weergegeven in figuur 12 *). Deze lijn is o.a. van toepassing voor stengel-aaltjes en Pratylenchus-soorten, maar niet voor Heterodera rostochiensis en H. schachtii. Bij deze soorten heeft de vermeerdering in stappen plaats. De eieren komen pas uit nadat de oudergeneratie geheel of vrijwel geheel is uitgestorven. Daarbij verplaatsen jonge dieren zich niet meer, nadat ze in de plant zijn binnengedrongen (sedentaire parasieten). Als we echter de grootte van elkaar opvolgende generaties weer tegen de tijd uitzetten, dan verschilt de aldus verkregen kromme maar weinig van die in fig. 12.

In het bovenstaande werd gesproken over de toename van de bevolkingsdichtheid met de tijd. Dit veronderstelt, dat er tijdens de proef niets verandert aan de omstandigheden voor de aaltjes.

Plantenparasitaire aaltjes leven echter op groeiende planten. De voedselvoorziening van de aaltjes neemt dus toe naarmate de planten groter worden. Daarom wordt populatiedynamisch onderzoek over aaltjes o.a. gedaan door in grond in potten een reeks van dichtheden van een aaltje aan te brengen, er een éénjarig gewas op te telen en na een zekere tijd/te de bevolkingsdichtheden/ meten. In de kromme van fig. 12 hoort bij elke bevolkingsdichtheid een bepaalde tijd. De te verwachten resultaten kunnen we in deze kromme aflezen door bij de tijden t_1, t_2, t_3 enz., waarbij de begindichtheden in de proef horen, telkens hetzelfde bedrag Δt op te tellen en de bevolkingsdichtheden af te lezen bij de tijden $t_1 + \Delta t, t_2 + \Delta t, t_3 + \Delta t$, enz. De kromme die men op deze wijze verkrijgt voor de betrekking tussen de dichtheden van een aaltje bij het begin en aan het eind van een proef is weergegeven in fig. 13 ⁺).

*) Wiskundig geldt voor deze figuur de formule $\frac{dP}{dt} = r_m P \frac{E-P}{E}$ (8) of $P = \frac{E}{1 + e^{a-r_m t}}$ (9). Hierin is P de bevolkingsdichtheid, r_m de maximum vermeerdering en E de evenwichtsdichtheid. Is P zeer klein t.o.v. E, dan is $\frac{dP}{dt} = r_m P$ (10).

⁺) Bovenbeschreven bewerking kan ook wiskundig worden uitgevoerd. Uit formule (6) volgt dan de betrekking tussen de dichtheden P_i bij het begin en P_f bij het eind van de proef $P_f = \frac{aEP_i}{(a-1)P_i + E}$ (11). Hierin is E de evenwichtsdichtheid.

($P_i = E \longrightarrow P_f = E$), a de maximumvermeerdering.

Wordt P_i zeer klein dan wordt $P_f = \frac{aP_i}{1-p}$. Voor Heterodera-soorten geldt $P_f = \frac{a(1-p)P_i}{1-p}$ (12) wanneer er geen sterke beschadiging van de aangetaste plant optreedt. Hierin is p een constante < 1 .

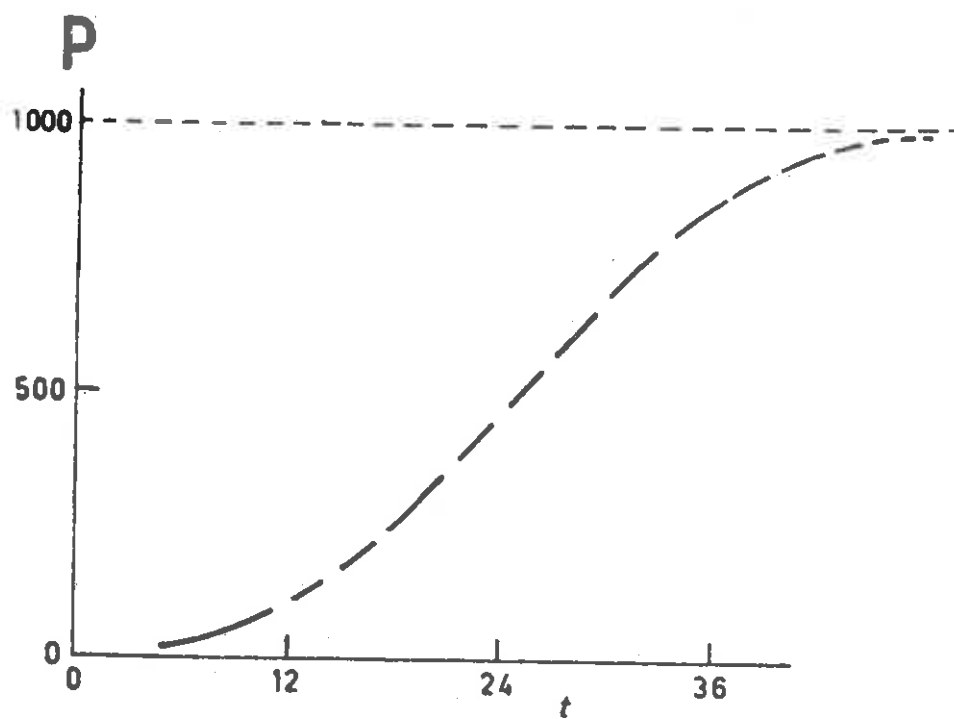


fig. 12 Toename van de bevolkingsdichtheid (niet van de Heterodera-soorten) met de tijd (logistische kromme).
P = dichtheid van organisme.
t = tijd.

Bij de kleinste begindichtheden is de vermeerdering het sterkst en ze vermindert maar weinig bij toenemende begindichtheid. Bij toename van hogere begindichtheden neemt de einddichtheid maar weinig meer toe. Bij de evenwichtsdichtheid is er geen vermeerdering en bij nog hogere begindichtheden neemt de bevolking af.

Vermeerdering op beschadigde planten

Het bovenstaande gaat alleen op als de groei van de plant niet of weinig door de aaltjes wordt beïnvloed.

Wordt door de aantasting een plant sterk beschadigd dan biedt ze minder gelegenheid aan het aaltje zich te vermeerderen dan een onbeschadigde plant. Daar de mate van beschadiging toeneemt met de bevolkingsdichtheid van het aaltje neemt ook de hoeveelheid voedsel, die voor de aaltjes ter beschikking is af bij toename van de bevolkingsdichtheid van het aaltje. Men zou dit kunnen uitdrukken door te stellen dat de evenwichtsdichtheid afneemt met het gewicht van de plant of van het wortelstelsel van de plant. Hoe hoger de bevolkingsdichtheid is, des te meer blijft de vermeerdering achter bij die volgens fig. 13 *) (zie fig. 21).

Verband tussen bevolkingsdichtheid en vermeerdering van aaltjes in proeven

a. Op niet beschadigde planten

Het zal misschien enige verwondering hebben gewekt, dat in het bovenstaande herhaaldelijk werd verondersteld, dat sommige plantenparasitaire aaltjes hun waardplanten niet merkbaar zouden beschadigen, zelfs niet bij hogere dichtheden. Het is echter gebleken, dat dit een vrij veel voorkomende toestand is. Schade en soorten, die ze veroorzaken, zijn meer uitzondering dan regel.

*) Als we veronderstellen dat E niet constant is, maar evenredig met de omvang van het wortelstelsel die volgens formule (4) evenredig is met cz^P kan formule (11) worden gewijzigd in $P_f = \frac{a^{P_i} E_{max} cz^{P_i}}{(a-1)P_i + E_{max} cz^{P_i}}$ (13) waarbij $E_{max} cz^{P_i}$ niet groter mag worden dan E_{max} . Formule (12) gaat over in $P_f = \frac{acz^{P_i}(1-p^{P_i})}{1-p^{P_i}}$ (14) waarin $cz^{P_i} = 1$. (12) en (13) gelden alleen wanneer $1 - p^{P_i} > 0$ neer alle aaltjes deelnemen aan de aantasting.

