



Literatuurstudie naar interacties plantparasitaire aaltjes met plantpathogene bodemschimmels

Beschrijving van interacties en mechanismen en hun betekenis voor de akkerbouw en bollenteelt

Auteurs | R. Peters, J. Visser en L. Molendijk



WAGENINGEN
UNIVERSITY & RESEARCH

WPR-3750451700

Literatuurstudie naar interacties plantparasitaire aaltjes met plantpathogene bodemschimmels

Beschrijving van interacties en mechanismen
en hun betekenis voor de akkerbouw en bollenteelt

R. Peters, J. Visser en L. Molendijk

Wageningen University & Research

Dit onderzoek is in opdracht van BO Akkerbouw uitgevoerd door de Stichting Wageningen Research (WR),
business unit Open Teelten, in het kader van de Oproep 2021, projectnummer BOA O22014, WR 3750451700

WR is een onderdeel van Wageningen University & Research, samenwerkingsverband tussen Wageningen
University en de Stichting Wageningen Research.

Lelystad, augustus 2022

Rapport WPR-3750451700

Dit rapport is gratis te downloaden op <https://doi.org/10.18174/576264>

Plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels zijn in hoge mate bodemgebonden en onder de juiste omstandigheden zeer schadelijk voor de opbrengst dan wel kwaliteit van bloembollen en akkerbouwgewassen. In dit rapport is op basis van 136 wetenschappelijke publicaties een inventarisatie gemaakt van interacties die voor kunnen komen tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels. Er is een indeling gemaakt per aaltjesgroep (voedingswijze) en naar interactietypen (antagonistisch, neutraal, synergistisch). Verder zijn de verschillende mechanismen van interactie beschreven, van fysieke schade tot aanpassing van de plantencellen op (genetisch) moleculair niveau. Het beheersen van aaltjes is een belangrijk onderdeel van het voorkomen van schade door aaltjes-schimmelcomplexen, wat in zijn geheel wordt bemoeilijkt door een afnemend pakket van zowel nematiciden als fungiciden. Kennis hebben van het voorkomen van aaltjes of schimmels in een perceel, en van de waardplantstatus van de geteelde gewassen geeft via de een slim opgezette gewasrotatie een stevige basis voor de teler of kweker om schade zoveel mogelijk voor te zijn.

Trefwoorden: *interacties, synergistisch, complex, mechanisme*

© 2022 Wageningen, Stichting Wageningen Research, Wageningen Plant Research, Business unit Open Teelten, Postbus 16, 6700 AA Wageningen; T 0317 48 07 00; www.wur.nl/plant-research

KvK: 09098104 te Arnhem
VAT NL no. 8113.83.696.B07

Stichting Wageningen Research. Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Stichting Wageningen Research.

Stichting Wageningen Research is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Rapport WPR-3750451700

Foto omslag:

Biet aangetast door stengelaaltje en Rhizoctonia: Dr. Christian Hillnhütter, Pflanzenschutzdienst Hessen
Zware aantasting Verticillium in aardappel: Ing. Rik Peters, Wageningen Research | Open Teelten

Inhoud

Inhoud	3	
Woord vooraf		4
Samenvatting		5
1	Inleiding	7
	1.1 Algemeen	7
	1.2 Vraagstelling	8
2	Mogelijke interactietypen	9
3	Overzicht van interacties van soorten uit gematigde streken	10
	3.1 Overzicht	10
	3.2 Bloementeelt (bol en knol)	14
	3.3 Indruk effecten synergistische interactie	15
4	Overzicht van interacties van mediterrane en (sub)tropische soorten	17
	4.1 Overzicht	17
	4.2 Mogelijke risico's voor akkerbouw in Nederland	19
5	Interactiemechanismen	21
	5.1 Mechanismen in het algemeen	21
	5.2 Bijkomende factoren van invloed op de interactie	22
	5.2.1 Invloed van infectievolgorde	22
	5.2.2 Invloed van optimale temperatuur voor ontwikkeling	22
	5.2.3 Invloed van schade aan wortelstelsel op vermeerdering aaltjes	22
	5.2.4 Invloed van populatiedichtheid op interactietype	23
	5.2.5 Mechanisme van resistentie(doorbraak)	23
	5.3 Mechanisme per aaltjesgroep	23
	5.3.1 Cysteaaltjes	23
	5.3.2 Wortelknobbelaaltjes	24
	5.3.3 Wortellesieaaltjes	24
	5.3.4 Stengelaaltjes	24
	5.3.5 Bladaaltjes	24
	5.3.6 Trichodoriden	24
6	Implicaties voor de praktijk	26
7	Witte vlekken en vervolgvragen	28
8	Literatuur	30

Woord vooraf

Synergistische interacties tussen nematoden en bodemschimmels kunnen aanzienlijk meer schade geven dan de pathogenen afzonderlijk, ook al zit geen van beide populaties op zichzelf op een schadelijk niveau (schadedrempel). Onderzoek aan zulke interacties heeft tot heden zeer fragmentarisch plaatsgevonden en het is niet duidelijk welke interacties relevant zijn voor de Nederlandse situatie en wat de impact van deze interacties is voor de praktijk. Verder is de betreffende informatie niet op een makkelijke en overzichtelijke manier beschikbaar voor telers.

Het onderwerp kwam naar voren als witte vlek binnen het consortium van de PPS akkerbouw op zand waarvan BO Akkerbouw de penvoerder is. Daar zijn zowel nematoden als bodemschimmels een opbrengst limiterende factor. De vraag wat de combinatie van deze groepen betekent staat open. Basisinformatie vanuit gepubliceerd internationaal onderzoek moet zicht geven op de relevantie voor de Nederlandse teeltsituatie in de akkerbouw en bollenteelt.

Het doel van het project is een inventarisatie te maken van welke interacties tussen nematoden en bodemschimmels bekend zijn, wat de implicaties hiervan zijn voor de Nederlandse akkerbouw en bollenteelt en deze informatie digitaal op ordelijke wijze beschikbaar te maken voor telers als hulpmiddel bij het maken van een bouwplan.

Middels een literatuurstudie is in kaart gebracht welke interacties tussen nematoden en bodemschimmels bekend zijn, alsmede een bondige beschrijving van hoe de interactie werkt. Paul van Leeuwen, voormalig senior-onderzoeker van het voormalige Proefstation voor Bloembollen in Lisse leverde een schriftelijke bijdrage over mogelijke interacties in de bloem(bollen)teelt. De bevindingen worden digitaal beschikbaar gesteld via de aaltjes- en schimmeldatabase van Best4Soil.eu. De opgehaalde informatie wordt ondergebracht in de achtergrondinformatie (wiki's) van het aaltjes- en bodemschimmelschema.

Dit project is tot stand gekomen op basis van een onderzoeksvoorstel ingediend in de 'Oproep 2021' van de BO Akkerbouw (BOA), en goedgekeurd met BOA projectnummer O22014. Het project is volledig door de BOA gefinancierd. In het kader van de PPS Bodem Bollen en Aaltjes bleek dezelfde witte vlek te bestaan voor de interactie met bolgewassen. Besloten werd de studie uit te breiden met bolgewassen en deze in te brengen in de genoemde PPS. Het in kaart brengen en ontsluiten van deze informatie sluit aan bij de ambitie van de BO Akkerbouw om teelten en bodems gezonder en daarmee weerbaarder te maken, zoals vermeld in het Actieplan Plantgezondheid.

Samenvatting

Plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels zijn in hoge mate bodemgebonden en onder de juiste omstandigheden zeer schadelijk voor de opbrengst dan wel kwaliteit van bloembollen en akkerbouwgewassen. Beide groepen organismen zijn op zichzelf staand al hardnekkige problemen die in de meeste gevallen alleen met een lange-termijn-strategie, en dan in het bijzonder de juiste gewasrotatie, goed onder controle te houden zijn. Aaltjes en bodemschimmels kunnen in combinatie schadelijker zijn dan los van elkaar.

In deze inventarisatie is middels een uitgebreide scan van de wetenschappelijke literatuur een overzicht gemaakt van de interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels die minstens éénmaal en op betrouwbare wijze (voldoende herhalingen en met statistische onderbouwing) zijn onderzocht en gepubliceerd in een wetenschappelijk tijdschrift, thesis of boek. Deze literatuurscan werd uitgevoerd via de zoekmachine van Scopus en Google Scholar en leverde 136 publicaties op, waarvan er uiteindelijk 95 zijn opgenomen in deze studie.

In de studie worden de onderstaande drie interacties onderscheiden:

Antagonistisch: De interactie is antagonistisch wanneer de in de interactie betrokken pathogenen samen minder schade veroorzaken dan wanneer ze individueel op de plant voorkomen ($1 + 1 = <2$)

Additief: De interactie is additief wanneer de in de interactie betrokken pathogenen samen de som van de schade veroorzaken die ze individueel zouden kunnen veroorzaken ($1 + 1 = 2$)

Synergistisch: De interactie is synergistisch wanneer de in de interactie betrokken pathogenen samen meer schade veroorzaken dan de som van de schade die ze individueel zouden kunnen veroorzaken ($1 + 1 = >2$)

In tabel 1 t/m 6 vanaf pagina 12 wordt een overzicht gegeven van de interacties uit de gematigde streken. In geval van een elkaar versterkend effect (synergistisch) is er sprake van lagere opbrengsten, meer rot en/of versterkte aaltjesvermeerdering. Deze effecten zijn vooral gevonden bij de cysteaaltjes, wortelknobbelaaltjes in combinatie met de bodemschimmels *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Verticillium* en *Pythium*. Ook de wortellesieaaltjes soorten komen in veel onderzoek naar voren als versterker van de schade in de combinatie met een groot aantal bodemschimmels. Voor het stengelaaltje *Ditylenchus dipsaci* zijn enkele interacties aangetoond. Voor de meeste andere aaltjessoorten zijn geen publicaties gevonden. Voor details zie de tabellen.

Het overgrote deel van de literatuur beperkt zich tot akkerbouw gewassen. Voor de bollenteelt of bloemeteelt is zeer weinig informatie te vinden. In tabel 6 is op basis van expertise van WUR bollenspecialist Paul van Leeuwen een viertal interacties opgesomd. Hierbij is steeds het wortellesieaaltje *P. penetrans* betrokken. In de daaropvolgende tabellen komen de (sub) tropische soorten aan bod. Hier voeren de wortelknobbelaaltjes de boventoon.

Aantasting door aaltjes zorgt, ongeacht het mechanisme, altijd voor een slechtere opname en daardoor een trager metabolisme. Dit zorgt voor een vertraging in de ontwikkeling van de plant doordat water en nutriënten niet optimaal door de plant gebruikt kunnen worden. Hierdoor krijgen schimmels langer de tijd om de meest kwetsbare delen van de wortels binnen te dringen, zijn cellen minder vitaal en komt de immunreactie van de plant bij infectie veel trager op gang.