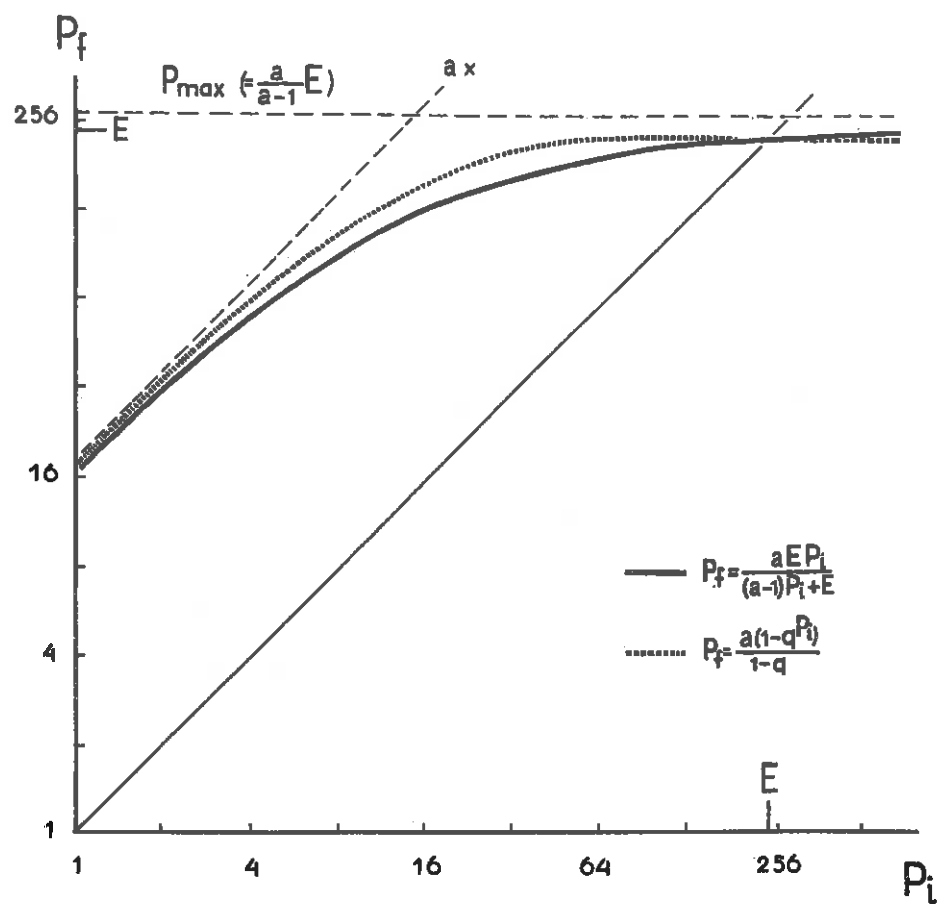


fig. 13 Het verband tussen dichtheden van aaltjes bij het begin (P_i) en het eind (P_f) van een proef over de vermeerdering van verschillende dichtheden van aaltjes op een waardplant.

— vorm van de kromme bij soorten, die zich voortdurend vermeerderen (stengelaaltjes, Pratylenchus-soorten).

- - - - - vorm van de kromme bij Heterodera-soorten.

De verklaring ligt daarin dat:

1. verschillende aaltjessoorten per dier uitermate weinig (vaak zelfs microscopisch niet waarneembare schade) veroorzaken,
2. niet alle weefsels van essentieel belang zijn voor de groei van de plant, zodat een zekere beschadiging hiervan niet tot uiting komt in de groei van de plant,
3. de planten vaak een groot herstelvermogen hebben en
4. de aaltjes door niet voldoende gunstige omstandigheden geen schadelijke dichtheden bereiken.

In een aantal potproeven bleek dan ook inderdaad de vermeerdering van verschillende aaltjessoorten op een aantal plantensoorten te voldoen aan formule (11) (pagina 13), (zie fig. 14, 15, 16 en 17). In een potproef vermeerderde Heterodera rostochiensis zich op aardappel volgens formule (12) (fig. 19).

b. Op door de aaltjes beschadigde planten

Er zijn weinig gegevens beschikbaar, die het mogelijk maken hypothesen omtrent de invloed van beschadiging van de plant op de vermeerdering van het aaltje te testen. Wel is uit veldwaarnemingen en potproeven duidelijk gebleken, dat bij sterke beschadiging van aardappelen door Heterodera rostochiensis en van uien door stengelaaltjes de aaltjesdichtheden na de oogst veel lager zijn dan die welke op minder beschadigde gewassen kunnen worden bereikt. Fig. 20 geeft de resultaten weer van een potproef van Peters (1961) met H. rostochiensis op aardappelen, fig. 21 die van een proef van Kaai (1964) met stengelaaltjes op uien. In beide proeven zijn bij de hoogste begindichtheden van de aaltjes de einddichtheden lager dan die bij wat lagere begindichtheden. In de laatste proef waren de veldjes, met meer dan 100 stengelaaltjes per 500 g grond, zeker de helft van de groeitijd van de uien vrijwel kaal. Het effect hiervan op de vermeerdering van de aaltjes is dus betrekkelijk gering. Dat maar weinig gegevens over de invloed van beschadiging op de vermeerdering bekend zijn is zeker gedeeltelijk een gevolg van het feit, dat pas bij sterke beschadigingen een meetbaar effect op de vermeerdering ontstaat. Verschillen in bevolkingsdichtheden van minder dan 30% zijn alleen bij zeer nauwkeurige proeven meetbaar.

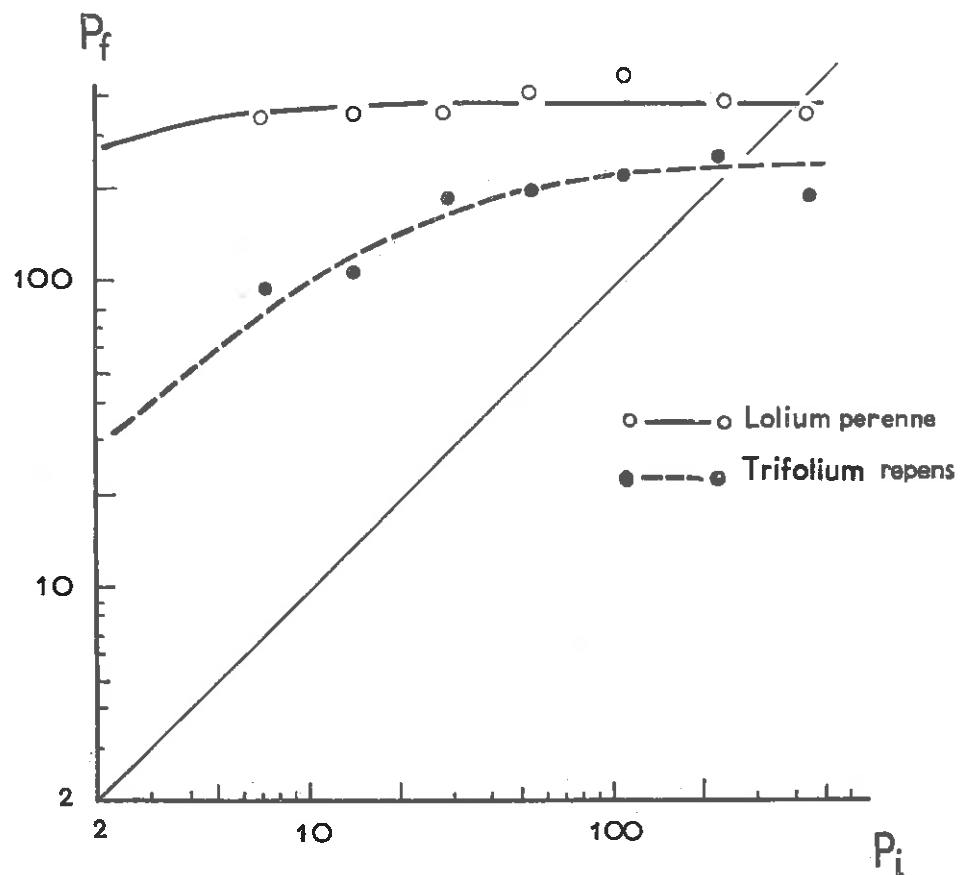


fig. 14 De vermeerdering van Tylenchorhynchus dubius op Engels raai-gras en witte klaver. Dichtheden bij begin (P_i) en eind van de proef (P_f) in aantallen aaltjes per 10 g grond.

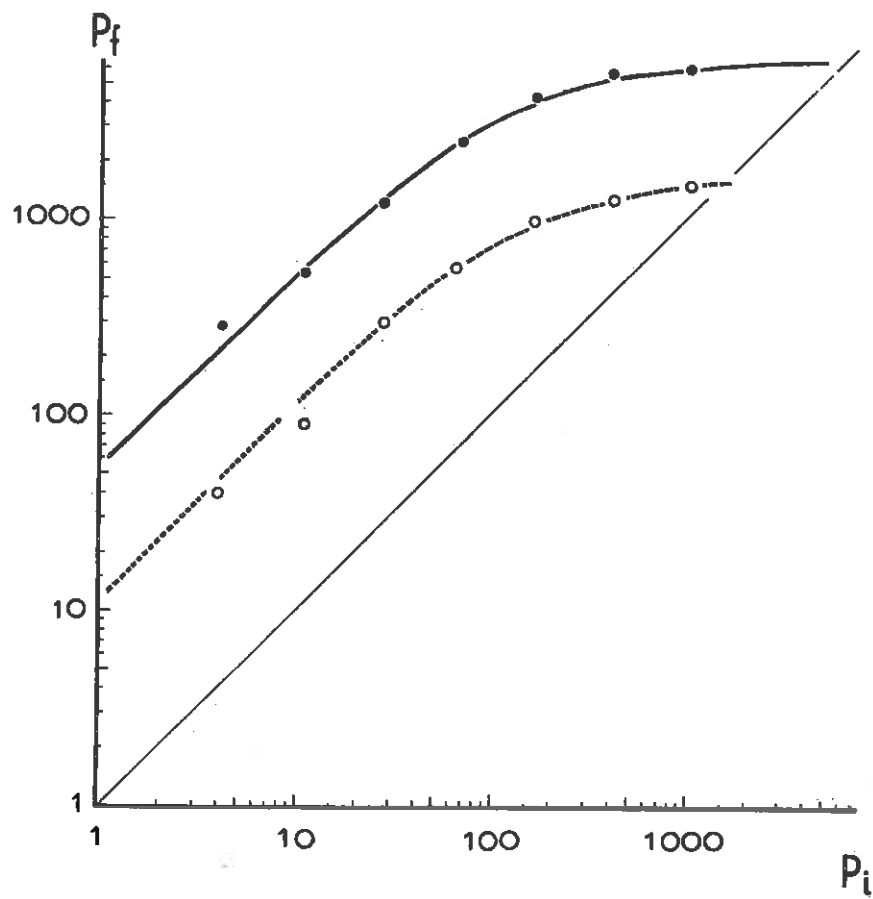


fig. 15 De vermeerdering van *T. dubius* op *Tagetes erecta* (●—●) en op biet (○---○). Dichtheden bij begin (P_i) en eind van de proef (P_f) in aantallen aaltjes per 500 g grond.

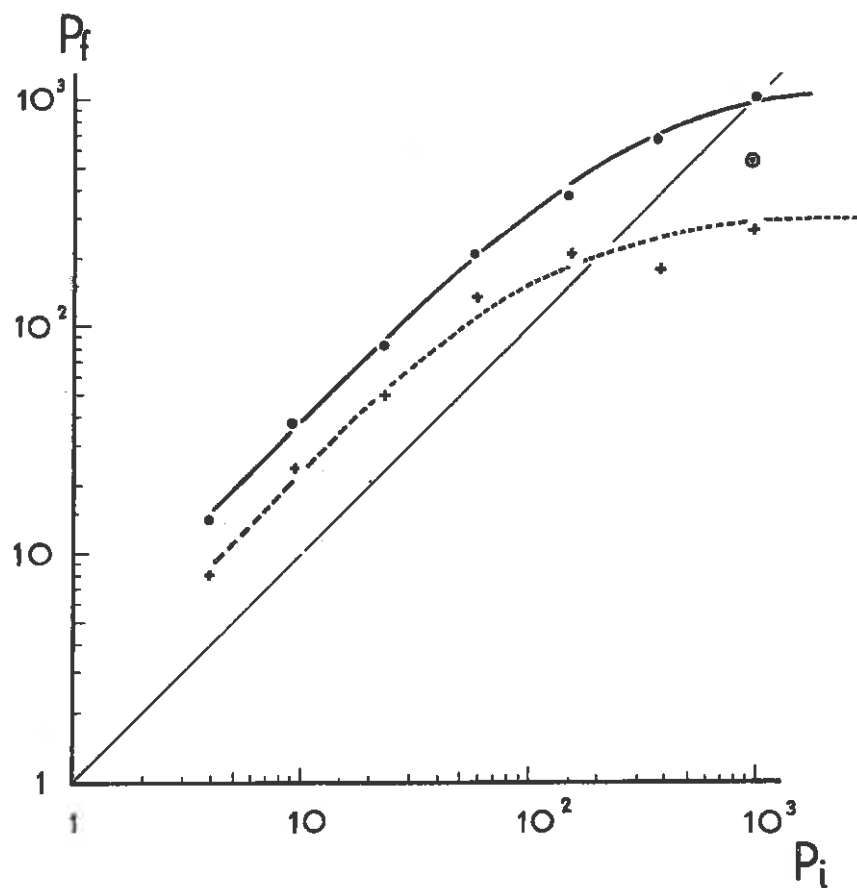


fig. 16 De vermeerdering van P. penetrans op biet (●—●) en op Tagetes erecta (+ --- +).
 ⊙ Daling van dichtheid van P. penetrans in potten zonder planten. Dichtheden bij begin (P_i) en eind van de proef (P_f) in aantallen aaltjes per 500 g grond.

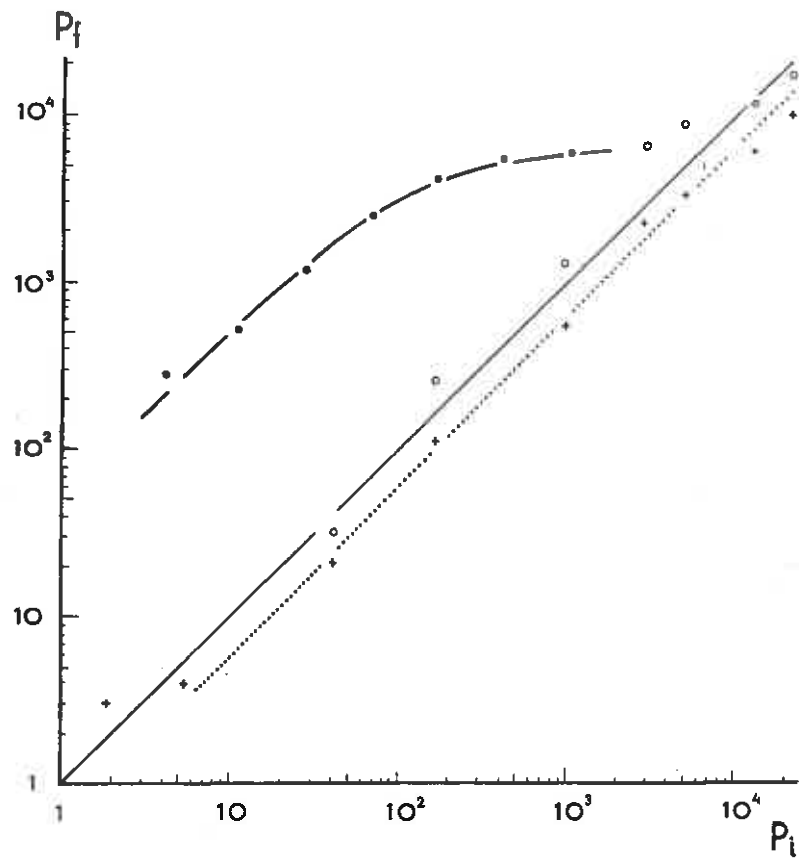


fig. 17 De vermeerdering van Tylenchorhynchus dubius op Tagetes erecta in twee verschillende proeven. Dicht-
heden bij begin en eind van de proef (P_i en P_f) in
aantallen aaltjes per 500 g grond.
● 1961, ○ 1963, + 1963 geen planten.