Wanneer de schimmel en het aaltje hetzelfde deel van de plant infecteren werkt dit vaak in het nadeel van de een of de ander, pathogenen die ernstige wortelrot veroorzaken verminderen vrijwel zonder uitzondering de vermeerdering van de aaltjes.

De mechanismen via welke aaltjes een interactie aangaan met plantpathogene bodemschimmels zijn: fysieke schade door migratie en voeden, lekken van wortellexudaten en verandering van de samenstelling van de wortellexudaten, verstoring van cel- en weefselfunctie en vorming van afwijkende cellen, extra groei van de schimmel in reuzencellen of lesies, en het onderdrukken van het immuunsysteem. Tabel 11 geeft een overzicht van de mechanismen per aaltjesgroep.

Bij het voorkomen van een aaltje en een plantpathogene schimmel die potentieel samen een ziektecomplex zouden kunnen vormen presteren rassen met een volledige resistentie tegen het aaltje in de interactie beter dan rassen met een volledige resistentie tegen de schimmel. Het komt namelijk veel vaker voor dat een aaltjesaantasting de resistentie tegen de schimmel doorbreekt dan andersom.

Een ras dat volledig resistent is tegen het aaltje maar matig resistent tegen de schimmel ondervindt in de meeste gevallen dus minder schade dan een ras dat vatbaar is voor het aaltje en dan door de aaltjesaantasting zijn schimmelresistentie verliest.

Wat duidelijk blijkt uit deze inventarisatie is dat er vele soorten zijn die in ieder geval de potentie hebben om een interactie aan te gaan waar extra schade aan het gewas uit voorkomt. Helaas blijft het in de publicaties in verreweg de meeste gevallen bij beschrijvend onderzoek en modelstudies. Proeven zijn vaak uitgevoerd in potten in kassen, vaak met alleen maar jonge planten waardoor er weinig te zeggen is over de invloed op de 'echte' opbrengst aan het eind van het teeltseizoen. Sommige onderzoeken zijn gebaseerd op veldpopulaties die beperkt gekwantificeerd zijn, of er is gewerkt met alleen de aan- of afwezigheid aaltjes, zonder verloop in inoculumdichtheid. Daar waar wel netjes rekening is gehouden met verschillende inoculumdichtheden en het moment van inoculeren betreft het vaak weer geen voor de Nederlandse akkerbouw relevante gewassen.

Voor de meest ernstige schade moeten de omstandigheden voor zowel aaltje als schimmel op het juiste moment goed zijn. Het is daarom te verwachten dat deze interacties de opbrengstverliezen in slechte jaren nog verder verslechteren, en in goede jaren slechts incidenteel tot extra verlies van opbrengst leiden. Vaker voorkomende extreme weersomstandigheden en krappe bemesting kunnen ervoor zorgen dat er vaker situaties ontstaan die geschikt zijn voor het ontstaan van interacties tussen aaltjes en schimmels.

Het steeds meer wegvallen van nematiciden en bodemfungiciden maakt het rekening houden met schadelijke interacties via bouwplan en rassen een belangrijk aandachtspunt in de strategische planning van de akkerbouwer en bollenteler.

Openstaande vervolgvragen met direct belang voor de landbouwpraktijk zijn:

Vanaf welke populatiedichtheden van een gegeven aaltje – bodemschimmel complex is er extra risico op schade door een synergistische interactie onder Nederlandse klimatologische omstandigheden en bodembeheer?

Welke aaltjes (anders dan het wortellesieaaltje) kunnen zonder directe interactie een verhoogde vatbaarheid van de plant voor infectie door bodemschimmels bewerkstelligen?

In hoeverre zijn interacties tussen Trichodoriden en bodemschimmels een probleem voor de Nederlandse akkerbouw (bijvoorbeeld onbekend wortelsymptoom in lelie)?

Wanneer een schadelijk aaltje – bodemschimmel complex zich voordoet, kan de schade dan afdoende beperkt worden door extra maatregelen te nemen tegen het aaltje?

Wanneer een schadelijk aaltje – bodemschimmel complex zich voordoet, kan de schade dan afdoende beperkt worden door extra maatregelen te nemen anders dan via gewasbeschermingsmiddelen (biostimulanten, extra organische stof)?

Waar liggen de grootste risico's op synergistische interacties tussen aaltje en bodemschimmels als bepaalde behandelingen van uitgangsmateriaal (seedcoatings, knol-/bolbehandelingen) hun toelating in Nederland kwijtraken?

1 Inleiding

1.1 Algemeen

Plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels zijn in hoge mate bodemgebonden en onder de juiste omstandigheden zeer schadelijk voor de opbrengst dan wel kwaliteit van bloembollen en akkerbouwgewassen. Beide zijn op zichzelf staand al hardnekkige problemen die in de meeste gevallen alleen met een lange-termijn-strategie, en dan in het bijzonder de juiste gewasrotatie, goed onder controle te houden zijn.

In het voor de akkerbouwer/bollenkweker slechtste geval gaan deze twee typen ziekteveroorzakers een interactie aan die veel meer schade aanricht dan de nematode of de schimmel dat alleen zou kunnen. Het schoolvoorbeeld is het 'vervroegde afstervingscomplex' van aardappel, waarbij de aanwezigheid van het wortellesieaaltje (*Pratylenchus penetrans*) en de Verticillium-schimmel (*Verticillium dahliae*) gezamenlijk leiden tot een sterkere groeiremming en een eerdere afsterving van de aardappelplant dan wanneer het aaltje of de schimmel alleen voorkomt.

Dit is het meest bekende voorbeeld, maar er zijn meerdere meldingen in de wetenschappelijke literatuur dat er meer van dit soort interacties zijn, waarschijnlijk verlopend via diverse mechanismen. Hoeveel interacties er zijn, tussen welke soorten en hoe deze verlopen is veelal onbekend, en dat geldt helaas des te meer voor de aaltjes van de meer gematigde streken en dan in het bijzonder voor de wortelknobbelaaltjes zoals het maïswortelknobbelaaltje (*Meloidogyne chitwoodi*), het bedrieglijk maïswortelknobbelaaltje (*M. fallax*) en het noordelijk wortelknobbelaaltje (*M. hapla*).

Voor het beheersen van de schade aangericht door ziektecomplexen van plantparasitaire aaltje en plantpathogene bodemschimmels is het waardevol inzicht te verkrijgen in welke soorten zulke complexen kunnen vormen. Wanneer de teler weet dat hij een nematode en een bodemschimmel in zijn perceel heeft waarvan bekend is dat deze samen extra schade kunnen veroorzaken, kan hij hiermee rekening houden in zijn gewasrotatie, zijn rassenkeuze, en eventueel extra maatregelen nemen ter gerichte bestrijding.

In deze inventarisatie is middels een uitgebreide scan van de wetenschappelijke literatuur een overzicht gemaakt van de interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels die minstens éénmaal en op betrouwbare wijze (voldoende herhalingen en met statistische onderbouwing) zijn onderzocht en gepubliceerd in een wetenschappelijk tijdschrift, thesis of boek. Deze literatuurscan leverde 136 publicaties op, waarvan er uiteindelijk 95 zijn opgenomen in deze studie. Hoewel onze interesse natuurlijk ligt bij interacties van de in Nederland voorkomende aaltjessoorten is veel interactieonderzoek alleen of hoofdzakelijk uitgevoerd aan mediterrane of (sub)tropische gewassen of aaltjessoorten. Met de klimaatverandering, maar ook de gedachte dat interacties die in deze gewassen of aaltjessoorten spelen ook in de Nederlandse akkerbouw van betekenis zouden kunnen zijn, zijn ook deze voorbeelden in de inventarisatie opgenomen.

1.2 Vraagstelling

Concreet willen we met de uitkomst van dit literatuuronderzoek de volgende vragen beantwoorden:

- Welke interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels zijn er bekend?
- Om welk type interactie gaat het voor een gegeven combinatie van nematode en bodemschimmel (antagonistisch, additief, synergistisch)?
- Via welke mechanismen verloopt de interactie voor een gegeven combinatie van nematode en bodemschimmel?
- Wat betekent dit voor de beheersingsstrategie van teler en kweker?

2 Mogelijke interactietypen

Omdat aaltjes en bodemschimmels veelal in dezelfde ecologische niches voorkomen (bodem, rhizosfeer, wortels, stengelvoet) is de kans dat ze elkaar direct of indirect (biochemische signalering) tegenkomen groot. De interacties die uit deze ontmoetingen voortkomen zijn in de loop der jaren aan de hand van verschillende onderzoeksmethoden en diverse manieren van proefopzet (potten, bakken, volvelds) beschreven, maar voor complexe ziekten die ook daadwerkelijk schadelijk zijn voor landbouwgewassen is de beschrijving zoals gedefinieerd in het review-artikel (MA Back, Haydock, & Jenkinson, 2002) de meest duidelijke en daardoor ook makkelijkste te hanteren.

De onderzoekers beschrijven in deze review het type interacties aan de hand van de uitkomst, met andere woorden, hoeveel meer of minder schade ontstaat er doordat een bepaald plantparasitair aaltje en een bepaalde plantpathogene bodemschimmel samen voorkomen op een plant. De definities van een 'Antagonistische', 'Additieve' of 'Synergistische' interactie zijn dan als volgt:

Antagonistisch: De interactie is antagonistisch wanneer de in de interactie betrokken pathogenen samen minder schade veroorzaken dan wanneer ze individueel op de plant voorkomen ($1 + 1 = <2$)

Additief: De interactie is additief wanneer de in de interactie betrokken pathogenen samen de som van de schade veroorzaken die ze individueel zouden kunnen veroorzaken ($1 + 1 = 2$)

Synergistisch: De interactie is synergistisch wanneer de in de interactie betrokken pathogenen samen meer schade veroorzaken dan de som van de schade die ze individueel zouden kunnen veroorzaken ($1 + 1 = >2$)

In de wetenschappelijke literatuur wordt i.p.v. 'Additief' ook nog wel eens de term 'Neutraal' gebruikt omdat het in deze gevallen lastig is aan te tonen of er überhaupt interactie plaatsvindt. Om onnodig complex termengebruik te voorkomen heeft (MA Back et al., 2002) de term 'Additief' wel als interactie 'type' beschreven.

De termen 'Neutraal' en 'Additief' zijn qua definitie dus uitwisselbaar, maar de term 'Neutraal' is in het geval van het bestuderen van de interacties tussen plantpathogenen verwarrend (het gaat immers over de hoeveelheid aangerichte schade). Daar waar onderzoekers naar een interactie verwezen als zijnde 'Neutraal' is deze daarom in dit overzicht vervangen door 'Additief'.