Definitie van de begrippen goede en slechte waardplanten

In potproeven met dezelfde aaltjessoorten op verschillende planten werden verschillende waarden voor a (maximale vermeerdering) en E (evenwichts-dichtheid) gevonden. Zijn a en E op een bepaalde plant hoger dan op een andere, dan is de eerste een betere waardplant dan de laatste. Bij een goede waardplant zijn a en E relatief hoog, bij een slechte relatief laag (vergelijk de figuren 14 en 15). Er is echter geen vast verband tussen deze twee waarden, zodat het kan voorkomen dat a hoog en E vrij laag of a laag en E hoog is (zie fig. 14 en fig. 17). Het is dus niet mogelijk de waardplanten als het ware op een rij te zetten, beginnend bij de niet waardplanten en eindigend bij de zeer goede. Men zou ze in een vlak moeten plaatsen, waarin in de ene richting de waarden van E zijn uitgezet en in de andere de waarden van a.

Invloed van de uitwendige omstandigheden

De waarden van a en E worden niet alleen bepaald door de waardplant-status, maar ook door de uitwendige omstandigheden. Fig. 17 en fig. 18 geven hiervan voorbeelden. In fig. 18 zijn bij 20 gerstplanten per pot de waarden van E en a voor het wortelaaltje Tylenchorhynchus dubius lager dan bij 5 en 10 planten per pot. Bij 20 planten per pot was het waterverbruik groter dan bij 5 en 10 planten per pot. Daar alle potten gelijk water kregen, waren die met 20 planten dus gemiddeld droger dan die met 5 en 10 planten. De drogere grond was blijkbaar ongunstiger voor de vermeerdering van de aaltjes.

De derde lijn in de grafiek geeft het verband weer, dat in dezelfde proef werd gevonden voor de dichtheden van Pratylenchus crenatus bij het begin en het eind van de proef.

Zowel de maximumvermenigvuldiging als de evenwichts-dichtheid zijn voor dit aaltje op gerst zeer laag. Ze hadden gemakkelijk van dezelfde orde van grootte kunnen zijn als bij T. dubius. Daar de lage waarden niet kunnen worden toegeschreven aan resistentie van de planten, moet wel worden aangenomen dat de grond zeer ongunstig was voor P. crenatus. Geringe vermeerdering en lage evenwichtseenheden van aaltjes kunnen dus ook voorkomen bij de teelt van goede waardplanten. De grote invloed van de uitwendige omstandigheden blijkt ook nog uit fig. 17, die de resultaten weergeeft van twee potproeven met T. dubius op Tagetes erecta,

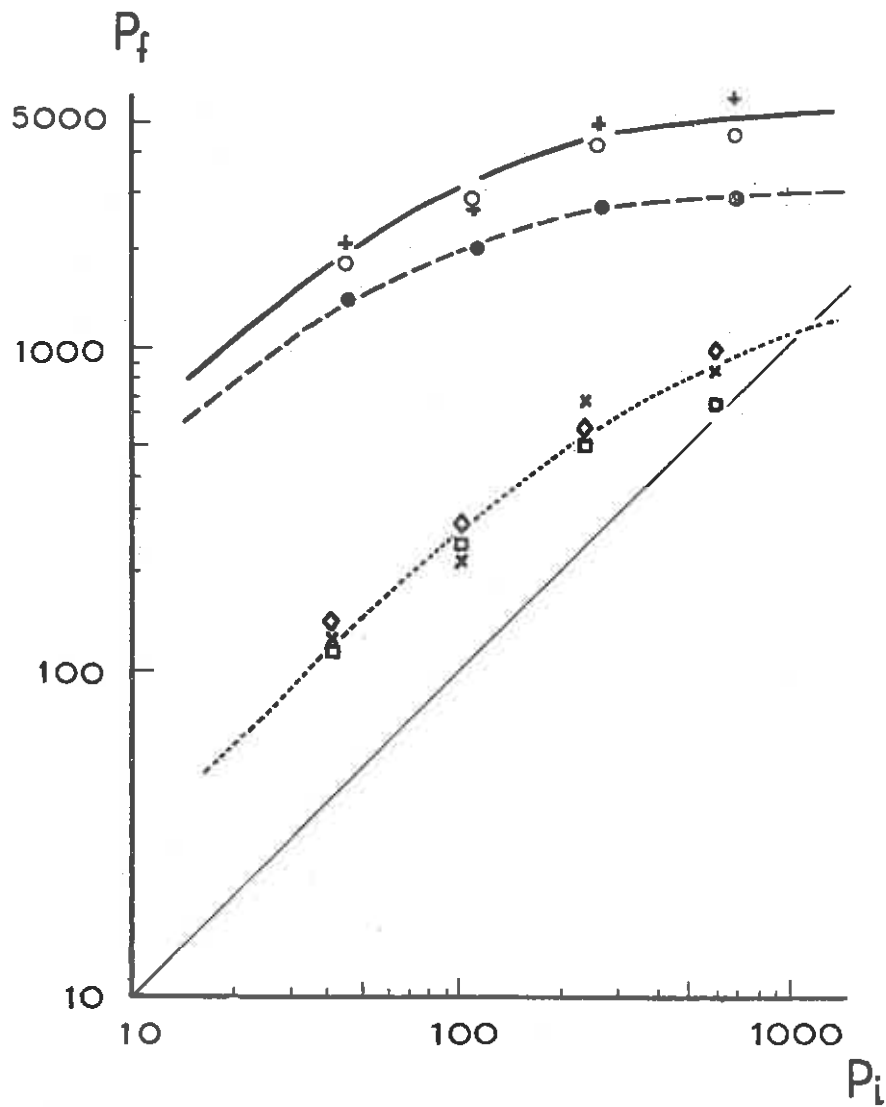


fig. 18 De vermeerdering van Tylenchorhynchus dubius en Pratylenchus crenatus op gerst bij verschillende plantdichtheden.

<u>T. dubius</u>	<u>P. crenatus</u>	
+-----+	x-----x	5
o-----o	◊-----◊	10
•-----•	◻-----◻	20

} planten per pot met
5 kg grond

Dichtheden bij begin en eind van de proef (P_i en P_f) in aantallen aaltjes per 250 g grond.

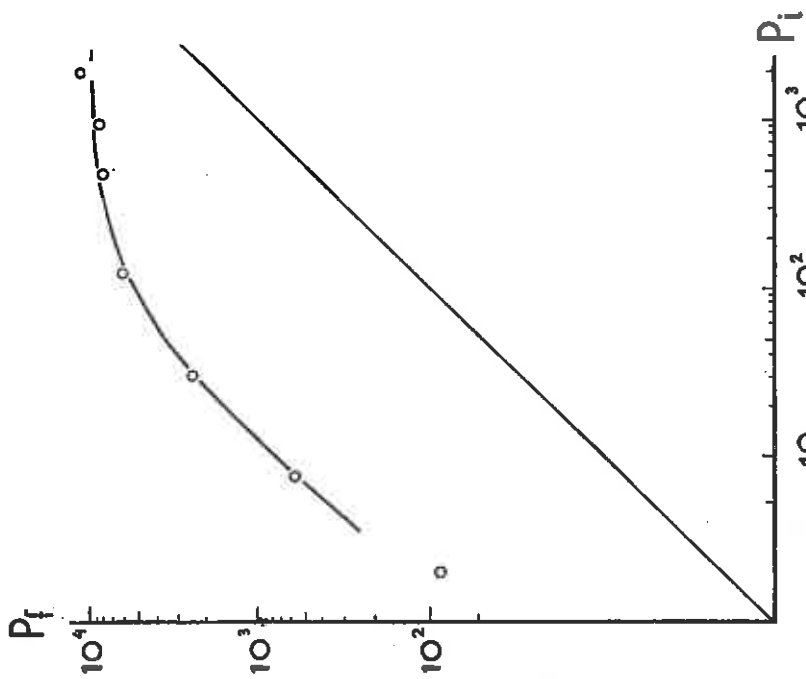


fig. 19

De vermeerdering van H. rostochiensis op aardappel: geen merkbare beschadiging van de planten. Dichtheden bij begin en eind van de proef (P_i en P_f) in aantallen eieren per 10 g grond.

$$P_f = \frac{a(1 - q^{P_i})}{1 - q}$$

(Volgens Den Ouden en Seinhorst, 1964).

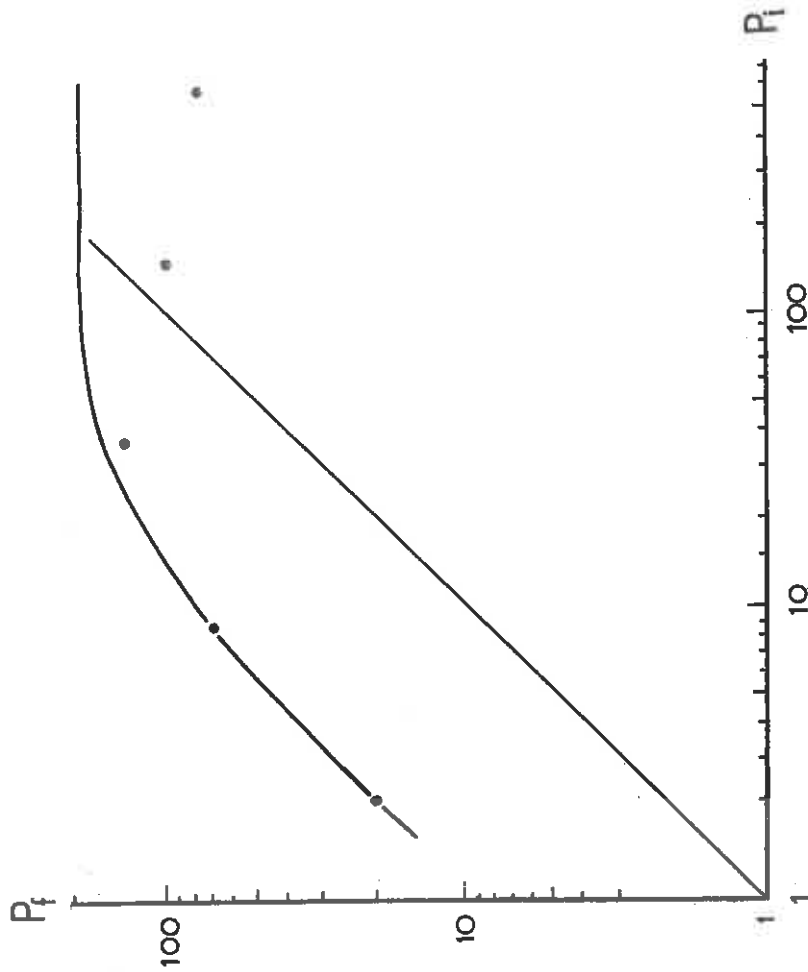


fig. 20

De vermeerdering van H. rostochiensis op aardappel bij verschillende begindheden: invloed van schade bij hoge dichtheden op vermeerdering. Dichtheden bij begin en eind van de proef (P_i en P_f) in larven per g grond.

$$P_f = \frac{a(1 - q^{P_i})}{1 - q}$$

● gemeten dichtheden van H. rostochiensis.

(Volgens Peters, 1964).

gedaan in verschillende jaren en met verschillende soorten grond. Hier is in het ene jaar een vrij sterke vermeerdering gecombineerd met een vrij lage evenwichtsdichtheid. In het andere jaar is er geen sprake van vermeerdering, maar is de evenwichtsdichtheid veel groter dan in het eerste jaar. Dit verschijnsel zou als volgt kunnen worden verklaard: In de ene proef waren de aaltjes veel aktiever dan in de andere. Ze vermeerderden zich daardoor ook veel sterker bij lage dichtheden. Bij hoge dichtheden treedt echter de grotere onderlinge concurrentie, die uit de grotere aktiviteit voortvloeit aan de dag, resulterend in een lagere evenwichtsdichtheid. In beide proeven was de sterfte bij afwezigheid van een waardplant gering.

Invloed van slechte waardplanten op hoge bevolkingsdichtheden

Uit de beschouwingen op blz.13 (en uit formules (11) en (12)) volgt, dat bij toenemende begindichtheden de bevolkingsdichtheden na de teelt van een waardplant steeds meer tot een maximum waarde (volgens formule (11) $P_{f \max} = \frac{a}{a-1} E$ (15), volgens (12) $P_{f \max} = \frac{a}{1-p}$ (16)) nadert. Dit betekent dat op slechte waardplanten hoge dichtheden veel sterker afnemen dan wat lagere. Dit verschijnsel ziet men o.a. bij Pratylenchus penetrans en P. crenatus op Tagetes-soorten (fig. 16). De afname van de bevolkingsdichtheid kan hier veel sterker zijn dan in overeenkomstige grond zonder planten. Hoogstwaarschijnlijk is dit een vrij veel voorkomende invloed van slechte waardplanten op aaltjes. De invloed van teelt van resistente aardappelen op Heterodera rostochiensis-bevolkingen behoort hier toe. Verder moeten ook zeer sterk beschadigde planten worden beschouwd als slechte waardplanten. Het effect van een slechte waardplant op een aaltjesbevolking hangt echter geheel af van de grootte van het deel van deze aaltjesbevolking, dat aan de aantasting deelneemt. Voor de overige aaltjes geldt de niet van de dichtheid afhankelijke mortaliteit bij afwezigheid van een waardplant, die vaak vrij gering is. Resistente aardappelen kunnen een H. rostochiensis-bevolking met niet meer dan 80% tot 95% doen afnemen, daar 5% tot 20% van de eieren niet uitkomt onder invloed van aardappelworteldiffusaat. Is een slechte waardplant tevens weinig attraktief voor een aaltje, dan zullen hoge bevolkingsdichtheden niet sterk dalen.

Veldwaarnemingen

Bovenstaande overwegingen zijn ook van toepassing op de aaltjes in hun natuurlijke omgeving. Fig. 21 laat de vermeerdering zien van Rotylenchus uniformus op bonen en wortelen na meer of minder sterke ontsmetting met het nematicide Vapam.

De wortelen werden na de bonen geteeld. Toch liggen de voor beide gewassen verkregen gegevens in elkaars verlengde en ze zijn eveneens redelijk in overeenstemming met de betrekking $P_f = \frac{aEP_i}{(a-1)P_i + E}$.

Voor beide gevallen golden dus vrijwel dezelfdeⁱ maximum vermeerdering (ongeveer 12-voudig) en evenwichtsdichtheid (ongeveer 250 aaltjes per 100 g grond). De dichtheden op de onbehandelde veldjes liggen echter duidelijk hoger (evenwichtsdichtheid ongeveer 400 aaltjes per 100 g grond). Dit zou kunnen betekenen dat door de ontsmetting met Vapam niet alleen aaltjes zijn gedood, maar tevens de grond (tijdelijk ?) ongunstiger voor R. uniformis is geworden.

Een opvallend verschijnsel bij een onderzoek over het verloop van de bevolkingsdichtheden van enkele wortelaaltjes op zandgrond was, dat deze bevolkingsdichtheden op verschillende velden vrijwel constant waren gedurende de gehele zevenjarige periode, waarin de waarnemingen werden gedaan. Tevens was bij geheel dezelfde vruchtopvolging op enkele velden de bevolkingsdichtheid van een bepaald aaltje veel lager, dan op de meeste andere (fig. 23). Met behulp van het bovenstaande kunnen deze verschijnselen worden verklaard.