De uiteindelijke mate van schade die een interactie teweegbrengt, definieert dus om wat voor type interactie het gaat. In het geval van plantpathogenen is deze schade niet per sé de opbrengstderving die de interactie teweegbrengt. Niet elk extra aaltje of hyfe die de plant binnenkomt veroorzaakt direct meetbaar meer schade, maar mogelijk wel extra vermenigvuldiging van een of beide pathogenen, waardoor de schadedrempel in het volgende jaar eerder wordt overschreden. Naast opbrengstderving is dus ook gekeken naar de mate van populatieontwikkeling/vermenigvuldiging van de bij de interactie betrokken plantpathogenen bij het toekennen van het type interactie.

3 Overzicht van interacties van soorten uit gematigde streken

3.1 Overzicht

In de onderstaande tabellen zijn de interacties weergegeven tussen aaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken. Omdat de mechanismen van de interacties vaak verschillend verlopen al naar gelang de manier waarop de aaltjes zich bewegen, voeden en vermeerderen, is er een opsplitsing gemaakt tussen de verschillende aaltjesgroepen (cysteaaltjes, wortelknobbelaaltjes, wortellesieaaltjes, stengelaaltjes, bladaaltjes en Trichodoridae).

Tabel 1 Overzicht van interacties tussen cysteaaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Globodera pallida</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 3	Aardappel	Synergistisch, meer rot van stolonen en stengels	(Karlsson, 2006) (Bhattarai, Haydock, Back, Hare, & Lankford, 2009)
<i>Globodera pallida</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Synergistisch, meer infectie en snellere groei van hyfen	(Storey & Evans, 1987)
<i>Globodera rostochiensis</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 3	Aardappel	Synergistisch, meer infectie en meer rot van stolonen en stengels	(M. A. Back, 2004) (Matthew Back, Haydock, & Jenkinson, 2006) (Kiani et al., 2013) (Björnsell, Edin, & Viketoft, 2017)
<i>Globodera rostochiensis</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Synergistisch, meer infectie, snellere verwelking	(Evans, 1987)
<i>Heterodera betae</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Suikerbiet	Meer bladaantasting, lager wortelgewicht	(Pepping, Raaijmakers, Hanse, van Beers, & Molendijk, 2012)
<i>Heterodera schachtii</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 2-2IIIB	Suikerbiet	Synergistisch, sterkere groeiremming van wortel, biet en blad	(Hillnhütter, Sikora, & Oerke, 2011)
<i>Heterodera schachtii</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Suikerbiet	Meer bladaantasting, lager wortelgewicht	(Pepping et al., 2012)
<i>Heterodera schachtii</i>	<i>Pythium ultimum</i>	Suikerbiet	Synergistisch, meer infectie door Pythium	(Whitney, 1974)
<i>Heterodera schachtii</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i>	Suikerbiet	Additief	(Whitney, 1974)

Tabel 2 Overzicht van interacties tussen wortelknobbelaaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Meloidogyne chitwoodi</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 3 + <i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Synergistisch, lagere knolopbrengst	(Scholte, 1989)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 3 + <i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Synergistisch, lagere knolopbrengst	(Scholte, 1989)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>f. sp. medicaginis</i>	Luzerne	Synergistisch, meer infectie, meer wortelrot, sterkere groeiremming	(Griffin & Thyr, 1988)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>f. sp. nicotianae</i>	Tabak	Synergistisch, meer en ernstigere verwelking	(LaMondia, 1992)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>f. sp. fragariae</i>	Aardbei	Synergistisch, sterkere groeiremming, sterkere vermeerdering van aaltjes	(Szczygiel & Profic-Alwasiak, 1988)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 6	Luzerne	Synergistisch, extra groei schimmel in reuzencellen, sterkere groeiremming	(Irvine, 1964)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Suikerbiet	Meer bladaantasting, lager wortelgewicht	(Pepping et al., 2012)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Verticillium albo-atrum</i>	Aardappel	Synergistisch, meer infectie, snellere verwelking, sterkere vermeerdering van aaltjes	(Jacobsen, MacDonald, & Bissonette, 1979)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardbei	Synergistisch, onderdrukking van aaltjes, verminderde verwelking	(Meagher & Jenkins, 1970)
<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Pythium tracheiphilum</i>	Sla	Antagonistisch/Additief, ernstige aantasting door <i>Pythium</i> verminderde de vermeerdering van de aaltjes sterk	(JA Gracia, Reeleder, & Bélair, 1991)

Tabel 3 Overzicht van interacties tussen wortellessieaaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. medicaginis</i>	Luzerne	Synergistisch, sterkere groeiremming van wortel en stengel	(Mauza & Webster, 1982)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> (mogelijk <i>f. sp. tuberosi</i>)	Aardappel	Additief, matig sterkere vermeerdering aaltjes	(Upadhaya, Yan, Secor, & Robinson, 2020)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. lillii</i>	Lelie	Synergistisch, snellere necrose en meer wortelrot	(Lakshman, Vieira, Pandey, Slovin, & Kamo, 2017)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Fusarium verticilloides</i>	Mais	Synergistisch, sterkere groeiremming wortels	(Da Silva, Tylka, & Munkvold, 2016)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Fusarium avenaceum</i>	Rode klaver	Additief, matig sterkere vermeerdering aaltjes	(Jin, Kotcon, & Morton, 1991)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 2-2IIIB	Mais	Antagonistisch/Additief, afhankelijk van ontwikkeling wortelrot	(Da Silva, Tylka, & Munkvold, 2017)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 3	Aardappel	Additief, matig sterkere vermeerdering aaltjes	(Kotcon, Rouse, & Mitchell, 1985)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG-I	Lelie	Synergistisch, meer wortelrot en sterkere groeiremming	(Lakshman et al., 2017)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Rhizoctonia fragariae</i>	Aardbei	Synergistisch, meer wortelrot, sterkere groeiremming, matig sterkere vermeerdering aaltjes	(LaMondia, 2003)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Additief/Synergistisch, snellere verwelking, sterkere groeiremming van wortel en scheut, lagere knolopbrengst	(Burpee & Bloom, 1978) (R. Rowe, Riedel, & Martin, 1985) (Scholte, 1989) (Bowers, Nameth, Riedel, & Rowe, 1996) (Rotenberg, MacGuidwin, Saeed, & Rouse, 2004)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Tomaat	Additief/Synergistisch, afhankelijk van <i>Verticillium</i> ras, lagere vruchtopbrengst	(Hanmer, 1995)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardbei	Synergistisch, snellere en ernstigere verwelking	(Mckinley & Talboys, 1979)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Verticillium albo-atrum</i>	Aardappel	Additief/Synergistisch, afhankelijk van populatiedichtheid van de aaltjes	(Morsink, 1967) (Burpee & Bloom, 1978)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Verticillium albo-atrum</i>	Luzerne	Additief/Synergistisch, afhankelijk van populatiedichtheid van de aaltjes	(Vrain, 1987)

Tabel 3 (Vervolg)

<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Aphanomyces euteiches</i>	Erwt	Synergistisch, meer wortelrot onder voor de schimmel ongunstige omstandigheden	(Oyekan, 1972)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Phytophthora erythroseptica</i>	Framboos	Additief, sterke wortelrot veroorzaakt door de schimmel vermindert de relatieve schade van de aaltjes	(Vrain & Pepin, 1989)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Pythium tracheiphilum</i>	Sla	Additief, sterke wortelrot veroorzaakt door de schimmel vermindert de relatieve schade van de aaltjes	(Javier Gracia, 1989) (JA Gracia et al., 1991)
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Cylindrocarpon destructans</i>	Aardbei	Synergistisch, sterkere groeiremming	(Szczygiel & Profic-Alwasiak, 1988)
<i>Pratylenchus crenatus</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Additief/Synergistisch, snellere verwelking en lagere knolopbrengst bij hoge populatiedichtheid van de aaltjes	(Riedel, Rowe, & Martin, 1985), (Bowers et al., 1996)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	Tarwe	Synergistisch, meer wortelrot	(Taheri, Hollamby, Vanstone, & Neate, 1994)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Fusarium solani</i>	Tarwe	Additief, matig verminderde vermeerdering van aaltjes	(Todd, 1982)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Geaumannomyces graminis</i>	Tarwe	Synergistisch, meer wortelrot, versterkte vermeerdering van de aaltjes	(Taheri et al., 1994)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Phoma terrestris</i>	Tarwe	Synergistisch, meer wortelrot	(Taheri et al., 1994)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Bipolaris sorokiniana</i>	Tarwe	Synergistisch, versterkte vermeerdering van de aaltjes	(Taheri et al., 1994)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 8	Tarwe	Synergistisch, meer wortelrot, verminderde vermeerdering van de aaltjes	(Taheri et al., 1994) (Smiley, Whittaker, Gourlie, & Easley, 2005)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 8	Uien	Synergistisch, sterkere groeiremming	(Wicks, Walker, Pederick, & Anstis, 2011)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Verticillium dahliae</i> + <i>Rhizoctonia solani</i> AG 3	Aardappel	Synergistisch, lagere knolopbrengst	(Scholte, 1989)
<i>Pratylenchus neglectus</i>	<i>Pythium irregulare</i>	Tarwe	Synergistisch, meer wortelrot	(Taheri et al., 1994)
<i>Pratylenchus scribneri</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Additief/Antagonistisch, lagere knolopbrengst bij hoge populatiedichtheid van zowel schimmel als nematode, maar dan ook verminderde vermeerdering	(Riedel et al., 1985)

Tabel 4 Overzicht van interacties tussen stengelaaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. cepae</i>	Knoflook	Additief/Synergistisch, meer bolrot bij gelijktijdige infectie van nematode en schimmel	(McDonald, Ives, Adusei-Fosu, & Jordan, 2021)
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. medicaginis</i>	Luzerne	Additief/Synergistisch, sterke groeiremming maar alleen bij hoog vochtgehalte in toplaag	(Griffin, 1992)
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Verticillium albo-atrum</i>	Luzerne	Additief/Synergistisch, versterkte vermeerdering van de aaltjes	(Vrain, 1987)
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 2-2IIIB	Suikerbiet	Synergistisch, versterkte groeiremming van wortel, biet en blad, meer kroonrot, verminderde vermeerdering van de aaltjes	(Hillnhütter, Albersmeier, Berdugo, & Sikora, 2011)

Tabel 5 Overzicht van interacties tussen bladaaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Aphelenchoides ritzemabosi</i>	<i>Phytophthora cryptogea</i>	Gloxinia/Sinningia (sierplant)	Additief/Synergistisch, mechanisme onduidelijk	(Zhang, 1996)

Tabel 6 Overzicht van interacties tussen Trichodoriden en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Paratrichodorus pachydermus</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. betae</i>	Suikerbiet	Additief/Synergistisch, mechanisme onduidelijk	(van den Brink, van Beers, & Molendijk, 2008)

Voor de Trichodoridae zijn er nauwelijks voorbeelden in de wetenschappelijke literatuur waarbij duidelijk sprake was van een interactie. (Björnsell et al., 2017) vonden wel een ruimtelijke correlatie tussen de spreiding van verschillende Trichodoridae en het voorkomen van valplekken veroorzaakt door *Rhizoctonia solani* AG 3 in aardappel, maar konden niet vaststellen of het ging om een interactie of dat er sprake was van een toevallige overlap van valplekken. Wel werd een soort gelijke correlatie eerder ook al in Zweden beschreven (Klemensen, 2006).