Op de onderzochte velden worden overwegend granen geteeld, die goede waardplanten zijn voor de aaltjessoorten waar het hier om ging. Ook bij teelt van hakvruchten verminderden deze niet merkbaar in aantal. De gevonden vrij constante dichtheden waren dus de evenwichtsdichtheden op granen van deze aaltjes. De verschillen tussen de velden werden veroorzaakt door al of niet evidente verschillen in grondsoort. In de regel was de toestand van de grond blijkbaar niet aan grote veranderingen onderhevig, ondanks dat in de onderzoeksperiode zachte en strenge winters en natte en droge jaren voorkwamen.

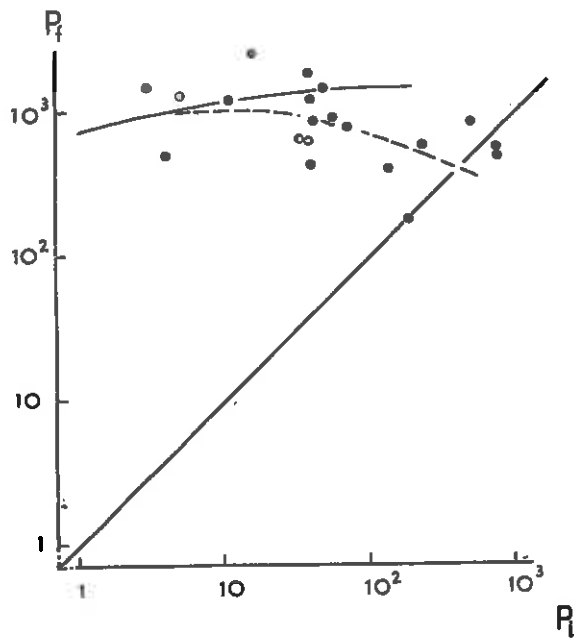
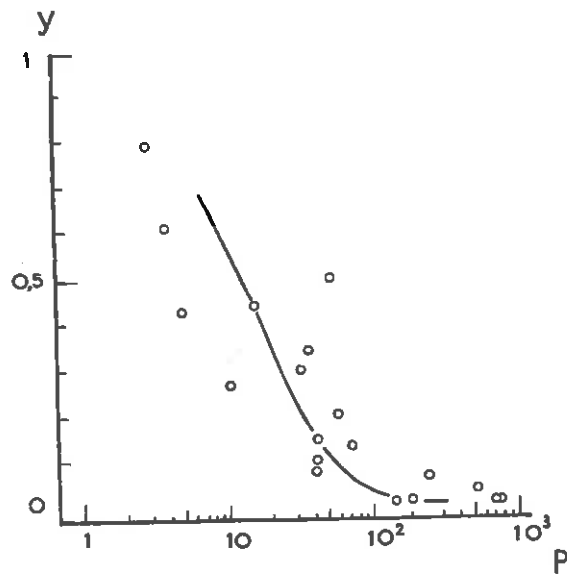


fig. 21 Invloed van schade aan de plant op de vermeerdering van stengelaaltjes op uien.

Boven: verband tussen de dichtheid van het stengelaaltje en aantasting in uien
 y = deel der planten, dat gezond bleef.
 p = dichtheid van het stengelaaltje (aantal aaltjes per 500 g grond) bij het zaaien

— $y = z^p$

Beneden: vermeerdering van stengelaaltjes op uien bij verschillende dichtheden tijdens het zaaien, ($P_1 (=P)$ dichtheid tijdens het zaaien, P_f dichtheid na de oogst, beide in aantallen aaltjes per 500 g grond.

— $P_f = \frac{aEP_1}{(a-1)P_1 + E}$

⊙ waargenomen betrekking tussen P_1 en P_f .

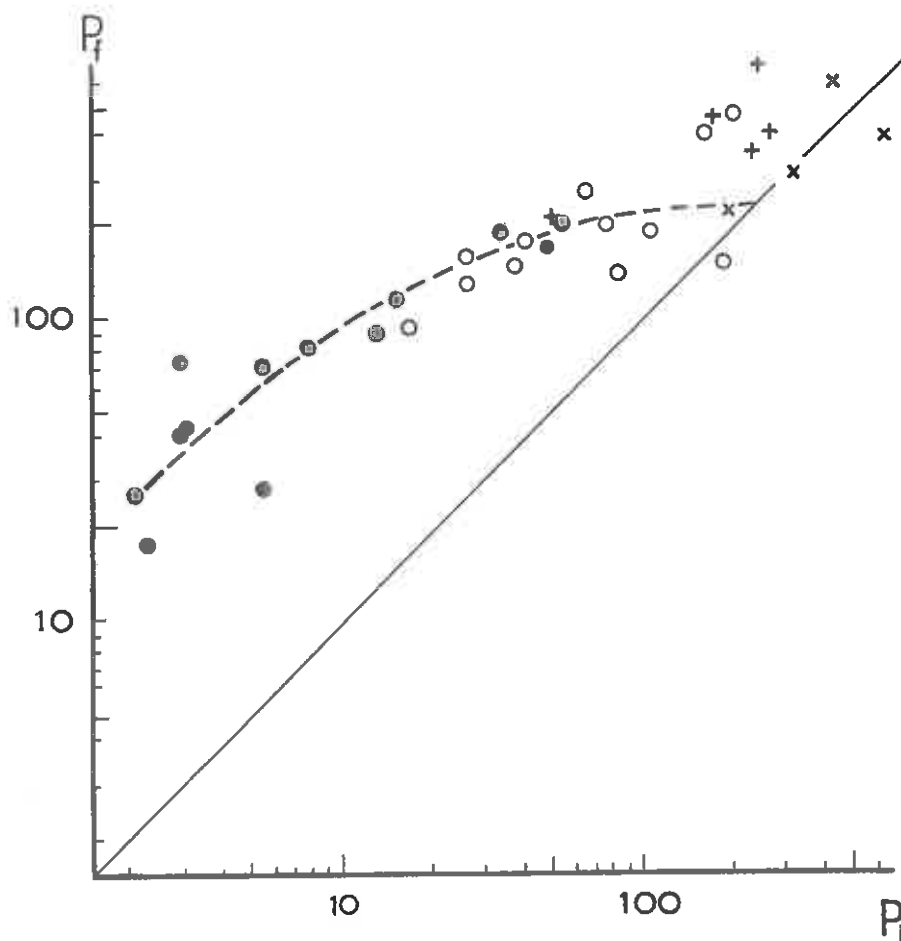


fig. 22 De vermeerdering van Rotylenchus uniformis op bonen en wortelen na behandeling van de grond met Vapam en op onbehandelde grond.

- | | | |
|-----------------------------|---|---------------------------------|
| ● vermeerdering op bonen | } | op met Vapam behandelde veldjes |
| ○ vermeerdering op wortelen | | |
| + vermeerdering op bonen | } | op onbehandelde veldjes |
| x vermeerdering op wortelen | | |

De wortelen werden na de bonen geteeld.

P_1 dichtheid van R. uniformis na de behandeling (voor het poten van de bonen, resp. tussen de oogst van de bonen en het zaaien van de wortelen).

P_f dichtheid na de oogst van de bonen, resp. van de wortelen. P_1 en P_f in aantallen aaltjes per 100 g grond.

$$----- P_f = \frac{aEP_1}{(a-1)P_1 + E}$$

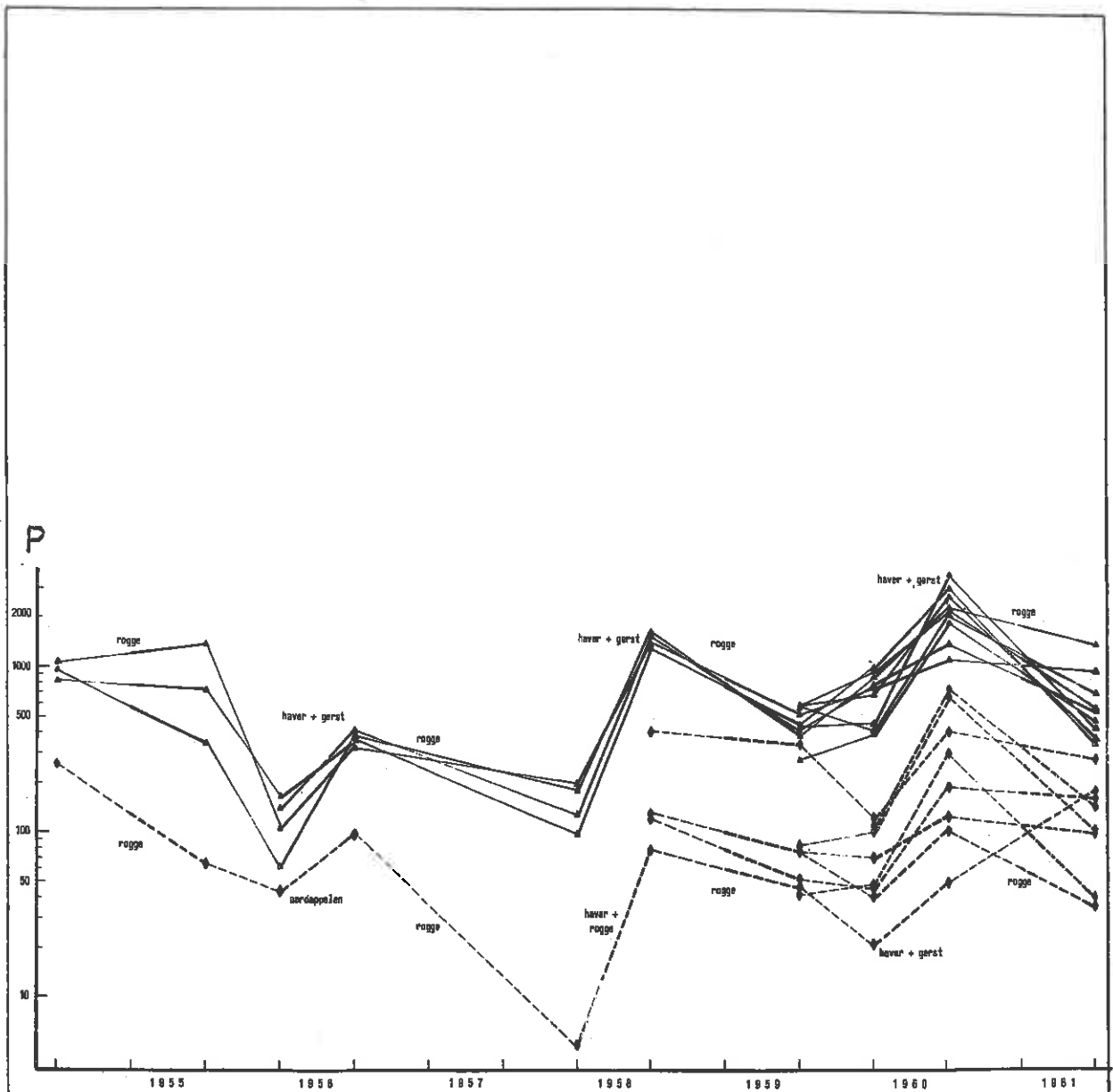


fig. 23 Verloop van de bevolkingsdichtheid van Pratylenchus crenatus op twee percelen op zandgrond. Elke lijn vertegenwoordigt één monsterplek van $\pm 3 \text{ m}^2$, elke stip één monster.
 P = aantallen aaltjes per 500 g grond.

Hoofdstuk III

WAARDOOR ONDERSCHIEDEN SCHADELIJKE EN NIET SCHADELIJKE AALTJES ZICH VAN ELKAAR

Een der belangrijkste aspecten van het aaltjesonderzoek is het onderscheiden van schadelijke van niet schadelijke aaltjessoorten. Uit het voorgaande blijkt, dat men hiervoor twee vragen moet beantwoorden:

- 1 a. Is de (plantenparasitaire) aaltjessoort in staat schade aan één of meer cultuurgewassen te doen en
 - b. Zo ja, bij welke dichtheden kan men schade van betekenis verwachten, dus wat zijn de tolerantiegrenzen van de bedreigde gewassen voor het onderhavige aaltje.
2. Komt het aaltje voor in dichtheden hoger dan de tolerantiegrens voor één of meer gewassen of zou het zulke dichtheden bij voortdurende teelt van een goede waardplant kunnen bereiken.

Om vraag 1 te kunnen beantwoorden kan men beginnen met veldwaarnemingen over een mogelijke correlatie tussen het voorkomen aan bepaalde verschijnselen bij de plant en de aanwezigheid van een bepaalde aaltjessoort.

Bij stengelaaltjes, wortelknobbelaaltjes en tot op zekere hoogte ook cystenaaltjes kan dit onderzoek zelfs vrij gemakkelijk worden uitgebreid tot één over een correlatie tussen het voorkomen van de aaltjes en opbrengstvermindering. De verschijnselen van aantasting zijn hier zeer specifiek en de aaltjes kunnen zeer grote opbrengstdepressies veroorzaken. Vele wortelaaltjes verraden hun aanwezigheid echter niet door specifieke verschijnselen te veroorzaken. Men kan hun aanwezigheid slechts vaststellen door microscopisch onderzoek van grond of planten.

In al deze gevallen zal men echter pas een betrouwbaar antwoord kunnen krijgen op vraag 1 a door het doen van inoculatieproeven, waarbij men dan tevens rekening moet houden met de volgende drie mogelijkheden:

- a, het aaltje veroorzaakt geheel alleen schade, eventueel verergerd door aantasting van het beschadigde weefsel door secundaire organismen,
- b. het aaltje maakt de plant vatbaar voor aantasting door specifieke bacteriën of schimmels. De eigenlijke schade wordt door deze laatste veroorzaakt,
- c. het aaltje brengt een grondvirus over, eveneens herkenbaar aan specifieke symptomen.

Vraag 1 b kan men eveneens met behulp van inoculatieproeven beantwoorden. Is de aantasting aan specifieke symptomen te herkennen, dan kan men ook in veldproeven een verband tussen de bevolkingsdichtheid en de mate van aantasting vaststellen. Dit is nu in vrij grote omvang voor stengelaaltjes gedaan. Moet men echter de opbrengst van een gewas als maatstaf voor de schade gebruiken, dan moet men alle andere invloeden op de opbrengst zo veel mogelijk neutraliseren. Daar verschillen in dichtheid van een aaltjessoort in de praktijk meestal een gevolg zijn van invloeden, die ook direkt op de opbrengst van een gewas kunnen inwerken, is dit geen eenvoudige zaak.

Het hoeft wel geen betoog dat het kunstmatig aanbrengen van verschillen in besmettingsgraden met behulp van ontsmettingsmiddelen het tegendeel is van het neutraliseren van neveninvloeden op de opbrengst (zie blz. 8). Ook het telen van goede en slechte waardplanten kan met neveneffekten op de opbrengst gepaard gaan. Zo was in potproeven Tagetes erecta een betere voorvrucht voor haver dan bieten, ondanks de aanwezigheid van gelijke aantallen aaltjes na beide gewassen. In een veldproef was Tagetes eveneens een veel betere voorvrucht voor uien dan vele andere gewassen, ondanks het ontbreken van enig aantoonbaar effect op de aaltjesbevolking.

Alleen op grond van een zeer groot aantal zorgvuldig verzamelde veldwaarnemingen zal men een uitspraak kunnen doen over de opbrengstverminderende invloed van een bepaald aaltje voor een bepaald gewas en over tolerantiegrenzen, mits deze gegevens niet al te zeer afwijken van het in hoofdstuk I geformuleerde verband tussen dichtheid en schade. Hoe groter de opbrengstvermindering is die een aaltje in de te velde voorkomende dichtheden kan veroorzaken, des te gemakkelijker is het zich een oordeel te vormen over zijn betekenis.