3.2 Bloementeel (bol en knol)

In tegenstelling tot de landbouwgewassen is er over de bloementeel via bol of knol zeer weinig informatie te vinden in de wetenschappelijke literatuur. Desgevraagd meldt Paul van Leeuwen, senior-onderzoeker van het voormalig onderzoeksstation in Lisse waar zeer veel onderzoek naar bloembollen is gedaan, dat er eigenlijk altijd naar de interactie plant-pathogeen werd gekeken, niet naar de interactie van pathogenen. Wel noemt hij een aantal voorbeelden waarbij door aaltjesaantasting extra schade lijkt te ontstaan (Tabel 6).

Tabel 7 Overzicht van interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit gematigde streken op bloembollen of -knollen. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>f. sp. lili,</i> <i>Cylindrocarpon destructans</i>	Lelie	Additief/Synergistisch
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Cylindrocarpon destructans</i>	Eremurus (Naald van Cleopatra)	Additief/Synergistisch
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Cylindrocarpon destructans</i>	Narcis	Additief/Synergistisch
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Pythium spp.</i> <i>Pectobacterium carotovorum</i> <i>var. carotovorum</i>	Zantedeschia	Additief/Synergistisch

3.3 Indruk effecten synergistische interactie

Om een beeld te vormen welke effecten synergistische interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene bodemschimmels nou precies hebben, zijn hieronder drie studies met voor de Nederlandse landbouw relevante gewassen en pathogenen nader toegelicht.

(Bowers et al., 1996) onderzochten de interactie tussen het wortellesieaaltje (*Pratylenchus penetrans*) en door *Verticillium dahliae* in aardappel via potproeven in de kas. Ze inoculeerden deze met 0 of 50 microsclerotien van *V. dahliae* per cm³ grond en 0 of 25 wortellesieaaltjes (gemengde stadia) per 100 cm³ grond in 1 L-potten. In de grond plantten ze aardappels via 'ogen' (cv. 'Superior') van ziektevrrij plantmateriaal en ze bekeken het hele wortelstelsel na 3, 5, 7 en 9 weken.

Na 5 weken vonden ze dat 0% van de planten was geïnfecteerd met *V. dahliae* in de afwezigheid van de wortellesieaaltjes, tegenover 58,3% als er ook wortellesieaaltjes aanwezig waren. Na 7 weken was dit opgelopen naar respectievelijk 75 en 100%. Met andere woorden, meer dan de helft van de planten was minstens een week eerder geïnfecteerd in aanwezigheid van de wortellesieaaltjes. Na 7 weken had *V. dahliae* alleen gemiddeld 10 cm van de totale lengte van een geïnfecteerd wortelstelsel gekoloniseerd, bij co-inoculatie met wortellesieaaltjes was dit gemiddeld 30 cm.

(Hillnhütter, Albersmeier, et al., 2011) onderzochten de interactie tussen het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci*) en *Rhizoctonia solani* AG 2-IIIB in suikerbiet (cv. 'Dorena') in potproeven. Na 4 weken opkweek van de planten werden ze geïnoculeerd door ze te verplanten naar potten gevuld met potgrond waarin graan-aardemeel met *R. solani* aan de toplaag werd toegevoegd. Per plant werden 70 stengelaaltjes in de oksels van de kiembladen gepipetteerd. Zeven weken na de inoculatie werden de bieten geoogst en beoordeeld.

Na deze zeven weken waren de bladeren van de gecombineerde behandeling (*R. solani* plus *D. dipsaci*) en opzichte van alleen *R. solani* óf alleen *D. dipsaci* 67-72% minder goed ontwikkeld, de wortels 50% minder goed ontwikkeld, en was de biet slechts 1/3 van het gewicht. Daarnaast was de 'kroonrot index' van gemiddeld 3 ('lichte verkleuring van de stengel, lichte chlorose') naar gemiddeld 5 ('stengel volledig afgeknepen, blad afstervend') gegaan. De vermeerdering van de aaltjes daalt wel van gemiddeld 265 per plant (alleen *D. dipsaci* geïnoculeerd) naar gemiddeld 76 per plant in de gecombineerde behandeling.

(Jacobsen et al., 1979) bestudeerden de interactie tussen het noordelijk wortelknobbelaaltje (*Meloidogyne hapla*) en *V. albo-atrum* in aardappel (cv. 'Norgold' en 'Norland') in potproeven. Als inoculum werden 0, 5 of 25 eiermassa's van *M. hapla* en 1 gram met *V. albo-atrum* begroeide stukjes stro per liter grond toegediend. De aardappels werden geplant via 'ogen' van ziektevrrij plantmateriaal en werden iedere twee weken gecontroleerd op verwelkingsverschijnselen.

Na 80 dagen (iets meer dan 11 weken) waren 15-20% meer planten geïnfecteerd met *V. albo-atrum* in het bijzijn van *M. hapla* dan alleen. Ook bleek dat de planten, afhankelijk van de temperatuur, 30-40 dagen eerder geïnfecteerd werden met *V. albo-atrum* wanneer planten ook geïnfecteerd waren door *M. hapla*. Uit aanvullende veldproeven bleek dat de opbrengst per 3 meter rij met meer dan de helft kan verminderen bij hoge dichtheden van aaltje (500+/100 mL) en schimmel (2000+ kolonievormende eenheden/g grond).

4 Overzicht van interacties van mediterrane en (sub)tropische soorten

4.1 Overzicht

In de onderstaande tabellen zijn de interacties weergegeven tussen aaltjes en plantpathogene bodemschimmels uit mediterrane en (sub)tropische streken. Onderzoek aan ziektecomplexen waarbij aaltjes betrokken zijn richt zich in deze streken zeer sterk op het katoen(wortelknobbel)aaltje (*Meloidogyne incognita*), het suikerriet(wortelknobbel)aaltje (*Meloidogyne javanica*) en in mindere mate op het sojacysteaaltje (*Heterodera glycines*). Ten behoeve van de leesbaarheid zijn de overzichten hier opgesplitst in aparte tabellen voor de beide soorten wortelknobbelaaltjes.

Tabel 8 Overzicht van interacties tussen *Meloidogyne incognita* (katoenwortelknobbelaaltje) en plantpathogene bodemschimmels uit mediterrane en (sub)tropische streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. vasinfectum</i>	Katoen	Synergistisch, snellere verwelking, sterkere groeiremming	(Garber, Jorgenson, Smith, & Hyer, 1979), (Katsantonis, Hillocks, & Gowen, 2003)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. phaseoli</i>	Stamslaboon	Synergistisch, snellere verwelking, sterkere groeiremming, doorbraak van resistentie tegen schimmel door nematode	(France & Abawi, 1994)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. tracheiphilum</i>	Zwartoogboon (zuidelijke peulvrucht)	Synergistisch, snellere verwelking, sterkere groeiremming, <u>geen</u> doorbraak van resistentie tegen schimmel door nematode	(Roberts, Frate, Matthews, & Osterli, 1995)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. lentis</i>	Linzen	Synergistisch, lager drooggewicht, minder peulen, verminderde vermeerdering nematode	(Fazal, Khan, Raza, & Siddiqi, 1994)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici</i>	Tomaat	Synergistisch, snellere en ernstigere verwelking, doorbraak van resistentie tegen schimmel door nematode	(Bowman & Bloom, 1966) (Suleman, Sardanelli, Krusberg, & Straney, 1997)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. melonis</i>	Suikermeloen	Synergistisch, snellere en ernstigere verwelking, doorbraak van resistentie tegen schimmel door nematode	(Naji & Abu-Gharbieh, 2004)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium solani</i>	Komkommer	Synergistisch, meer verwelking, sterkere groeiremming, matig verminderde vermeerdering van de nematode	(Vijayashanthi, Shanthi, Raguchander, & Kavitha, 2020)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium verticillioides</i>	Maïs	Additief, maar inoculum in deze studie lijkt van slechte kwaliteit	(Palmer & MacDonald, 1974)

Tabel 8 (Vervolg)

<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> AG 4	Stamslaboon	Synergistisch, meer wortelrot, sterkere groeiremming, verminderde vermeerdering van nematode bij gelijktijdige inoculatie	(Al-Hazmi & Al-Nadary, 2015)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> (AG 1-1 of 2-1)	Wortel	Synergistisch, meer wortelrot, sterkere groeiremming, verminderde vermeerdering van nematode bij gelijktijdige inoculatie	(Ahmad, Siddiqui, & Abd_Allah, 2019)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> (AG 4 of 7)	Katoen	Synergistisch, meer wortelrot	(Carter, 1981)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> (AG 4)	Tomaat	Synergistisch, meer wortelrot, extra groei schimmel in reuzencellen, doorbraak resistentie tegen schimmel door nematode	(Golden & Van Gundy, 1975) (Hasan & Khan, 1985)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> (AG 2-1 of 3)	Tabak	Synergistisch, meer wortelrot, ernstigere groeiremming, doorbraak niet-waard status door nematode	(Batten & Powell, 1971)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> (AG 2-1 of 4)	Druif	Additief/Synergistisch, meer infectie, lager scheutgewicht, afhankelijk van virulentie <i>Rhizoctonia</i> isolaat	(Walker, 1997)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Katoen	Synergistisch, meer infectie, ernstigere vaatverkleuring	(Katsantonis et al., 2003)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Tomaat	Additief/Synergistisch, aantal resistenties tegen nematode doorbroken door de schimmel	(Price, McLeod, & Sumeghy, 1980) (Hasan & Khan, 1985)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i>	Tabak	Synergistisch, meer en ernstigere wortelrot, versterkte vermeerdering schimmel, verminderde vermeerdering nematode	(M. R. Khan & Haque, 2013)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i>	Komkommer	Synergistisch, veelvoud aan wegvallende planten	(Morris et al., 2016)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i>	Tomaat	Synergistisch, meer wortelrot, ernstigere groeiremming	(Ali & Alam, 1998)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Sluitkool	Synergistisch, meer en ernstigere wortel en hoofdrot, matig verminderde vermeerdering nematode	(Kalaivanan, Dhivya, Karthikeyan, Devrajan, & Manonmani, 2017)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Sclerotium rolfsii</i>	Tomaat	Synergistisch, gedeeltelijke of volledige doorbraak resistentie tegen nematode door schimmel	(Hasan & Khan, 1985)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Alternaria dauci</i>	Wortel	Synergistisch, ernstigere bladaantasting, sterkere groeiremming	(Ahmad et al., 2019)