Uit wat in hoofdstuk II is besproken volgt, dat een bevestigend antwoord op grond van potproeven op vraag 1 nog allerminst eenzelfde antwoord op vraag 2 inhoudt. Ook bij voortdurende teelt van een goede waardplant kunnen lage evenwichtsdichtheden voorkomen.

Een typisch voorbeeld van een aaltje, waarvoor vraag 1 bevestigend en vraag 2 ontkennend moet worden beantwoord, is het klavercystenaaltje Heterodera trifolii. De tolerantiegrens van witte klaver voor dit aaltje is in proeven ongeveer 50 larven per g grond. In onze weilanden komen

echter dichtheden groter dan 10 larven per g grond maar zelden voor. Bloemkoolplanten bleken in potproeven in de winter zeer slecht te groeien bij dichtheden van Rotylenchus uniformis van 60 aaltjes per g grond. Op grond van fig. 2 zou men hieruit een tolerantiegrens van ongeveer 3 tot 5 aaltjes per g grond kunnen afleiden. In het zandgebied van Voorne, waar men bloemkoolteelt op met dit aaltje besmette gronden, wordt deze dichtheid echter zelden bereikt.

Vraag 2 moet verder ontkennend worden beantwoord voor stengelaaltjes op de meeste zandgronden, Pratylenchus penetrans op kleigrond en Trichodorus pachydermus (overbrenging van ratelvirus) op kleigrond. Deze aaltjes komen op genoemde grondsoorten slechts sporadisch voor. Heterodera avenae schijnt op zandgrond bij dezelfde vruchtwisseling op de ene plaats wel op de andere geen duidelijk schadelijke dichtheden te bereiken. H. rostochiensis en H. schachtii zijn echter juist zulke gevaarlijke aaltjessoorten, omdat ze op alle grondsoorten schadelijke dichtheden voor resp. aardappelen en bieten kunnen bereiken, zelfs bij een niet eens zo veelvuldige teelt van deze gewassen. Op sommige kleigronden handhaaft het stengelaaltje onafhankelijk van de vruchtwisseling dichtheden, die schadelijk zijn voor uien, wortelen en zaadteeltgewassen. In de Nederlandse en buitenlandse literatuur over aaltjes vindt men echter ook van een groot aantal aaltjessoorten vermeld, dat ze schadelijk of vermoedelijk schadelijk zijn, terwijl men vergeefs zoekt naar zelfs maar een summiere aanduiding van de bovenomschreven gegevens. Het gaat hier (voor Nederland) voornamelijk om andere Pratylenchus-soorten dan P. penetrans en P. vulnus (alleen in kassen), Tylenchorhynchus-soorten, Paratylenchus-soorten (op enkele incidentele gevallen na), Rotylenchus uniformis en Hemicycliophora. R. uniformis kan in grote dichtheden schade doen, maar bij de overige soorten staat zelfs dit in het geheel niet vast. De in de literatuur vermelde en door ons geconstateerde dichtheden zijn echter zo laag, dat alleen schade mogelijk zou zijn aan planten met zeer lage tolerantiegrenzen voor deze aaltjes. Er is echter geen enkele aanwijzing, dat dit weinig voorkomende verschijnsel zou gelden voor de als beschadigd opgegeven plantensoorten. Van de meeste van deze aaltjessoorten staat nu wel vast, dat ze van zeer weinig betekenis zijn. Van enkele zijn meer gegevens gewenst om te voorkomen dat onjuiste opvattingen blijven rondwaren bij de voorlichting en de telers.

- o - o - o -

Literatuur

- Hesling, J.Jr., 1957. *Heterodera major*, O. Schmidt 1930 on cereals - a population study. *Nematologica* II, 285-299.
- Hidding, J., Hijink, M.J. en Oostenbrink, M., 1963. Opbrengst- en kwaliteitsverlies van witte klaver in een gras-klaver mengsel door het klavercystenaaltje, *Heterodera trifolii*. Med. Landb. hogeschool en Opz. St. v.d. Staat te Gent, 28 (3), 679-685.
- Hoestra, H. en Oostenbrink, M., 1962. Nematodes in relation to plant growth. IV. *Pratylenchus penetrans* (Cobb) on orchard trees. *Neth. J. agric. Sci.* 10 (4): 286-296.
- Jones, F.G.W., 1956. Soil populations of beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.) in relation to cropping. II. Microplot and field plot results. *The Annals of Applied Biology* 44 (1), 25-76.
- Kaai, C. In voorbereiding.
- Lownsbery, B.F. & Peters, B.G., 1955. The relation of the tobacco cyst nematode to tobacco growth. *Phytopathology* 45 (3), 163-167.
- Mountain, W.B. & Patrick, 1959. The peach replant problem in Ontario. VII. The pathogenicity of *Pratylenchus penetrans* (Cobb 1917) Filip & Stek. 1941. *Can. J. Botany* 37, 459-470.
- Nicholson, A.J., 1933. The balance of animal populations. *J. An. Ecol.*, 2, 132-178.
- Ouden, H. den en Seinhorst, J.W., 1964. De invloed van enkele systemische nematiciden op de vermeerdering van *Heterodera rostochiensis* op aardappel en van *Tylenchorhynchus dubius* op stoppelknollen. Med. Landb. hogesch. en Opzoekingsst. v.d. Staat te Gent, 29.
- Peters, B.G., 1961. *Heterodera rostochiensis* population density in relation to potato growth. *J. Helm. R.T. Leiper Suppl.*: 141-150.
- Seinhorst, J.W., 1960. Over het bepalen van door aaltjes veroorzaakte opbrengstvermindering bij cultuurgewassen. Med. Landb. hogeschool en Opz. St. v.d. Staat te Gent, 25: 1025-1039.
- Seinhorst, J.W., 1963. Enkele aspecten van het onderzoek over plantenparasitaire aaltjes. *Meded. Dir. Tuinb.* 26 (6), 349-358.
- Seinhorst, J.W. The relation between nematode density and damage to plants. *Nematologica*. In voorbereiding.
- Seinhorst, J.W. Population dynamics of nematodes. In voorbereiding.

Kwantitatief Onderzoek over Plantenparasitaire Aaltjes.

Errata:

- pag. III : Formule (8) moet worden: $\frac{dP}{dt} = r_m P \frac{E-P}{E}$.
- pag. 4, regel 5 van onderen : ook een deel a moet worden :
ook een deel d.
regel 3 van onderen: af een deel a moet worden:
af een deel d.
- pag. 5, regel 23 van boven: de grootte van a. Bij een grotere waarde van a ~~moet worden~~
worden: de grootte van d. Bij een grotere waarde van d.
- pag. 6, regel 8 van onderen: fig. 1 moet worden: fig. 2
- pag. 8, regel 17 van boven: een proef van Mountain en Patrick moet worden: een
proef van Mountain en Boyce.
- fig. 7, Toevoegen: (Volgens Hoestra en Oostenbrink, 1962).
- fig. 10, (Volgens Mountain & Patrick, 1961) moet worden : (Volgens Mountain &
Boyce, 1958).
- pag. 13, regel 7 van onderen: $P_f = \frac{aEP_1}{(a-1)P_2 + E}$ moet worden :
 $P_f = \frac{aEP_1}{(a-1)P_1 + E}$
- pag. 14, regel 2 van onderen: cz^{P_i} 1., moet worden:
: $cz^{P_i} < 1$.
- pag. 18, regel 2 van boven: Fig. 21 moet worden:
Fig. 22.
- fig. 21, Toevoegen: (Volgens Kaai, 1964).
- pag. 22, Mountain & Patrick, 1959 enz. moet zijn:
Mountain, W.B. & Boyce, H.R., 1958. The peach replant problem in Ontario
VI. The relation of Pratylenchus penetrans to the growth of young peach
trees.
Can. J. Botany 36, 135-151.