Tabel 9 Overzicht van interacties tussen *Meloidogyne javanica* (suikerrietaaltje) en plantpathogene bodemschimmels uit mediterrane en (sub)tropische streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. tuberosi</i>	Aardappel	Synergistisch, ernstigere groeiremming, versterkte vermeerdering van aaltjes	(Daami-Remadi, Sayes, Horrigue-Raouani, & Hassine, 2009)
<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. ciceris</i>	Kikkererwt	Additief/Synergistisch, beperkte doorbraak van resistentie tegen de schimmel door nematode, matig verminderde vermeerdering van nematode	(Maheshwari, Sharma, Reddy, & Haware, 1995)
<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. radicles-lycopersici</i>	Tomaat	Synergistisch, meer wortelrot bij vatbaar ras, doorbraak resistentie tegen schimmel door nematode bij resistent ras	(Hajji-Hedfi et al., 2017)
<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Fusarium oxysporum f. sp. melonis</i>	Meloen	Synergistisch, snellere en ernstigere verwelking, doorbraak van resistentie tegen schimmel door nematode	(Naji & Abu-Gharbieh, 2004)
<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Aardappel	Synergistisch, ernstigere groeiremming, versterkte vermeerdering van aaltjes	(Daami-Remadi et al., 2009)
<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Tomaat	Additief/Synergistisch, resistentie tegen schimmel bleef intact, wel versterkte vermeerdering nematode	(Price et al., 1980)

Tabel 10 Overzicht van interacties tussen *Heterodera glycines* (sojacysteaaltje) en plantpathogene bodemschimmels uit mediterrane en (sub)tropische streken. Weergegeven is ook het gewas waar de interactie op voorkwam en het type interactie

Nematode	Schimmel	Gewas	Type interactie	Verwijzing
<i>Heterodera glycines</i>	<i>Fusarium solani (f. sp. glycines)</i>	Sojaboon	Synergistisch, vervroegd en versneld afsterven van blad en peulen, meer wortelrot	(Lawrence, Hodges, McLean, & Killebrew, 1989)

4.2 Mogelijke risico's voor akkerbouw in Nederland

Voor de soorten waarbij het onderzocht is, hebben de mediterrane/(sub)tropische aaltjes duidelijk de capaciteit om synergistische interacties aan te gaan met plantpathogene bodemschimmels en daarmee een ziektecomplex te vormen. Volgens de meest recente informatie van het Compendium van Invasieve Soorten (CABI, UK) komt *Heterodera glycines* momenteel niet in Nederland voor, en zitten de meeste dichtstbijzijnde besmettingen in Italië. *Meloidogyne javanica* komt ook niet in Nederland voor, maar er zijn wel besmettingen in Duitsland, Frankrijk, Italië en Griekenland. *M. incognita* komt al in Nederland voor, maar vooralsnog alleen in vollegrondsteelt in kassen.

Van zowel *M. javanica* (Huang & Pereira, 1994) als *M. incognita* (Vrain, 1978), als *H. glycines* (Slack, Riggs, & Hamblen, 1972) is bekend dat ze lage temperaturen (<8 °C) kunnen overleven. Voor *H. glycines* is aangetoond dat ze in ieder geval tot het vriespunt (0 °C) voor een lange periode (>630 dagen) kunnen overleven en in het geval van *M. incognita* is zelfs aangetoond dat ze tot twee weken lichte vorst (-4 °C) kunnen overleven. Zou door klimaatverandering de vorst volledig verdwijnen uit de Nederlandse winters, dan is de temperatuur dus zeker geen beperkende factor.

Wel hebben ze nog altijd een waardplant in de vollegrondsteelt nodig, maar dit is echter geen belemmering vanwege hun zeer brede waardplantstatus, en dit geldt ook voor *H. glycines*, die ondanks zijn naam vrijwel alle vlinderbloemige gewassen in de akkerbouw kan infecteren. We telen in Nederland evenwel geen tomaat, tabak of katoen in de volle grond, maar wel aardappel, wortel en mais. En met de langzaam stijgende vraag naar plantaardige eiwitten zal de teelt van vlinderbloemigen als stamslaboon, veldboon en erwt toenemen.

Het is ook denkbaar dat er nieuwe eiwitgewassen bijkomen zoals kikkererwt, zwartoogboon, linzen en natuurlijk soja. Voor sojaboon is er ook een bekend ziektecomplex van *H. glycines* en *Fusarium solani* f. sp. *glycines* wat gezamenlijk het 'plotselinge sterfte syndroom' (Sudden Death Syndrome) van soja vormt. Een soortgelijk ziektebeeld is bekend uit Amerika, waarbij nog onduidelijk is welke pathogenen het precies veroorzaken, o.a. *Pythium ultimum* en *Pratylenchus* spp. worden genoemd, maar er is nog geen uitsluitel.

Afhankelijk van in hoeverre de klimaatverandering in Nederland gaat zorgen voor zachtere winters levert de vollegrondsteelt met de gewassen zoals nu geteeld worden, alswel als met inbegrip van extra eiwitgewassen een potentieel risico op uitbreiding van de hier genoemde aaltjes en hun ziektecomplexen.

De vraag of interacties die aaltjes uit mediterrane/(sub)tropische streken met bodemschimmels aangaan ook in de gematigde streken voorkomen (gaat *M. chitwoodi* bijvoorbeeld dezelfde interactie aan met *Sclerotinia sclerotiorum* als *M. incognita* (Kalaivanan et al., 2017)) is lastig te beantwoorden. Van onderzoek aan het *Pratylenchus*-geslacht (wortellessieaaltjes) weten we dat er verschillen zijn op soortniveau. *Pratylenchus penetrans*, *P. neglectus* en *P. crenatus* gaan interacties aan met *Verticillium dahliae* die verschillende niveaus van schade opleveren, ook al behoren ze tot hetzelfde geslacht. Deze interacties veralgemeniseren over aaltjesgroepen heen levert dus een reëel risico op van valse aannames.

5 Interactiemechanismen

In de voorgaande twee hoofdstukken is een overzicht gegeven van interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene schimmels die minimaal één keer in een wetenschappelijk tijdschrift benoemd zijn. In dit hoofdstuk komen de mogelijke interactiemechanismen aan bod en worden deze per aaltjesgroep (cysteaaltjes, wortelknobbelaaltjes, wortellessieaaltjes, stengelaaltjes, bladaaltjes en vrijlevende aaltjes) besproken, mits er informatie over beschikbaar is.

5.1 Mechanismen in het algemeen

Aantasting door aaltjes zorgt, ongeacht het mechanisme, altijd voor een slechtere opname en daardoor een trager metabolisme. Dit zorgt voor een vertraging in de ontwikkeling van de plant doordat water en nutriënten niet optimaal door de plant gebruikt kunnen worden. Hierdoor krijgen schimmels langer de tijd om de meest kwetsbare delen van de wortels binnen te dringen, zijn cellen minder vitaal en komt de immunreactie van de plant bij infectie veel trager op gang.

Bij nadere bestudering van de interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogene schimmels kunnen de mechanismen verder ontrafeld worden. Hierover zijn in de loop der tijd verschillende reviews geschreven (Riedel, 1988). Samen komen de auteurs tot de volgende lijst van potentiële mechanismen waarlangs aaltjes een interactie met plantpathogene schimmels zouden kunnen aangaan:

- Fysieke schade door voeden of migratie, hierbij worden barrières zoals celwanden of zelfs hele cellagen door het aaltje beschadigd, waardoor de schimmel makkelijker de plant binnen kan komen.
- Verstoring van celfunctie waardoor deze qua groei en/of stofwisseling zwakker worden, bijvoorbeeld omdat de celwand zich oprekt zonder dikker te worden.
- Vorming van afwijkende cellen of plantdelen (reuzencellen, syncytia). Deze voedingscellen voor het aaltje zijn qua stofwisseling alleen nog maar gericht op het aanmaken van energierijke voedingsstoffen, en zijn daarmee een aantrekkelijke bron van voedsel voor schimmels.
- Inductie van de groei van extra zijwortels, dit zorgt niet alleen voor meer potentieel contact met overlevingsstructuren van bodemschimmels, maar langs iedere zijwortel die uit de hoofdwortel groeit bevinden zich van nature openingen waardoor schimmels kunnen infecteren.
- Inductie van plantenverdediging die plant verzwakt zoals de vorming van gel pluggen, tylosen (uitgroeisels van cellen in de wand van het xyleem). Dit type fysieke plantenverdediging sluit delen van de vaatbundels af om infecties te isoleren, maar verzwakt de plant ook doordat deze minder vocht en nutriënten op kan nemen
- Onderdrukking van het immuunsysteem van de plant middels uitscheiding van effectoren en miRNA's. Deze stoffen beïnvloeden de reactie van de plant op pathogenen indirect door sensoren van de plantencellen te blokkeren, of boodschappen van de celkern te onderscheppen.
- Onderdrukking van het immuunsysteem van de plant middels suikers, aminozuren, groeifactoren en enzymen. Deze stoffen kunnen de groei van plantencellen verzwakken en de groei van de schimmels versterken.
- Extra uitvloeï van wortellexudaten, veroorzaakt door het aanprikken van de aaltjes, zorgt voor een sterker 'spoor' van nutriënten voor de schimmels in de bodem
- Extra uitvloeï van stoffen van dode cellen, veroorzaakt door migratie en aanprikken van de aaltjes, zijn een sterke prikkel voor overlevingsstructuren van schimmels om uit hun rustfase te komen.

-
- Aanpassing van microbiom in de rhizosfeer, veroorzaakt door de veranderende uitvloeit van wortellexudaten. Kan afhankelijk van welke micro-organismen de overhand krijgen de rustfase van schimmels doorbreken en gunstige micro-organismen onderdrukken.
 - Stimuleren van pathogeniciteit in saprophyten (Combettes, 1983). Afstervende wortels trekken saprophytische bacteriën en schimmels aan, die zich dan massaal kunnen vermeerderen en daardoor een pathogene invloed op de plant vormen.

Een aantal van deze mechanismen zijn zeer algemeen van aard zoals het aanrichten van enige mate van fysieke schade en de injectie van enzymen in de plantencel voor het voeden. Anderen, zoals de vorming van reuzencellen en het onderdrukken van de werking van specifieke genen middels effectoren of miRNA's zijn veel specifiek en zijn soort- of zelfs populatieafhankelijk.

5.2 Bijkomende factoren van invloed op de interactie

Naast de bovengenoemde mechanismen zijn er nog een aantal factoren/invloeden die over het algemeen naar voren komen bij onderzoek aan interacties, namelijk de volgende:

5.2.1 Invloed van infectievolgorde

Volgorde van infectie (nematode eerst of schimmel eerst) is in de meeste gevallen doorslaggevend voor de uiteindelijke schade. In verreweg de meeste gevallen levert infectie door aaltjes 1-3 weken voor infectie door de schimmel de meeste schade op (Batten & Powell, 1971). Echter, soms levert juist gelijktijdige inoculatie de meeste schade op, dit lijkt vooral voor te komen bij interacties waarbij aaltje en schimmel niet op hetzelfde deel van de plant voorkomen, bijvoorbeeld bij de interactie tussen het stengelaaltje en *Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae* in knoflook (McDonald et al., 2021). Het aaltje tast de stengelvoet aan, en de schimmel de bolbodem.

5.2.2 Invloed van optimale temperatuur voor ontwikkeling

Wanneer schimmel en aaltje verschillende optimale temperaturen hebben voor hun ontwikkeling kan temperatuur doorslaggevend zijn wat betreft welk organisme de meeste schade aanricht/zich het sterkst vermeerdert.

5.2.3 Invloed van schade aan wortelstelsel op vermeerdering aaltjes

Wanneer de schimmel en het aaltje hetzelfde deel van de plant infecteren werkt dit vaak in het nadeel van de een of de ander, pathogenen die ernstige wortelrot veroorzaken verminderen vrijwel zonder uitzondering de vermeerdering van de aaltjes. Er lijkt voor dit effect een glijdende schaal te zijn voor de mate van schade die schimmels aan het wortelstelsel aanricht (Pythium/Phytophthora - zware wortelrot, Rhizoctonia - lichte wortelrot/lesies, Fusarium - lesies/verwelking, Verticillium - verwelking door fytotoxinen) (Vrain & Pepin, 1989). Hoe meer schade de schimmel aan het wortelstelsel aanricht, des te lager de vermeerdering van de aaltjes wordt.

Dit effect lijkt er niet of veel minder te zijn voor niet-sedentaire aaltjessoorten zoals *Pratylenchus penetrans*, welke zich verplaatsen naar wortels die nog wel geschikt zijn voor voeding/voortplanting. De verminderde vermeerdering toont zich hier pas wanneer oftewel het gehele wortelstelsel is aangetast, of wanneer door de aantasting van de schimmel de omvang van het wortelstelsel als geheel afneemt.

5.2.4 Invloed van populatiedichtheid op interactietype

Het verschil tussen synergistische interactie en additieve interactie lijkt in veel gevallen afhankelijk te zijn van de populatiedichtheid. Synergistische interacties lijken met name voor te komen wanneer zowel de nematode als de schimmel niet aan de dichtheden zitten waarop ze maximale schade kunnen veroorzaken.

Wanneer het betreffende aaltje in hoge dichtheden voorkomt, veroorzaken ze vaak al zoveel schade dat de interactie met de schimmel niet meer synergistisch is, maar additief. Wanneer de schimmel al in hoge dichtheden aanwezig is, remt deze vaak de ontwikkeling en/of vermeerdering van het aaltje, en dit effect kan zo groot zijn dat de interactie uiteindelijk antagonistisch wordt op vermeerdering.

5.2.5 Mechanisme van resistentie(doorbraak)

In hoeverre een resistentie doorbroken wordt, lijkt sterk afhankelijk van op welke manier de resistentie tot stand komt, en dan met name of dit geschiedt door middel van een fysieke verandering (bijvoorbeeld verdikking van de celwand) of een fysiologische verandering (verbeterde herkenning van het pathogeen, meer effectorafhankelijk).

Bij het voorkomen van een aaltje en een plantpathogene schimmel die potentieel samen een ziektecomplex zouden kunnen vormen, presteren rassen met een volledige resistentie tegen het aaltje in de interactie beter dan rassen met een volledige resistentie tegen de schimmel. Het komt namelijk veel vaker voor dat een aaltjesaantasting de resistentie tegen de schimmel doorbreekt (Bowman & Bloom, 1966; Naji & Abu-Gharbieh, 2004) dan andersom (Hasan & Khan, 1985). Een ras dat volledig resistent is tegen het aaltje maar matig resistent tegen de schimmel ondervindt in de meeste gevallen dus minder schade dan een ras dat vatbaar is voor het aaltje en dan door de aaltjesaantasting zijn schimmelresistentie verliest.

Rassen die tolerant zijn voor het aaltje lopen hierdoor minder schade op, maar lijden wel nog steeds extra schade door de verhoogde mate van infectie door de schimmel. Bij rassen die tolerant zijn voor zowel het aaltje als de schimmel kan een synergistische interactie afzwakken tot een additieve interactie, waarbij wel verlies van tolerantie kan optreden. Dit leidt dan tot lichte schade, vaak in de vorm van groeiremming, maar minder dan je op basis van het aanwezige ziektecomplex zou verwachten.

Auteurs van verschillende artikelen merken op dat abiotische stressfactoren, waarbij in het bijzonder stress door hitte (Griffin & Thyr, 1988), droogte en kou worden genoemd, het (gedeeltelijke) verlies van resistentie en tolerantie in de hand werken. Dit komt waarschijnlijk omdat de plant deels op dezelfde manier reageert op signalen van biotische als abiotische stress.

5.3 Mechanisme per aaltjesgroep

Een overzicht van de interactiemechanismen opgesplitst naar aaltjesgroepen (afhankelijk van voedingswijze) wordt gegeven in Tabel 11 (Blz. 26).

5.3.1 Cysteaaltjes

De mechanismen via welke cysteaaltjes een interactie aangaan met plantpathogene bodemschimmels zijn de volgende: Fysieke schade door migratie en voeden (Evans, 1987; Hillnhütter, Sikora, et al., 2011), beschadiging van de vasculaire cilinder en omliggende weefsels tijdens cystevorming door de vrouwelijke aaltjes (Evans, 1987), lekken van wortellexudaten (Matthew Back et al., 2006; Whitney, 1974) en verandering van de samenstelling van de wortellexudaten (meer sucrose) (Matthew Back et al., 2006; Matthew Back, Jenkinson, Deliopoulos, & Haydock, 2010; M. A. Back, 2004), verstoring van cel- en weefselfunctie en vorming van afwijkende cellen (Fosu-Nyarko & Jones, 2016), extra groei van de schimmel in syncytia (Storey & Evans, 1987), onderdrukken van het immuunsysteem van de plant (Gardner, Verma, & Mitchum, 2015; M. Khan & Khan, 2021; Lehtonen, 2009; Rosso, Jones, & Abad, 2009).

5.3.2 Wortelknobbelaaltjes

De mechanismen via welke wortelknobbelaaltjes een interactie aangaan met plantpathogene bodemschimmels zijn de volgende: Fysieke schade door migratie en voeden, lekken van wortellexudaten en verandering van de samenstelling van de wortellexudaten (Irvine, 1964; M. R. Khan & Haque, 2013), verstoring van cel- en weefselfunctie en vorming van afwijkende cellen, extra groei van de schimmel in reuzencellen (Abad, 2008; Fattah & Webster, 1983), onderdrukken van het immuunsysteem van de plant (Batten & Powell, 1971; M. Khan & Khan, 2021; Maheshwari et al., 1995; Rosso et al., 2009).

5.3.3 Wortellesieaaltjes

De mechanismen via welke wortellesieaaltjes een interactie aangaan met plantpathogene bodemschimmels zijn de volgende: Fysieke schade door migratie (Bowers et al., 1996; Mckinley & Talboys, 1979) en voeden (Bowers et al., 1996; Oyekan, 1972), lekken van wortellexudaten en verandering van de samenstelling van de wortellexudaten (meer sucrose), verstoring van cel- en weefselfunctie en vorming van afwijkende cellen (Jones & Fosu-Nyarko, 2014; LaMondia, 2003; R. C. Rowe & Powelson, 2002), extra groei van de schimmel in lesies (Bowers et al., 1996), onderdrukken van het immuunsysteem van de plant (M. Khan & Khan, 2021; Rosso et al., 2009). In sommige gevallen versterkte de aanwezigheid van de schimmel de vermeerdering van de wortellesieaaltjes (Fosu-Nyarko & Jones, 2016; Jin et al., 1991; Taheri et al., 1994; Vrain, 1987).

5.3.4 Stengelaaltjes

De mechanismen via welke stengelaaltjes een interactie aangaan met plantpathogene bodemschimmels zijn de volgende: Fysieke schade door migratie en voeden (verkurking) (Castillo, Vovlas, Azpilicueta, Landa, & Jiménez-Díaz, 2007), lekken van wortellexudaten en verandering van de samenstelling van de wortellexudaten (Hillnhütter, Albersmeier, et al., 2011; McDonald et al., 2021), verstoring van cel- en weefselfunctie en onderdrukken van het immuunsysteem van de plant (Peng et al., 2013).

5.3.5 Bladaaltjes

De mechanismen via welke bladaaltjes een interactie aangaan met plantpathogene bodemschimmels zijn de volgende: Fysieke schade door migratie, voeden en vermeerdering, verstoring van cel- en weefselfunctie (Vovlas, Minuto, Garibaldi, Troccoli, & Lamberti, 2005; Zhang, 1996).

5.3.6 Trichodoriden

De mechanismen via welke Trichodoriden een interactie aangaan met plantpathogene bodemschimmels zijn nog grotendeels onbekend. Het voeden door deze ectoparasitaire aaltjes levert normaliter niet zoveel schade op dat extra uitvloeien van wortellexudaten zou worden verwacht (Karanastasi, Wyss, & Brown, 2003), hoewel veelvuldig aanprikken tot beschadigde of afgestompte wortels kan leiden, alswel het veranderen van de groeirichting ('vluchtende wortels'). Deze extra wortelgroei zou tot extra interactie met plantpathogene bodemschimmels kunnen leiden.

Tabel 11 Overzicht van aaltjesgroepen met verschillende voedingswijzen en de mechanismen via welke zij een interactie met bodemschimmels kunnen aangaan. Voor Trichodoriden zijn deze mechanismen momenteel nog grotendeels onbekend

	Fysieke schade	Lekken wortellexudaten	Verandering samenstelling wortellexudaten	Verstoring cel- en weefselfunctie	Vorming van afwijkende cellen	Onderdrukking van plant immuunsysteem
Cysteaaltjes	x	x	x	x	x	x
Wortelknobbelaaltjes	x	x		x	x	x
Wortellesieaaltjes	x	x	x	x		x
Stengelaaltjes	x	x ¹	x	x		x
Bladaaltjes	x		x			
Trichodoriden	x?	x?		x?		x?

¹ Bij aantasting stengelvoet

6 Implicaties voor de praktijk

Bij het evalueren van bouwplannen is het al goed gebruik hierbij de beschikbare aaltjesinformatie te betrekken. Daarvoor staat www.aaltjesschema.nl ter beschikking en sinds 2021 ook de aaltjes database via de website van Best4Soil <https://nematodes.soilhealthtool.eu/nl-nl/Nematode-scheme>. In de komende jaren zal alle aaltjes informatie beschikbaar komen via deze Europese site. Naast evaluatie van het bouwplan op aaltjes kan dit nu ook voor bodemschimmels via <https://fungi.soilhealthtool.eu/nl-nl/Pathogen-scheme>.

Het middelenpakket dat beschikbaar is voor de bestrijding van respectievelijk plantparasitaire aaltjes en plantpathogenen bodemschimmels is de afgelopen jaren al sterk gekrompen en krimpt nog verder. Van de middelen die er nog zijn staat namelijk een aantal actieve stoffen op de Candidates for Substitution (CfS) lijst, wat wil zeggen dat ze worden uitgefaseerd als een min of meer gelijkwaardig (laag-risico)middel op de markt komt.

Binnen de huidige landbouwpraktijk spelen nematiciden als Vydate, Velum en Nemathorin een belangrijke rol door aaltjes te verlammen of te doden. Door op deze wijze aaltjesaantasting in de beginperiode te verminderen leidt dit tot verminderde aantasting van bodemschimmels via ziektecomplexen. De actieve stof van Vydate (oxamyl) zit momenteel in een herregistratieproces en heeft hiervoor extra eisen opgelegd gekregen. Als de stof niet opnieuw geregistreerd wordt is 2023 waarschijnlijk het laatste jaar dat Vydate mag worden toegepast.

Tegelijkertijd werkt de zaadcoating tegen schimmels en de behandeling van knollen en grond tegen bodemschimmels preventief voor het ontstaan van interactieschade. Bodembehandeling met fungiciden zijn er echter nog maar heel weinig. Monam bevat een actieve stof die op de CfS-lijst staat en heeft ernstige beperkingen opgelegd gekregen voor zowel de wijze van toepassen als het maximale oppervlak waarop het mag worden toegepast. In aardappel is tegen *Rhizoctonia Zoxis* nog toegestaan als grondbehandeling, en tegen witrot in uien mag Rudis worden toegepast. Deze middelen hebben beide actieve stoffen die niet op de CfS-lijst staan en het is aannemelijk dat ze een nevenwerking zullen hebben op andere schimmels dan alleen de doelorganismen.

Kijken we ook naar middelen voor zaad-/dompelbehandelingen, dan leunt het pakket zwaar op Maxim, Apron en Beret Gold. Van deze drie heeft er slechts één (Apron) een actieve stof die niet op de CfS-lijst staat. Voor mais en granen zijn er meer middelen beschikbaar, maar de actieve stoffen hiervan staan allemaal op de CfS-lijst. In de bloembollen mag Rudis als dompelbehandeling worden ingezet tegen *Fusarium*, net als Fytofol. De actieve stoffen van deze middelen staan allebei niet op de CfS-lijst.

Het steeds meer wegvallen van nematiciden en bodemfungiciden maakt het rekening houden met schadelijke interacties via bouwplan en rassen een belangrijk aandachtspunt in de strategische planning van de akkerbouwer en bollenteler. Dit geldt in het bijzonder voor deze ziektecomplexen, omdat alleen het terugbrengen van de aaltjespopulatie tot een niveau dat voor de betreffende aaltjessoort alleen niet schadelijk is geen garantie is voor het niet optreden van schade ten gevolge van een aaltjes-schimmel complex.

Gezien het feit dat in verreweg de meeste gevallen het aaltje het primaire pathogeen (de aanstichter, als het ware) van de interactie is, is een goede aaltjesbeheersing het eerste punt van aandacht voor de teler. Hierbij is ook nog een keuze te maken tussen middelen tegen aaltjes met een verschillende werking. Middelen met een nematostatische werking (lamleggen van de aaltjes) zullen namelijk een andere impact hebben dan middelen met een nematicide werking. Welke werking, en dus welk middel het beste past is afhankelijk van welke schimmel er in het perceel aanwezig is en wanneer die toeslaat. Bijvoorbeeld de fase van *Rhizoctonia* die de wortels en stolonen van de aardappelplant aantast. Deze slaat (vroeg) in het voorjaar toe bij kiem- en jonge planten.

Toepassing van een middel met nematostatische werking voor of bij het planten voorkomt dan de interactie. Echter, bij schimmels die later in het groeiseizoen (ook nog) toeslaan (*Fusarium*, *Verticillium*) wordt de interactie door een middel met nematostatische werking niet voorkomen en kan nog steeds een ziektecomplex ontstaan. Alles wat je als teler doet om aaltjes te beheersen helpt mee om extra schade door bodemschimmels te voorkomen.

7 Witte vlekken en vervolgvragen

Wat duidelijk blijkt uit deze inventarisatie van wetenschappelijke literatuur over interacties tussen plantparasitaire aaltjes en plantpathogenen bodemschimmels is dat er vele soorten zijn die in ieder geval de potentie hebben om een interactie aan te gaan waar extra schade aan het gewas uit voortvloeit. Helaas blijft het in verreweg de meeste gevallen ook precies daarbij, beschrijvend onderzoek en modelstudies over welke aaltjes en welke bodemschimmel. Proeven zijn vaak uitgevoerd in potten in kassen, met alleen jonge planten waardoor er weinig te zeggen is over de invloed op de 'echte' opbrengst aan het eind van het teeltseizoen. Sommige onderzoeken zijn gebaseerd op veldpopulaties die beperkt gekwantificeerd zijn, of er is gewerkt met slechts wel of geen aaltjes, zonder verloop in inoculumdichtheid. Daar waar wel netjes rekening is gehouden met verschillende inoculumdichtheden en het moment van inoculeren betreft het vaak weer geen voor de Nederlandse akkerbouw relevante gewassen.

Ook beheersing van deze ziektecomplexen anders dan met middelen die inmiddels niet meer zijn toegestaan wordt nauwelijks genoemd. Een goed opgezette gewasrotatie kan de risico's beperken hoewel juist deze interacties van pathogenen ervoor kunnen zorgen dat populaties die alleen niet veel schade zouden veroorzaken dit samen wel doen. Bovendien is de waardplantstatus van veel steeds meer verplichte gewassen (groenbemesters, vanggewassen, rustgewassen) van veel bodemschimmels, maar ook van sommige aaltjes, nog maar beperkt of niet onderzocht.

Het dient overigens gezegd te worden, dat de omstandigheden waarin dit soort interacties maximale schade veroorzaken zoals in de modelstudies wordt beschreven, in het veld waarschijnlijk meer uitzondering zijn dan regel. Immers, voor de meest ernstige schade moeten de groeiomstandigheden voor zowel aaltje als schimmel op het juiste moment goed zijn. Het is daarom eerder te verwachten dat deze interacties de opbrengstverliezen in slechte jaren nog verder verslechteren, en in goede jaren slechts incidenteel tot extra verlies van opbrengst leiden.

Sommige aaltjes blijken ook zonder directe interactie met een bodemschimmel extra schade te kunnen veroorzaken. Dit is bijvoorbeeld het geval bij de interactie tussen het wortellesieaaltje en *Verticillium*, waarbij ook extra schade ontstaat als het aaltje en de schimmel aan tegenovergestelde uiteinden van het wortelstelsel zitten. Hier is dus sprake van een fysiologische (via de vaatbundels van de plant) verplaatsbare 'factor' die de plant verzwakt of vatbaarder maakt. Of deze 'factor' ook invloed heeft op de vatbaarheid voor bovengrondse schimmels of aanprikken/vraatschade door insecten is onbekend. Het zou waardevol zijn in kaart te brengen welke aaltjes (anders dan het wortellesieaaltje) zonder directe interactie een verhoogde vatbaarheid van de plant voor infectie door bodemschimmels kunnen bewerkstelligen. Aaltjes die hiertoe in staat zijn, hebben namelijk de potentie om ook in dichtheden ver onder de schadedrempel extra schade te doen door de plant systemisch te verzwakken.

Openstaande vervolgvragen met direct belang voor de landbouwpraktijk zijn met name:

Vanaf welke populatiedichtheden van een gegeven aaltje – bodemschimmel complex is er extra risico op schade door een synergistische interactie onder Nederlandse klimatologische omstandigheden en bodembeheer?

Welke aaltjes (anders dan het wortellesieaaltje) kunnen zonder directe interactie een verhoogde vatbaarheid van de plant voor infectie door bodemschimmels bewerkstelligen?

In hoeverre zijn interacties tussen Trichdoriden en bodemschimmels een probleem voor de Nederlandse akkerbouw (bijvoorbeeld onbekende wortelziekte in lelie)?

Wanneer een schadelijk aaltje – bodemschimmel complex zich voordoet, kan de schade dan afdoende beperkt worden door extra maatregelen te nemen tegen het aaltje?

Wanneer een schadelijk aaltje – bodemschimmel complex zich voordoet, kan de schade dan afdoende beperkt worden door extra maatregelen te nemen anders dan via gewasbeschermingsmiddelen (biostimulanten, extra organische stof)?

Waar liggen de grootste risico's op synergistische interacties tussen aaltje en bodemschimmels als bepaalde behandelingen van uitgangsmateriaal (seedcoatings, knol-/bolbehandelingen) hun toelating in Nederland kwijtraken?

8 Literatuur

- Abad, P., Castagnone-Sereno, P., Rosso, M. N., Engler, J. de A., Favery, B. (2008). Invasion, feeding and development. In R. N. Perry, Moens, M., Starr, J. L. (Ed.), *Root-knot Nematodes* (pp. 19): CABI.
- Ahmad, L., Siddiqui, Z. A., & Abd_Allah, E. F. (2019). Effects of interaction of *Meloidogyne incognita*, *Alternaria dauci* and *Rhizoctonia solani* on the growth, chlorophyll, carotenoid and proline contents of carrot in three types of soil. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science*, 69(4), 324-331.
- Al-Hazmi, A., & Al-Nadary, S. (2015). Interaction between *Meloidogyne incognita* and *Rhizoctonia solani* on green beans. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 22(5), 570-574.
- Ali, A., & Alam, M. M. (1998). Influence of *Meloidogyne incognita* infection on incidence of *Pythium aphanidermatum* in tomato cv. Pusa Ruby. *Annals of Plant Protection Sciences*, 6(1), 28-32.
- Back, M., Haydock, P., & Jenkinson, P. (2002). Disease complexes involving plant parasitic nematodes and soilborne pathogens. *Plant pathology*, 51(6), 683-697.
- Back, M., Haydock, P., & Jenkinson, P. (2006). Interactions between the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* and diseases caused by *Rhizoctonia solani* AG3 in potatoes under field conditions. *European Journal of Plant Pathology*, 114(2), 215-223.
- Back, M., Jenkinson, P., Deliopoulos, T., & Haydock, P. (2010). Modifications in the potato rhizosphere during infestations of *Globodera rostochiensis* and subsequent effects on the growth of *Rhizoctonia solani*. *European Journal of Plant Pathology*, 128(4), 459-471.
- Back, M. A. (2004). *The interaction between potato cyst nematodes and Rhizoctonia solani diseases in potatoes*. The Open University,
- Batten, C. K., & Powell, N. (1971). The *Rhizoctonia-Meloidogyne* disease complex in flue-cured tobacco. *Journal of Nematology*, 3(2), 164.
- Bhattarai, S., Haydock, P. P., Back, M. A., Hare, M. C., & Lankford, W. T. (2009). Interactions between the potato cyst nematodes, *Globodera pallida*, *G. rostochiensis*, and soil-borne fungus, *Rhizoctonia solani* (AG3), diseases of potatoes in the glasshouse and the field. *Nematology*, 11(4), 631-640.
- Björnsell, P., Edin, E., & Viketoft, M. (2017). Interactions between some plant-parasitic nematodes and *Rhizoctonia solani* in potato fields. *Applied Soil Ecology*, 113, 151-154.
- Bowers, J., Nameth, S., Riedel, R., & Rowe, R. (1996). Infection and colonization of potato roots by *Verticillium dahliae* as affected by *Pratylenchus penetrans* and *P. crenatus*. *Phytopathology*, 86(6), 614-621.
- Bowman, P., & Bloom, J. (1966). *BREAKING RESISTANCE OF TOMATO VARIETIES TO FUSARIUM WILT BY MELOIDOGYNE INCOGNITA*. Paper presented at the Phytopathology.
- Burpee, L., & Bloom, J. (1978). The influence of *Pratylenchus penetrans* on the incidence and severity of *Verticillium* wilt of potato. *Journal of Nematology*, 10(1), 95.
- Carter, W. W. (1981). The effect of *Meloidogyne incognita* and tissue wounding on severity of seedling disease of cotton caused by *Rhizoctonia solani*. *Journal of Nematology*, 13(3), 374.
- Castillo, P., Vovlas, N., Azpilicueta, A., Landa, B. B., & Jiménez-Díaz, R. M. (2007). Host-parasite relationships in fall-sown sugar beets infected by the stem and bulb nematode, *Ditylenchus dipsaci*. *Plant Disease*, 91(1), 71-79.
- Combettes, S. (1983). Utilisation des relations nématodes mycophages. *Trichoderma* dans la lutte contre les champignons phytopathogènes.
- Da Silva, M., Tylka, G., & Munkvold, G. (2016). Seed treatment effects on maize seedlings coinfecting with *Fusarium* spp. and *Pratylenchus penetrans*. *Plant Disease*, 100(2), 431-437.
- Da Silva, M., Tylka, G., & Munkvold, G. (2017). Seed treatment effects on maize seedlings coinfecting with *Rhizoctonia solani* and *Pratylenchus penetrans*. *Plant Disease*, 101(6), 957-963.
- Daami-Remadi, M., Sayes, S., Horrigue-Raouani, N., & Hassine, W. H.-B. (2009). Effects of *Verticillium dahliae* Kleb., *Fusarium oxysporum* Schlecht. f. sp. *tuberosi* Snyder, Hansen and *Meloidogyne javanica* (Treub.) Chitwood inoculated individually or in combination on potato growth, wilt severity and nematode development. *African Journal of Microbiology Research*, 3(10), 595-604.
- Evans, K. (1987). The interactions of potato cyst nematodes and *Verticillium dahliae* on early and maincrop potato cultivars. *Annals of Applied Biology*, 110(2), 329-339.
- Fattah, F., & Webster, J. (1983). Ultrastructural changes caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* in *Meloidogyne javanica* induced giant cells in *Fusarium* resistant and susceptible tomato cultivars. *Journal of Nematology*, 15(1), 128.
- Fazal, M., Khan, M., Raza, M., & Siddiqi, Z. (1994). Interaction between *Meloidogyne incognita* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lentis* on lentil. *Nematologia mediterranea*, 185-187.

- Fosu-Nyarko, J., & Jones, M. G. (2016). Advances in understanding the molecular mechanisms of root lesion nematode host interactions. *Annual review of phytopathology*, 54, 253-278.
- France, R., & Abawi, G. S. (1994). Interaction between *Meloidogyne incognita* and *Fusarium oxysporum* f. sp. phaseoli on selected bean genotypes. *Journal of Nematology*, 26(4), 467.
- Garber, R., Jorgenson, E., Smith, S., & Hyer, A. (1979). Interaction of population levels of *Fusarium oxysporum* f. sp. vasinfectum and *Meloidogyne incognita* on cotton. *Journal of Nematology*, 11(2), 133.
- Gardner, M., Verma, A., & Mitchum, M. G. (2015). Emerging roles of cyst nematode effectors in exploiting plant cellular processes. In *Advances in Botanical Research* (Vol. 73, pp. 259-291): Elsevier.
- Golden, J., & Van Gundy, S. (1975). A disease complex of okra and tomato involving the nematode, *Meloidogyne incognita* and the soil inhabiting fungus, *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology*, 65, 265-273.
- Gracia, J. (1989). Lettuce stunt: effect of *Pythium* populations and interactions between *Pythium tracheiphilum* and nematodes.
- Gracia, J., Reeleder, R., & Bélair, G. (1991). Interactions between *Pythium tracheiphilum*, *Meloidogyne hapla* and *Pratylenchus penetrans* on lettuce. *Phytoprotection*, 72(3), 105-114.
- Griffin, G. (1992). Stem nematode-*Fusarium* wilt complex in alfalfa as related to irrigation management at harvest time. *Journal of Nematology*, 24(2), 315.
- Griffin, G., & Thyr, B. (1988). Interaction of *Meloidogyne hapla* and *Fusarium oxysporum* f. sp. medicaginis on alfalfa. *Phytopathology*, 78(4), 421-425.
- Hajji-Hedfi, L., Regaieg, H., Chihani-Hammas, N., Larayedh, A., Boughalleb-M'Hamdi, N., & Horrigue-Raouani, N. (2017). Nematode virulence could affect interaction between *Meloidogyne javanica* (Nematoda: Heteroderidae) and *Fusarium oxysporum* f. sp. radialis-lycopersici on Tomato. *J Entomol Zool Stud*, 5(4), 1750-1754.
- Hanmer, D. R. (1995). *Verticillium dahliae* and *pratylenchus penetrans* interaction on processing tomatoes. The Ohio State University,
- Hasan, A., & Khan, M. (1985). The effect of *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium rolfsii*, and *Verticillium dahliae* on the resistance of tomato to *Meloidogyne incognita*. *Nematologia mediterranea*.
- Hillnhütter, C., Albersmeier, A., Berdugo, C. A., & Sikora, R. A. (2011). Synergistic damage by interactions between *Ditylenchus dipsaci* and *Rhizoctonia solani* (AG 2-IIIB) on sugar beet. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 118(3), 127-133.
- Hillnhütter, C., Sikora, R., & Oerke, E.-C. (2011). Influence of different levels of resistance or tolerance in sugar beet cultivars on complex interactions between *Heterodera schachtii* and *Rhizoctonia solani*. *Nematology*, 13(3), 319-332.
- Huang, S., & Pereira, A. (1994). Influence of inoculum density, host, and low-temperature period on delayed hatch of *Meloidogyne javanica* eggs. *Journal of Nematology*, 26(1), 72.
- Irvine, W. A. (1964). *Interaction of Meloidogyne hapla and Rhizoctonia solani in alfalfa*: Iowa State University.
- Jacobsen, B. J., MacDonald, D., & Bissonette, H. (1979). Interaction between *Meloidogyne hapla* and *Verticillium albo-atrum* in the *Verticillium* wilt disease of potato. *Phytopathology*, 69(3), 288-292.
- Jin, X., Kotcon, J., & Morton, J. (1991). Research Note: Interactions Between *Pratylenchus penetrans* and *Fusarium avenaceum* in Red Clover. *Nematropica*, 21(1), 105-109.
- Jones, M., & Fosu-Nyarko, J. (2014). Molecular biology of root lesion nematodes (*Pratylenchus* spp.) and their interaction with host plants. *Annals of Applied Biology*, 164(2), 163-181.
- Kalaivanan, R., Dhivya, M., Karthikeyan, G., Devrajan, K., & Manonmani, K. (2017). Interaction of White Rot Fungus [*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary] and Root-Knot Nematode [*Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chit.]. *Cabbage (Brassica oleracea L.)*. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci*, 6(9), 641-647.
- Karanastasi, E., Wyss, U., & Brown, D. (2003). An in vitro examination of the feeding behaviour of *Paratrichodorus anemones* (Nematoda: Trichodoridae), with comments on the ability of the nematode to acquire and transmit Tobravirus particles. *Nematology*, 5(3), 421-434.
- Karlsson, A. (2006). Possible interactions between *Rhizoctonia solani* and plant parasitic nematodes (PPN) in Swedish potato fields. *The Swedish University of Agricultural Sciences*.
- Katsantonis, D., Hillocks, R. J., & Gowen, S. (2003). Comparative effect of root-knot nematode on severity of *Verticillium* and *Fusarium* wilt in cotton. *Phytoparasitica*, 31(2), 154-162.
- Khan, M., & Khan, A. U. (2021). Plant parasitic nematodes effectors and their crosstalk with defense response of host plants: A battle underground. *Rhizosphere*, 17, 100288.
- Khan, M. R., & Haque, Z. (2013). Morphological and biochemical responses of five tobacco cultivars to simultaneous infection with *Pythium aphanidermatum* and *Meloidogyne incognita*. *Phytopathologia Mediterranea*, 52(1), 98.
- Kiani, Z., Zafari, D., Rezaee, S., Arjmandian, A., Gitti, M., & Struik, P. (2013). Co-limitation of potato growth by potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis*) and *Rhizoctonia solani*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 46(19), 2401-2408.
- Klemensen, P. (2006). *Undersøgelse af forekomst af fritlevende nematoder og muligheder for reduktion af angreb*. Retrieved from

- Kotcon, J., Rouse, D., & Mitchell, J. (1985). Interactions of *Verticillium dahliae*, *Colletotrichum coccodes*, *Rhizoctonia solani*, and *Pratylenchus penetrans* in the early dying syndrome of Russet Burbank potatoes. *Phytopathology*, 75(1), 68-74.
- Lakshman, D., Vieira, P., Pandey, R., Slovin, J., & Kamo, K. (2017). Symptom development in response to combined infection of in vitro-grown *Lilium longiflorum* with *Pratylenchus penetrans* and soilborne fungi collected from diseased roots of field-grown lilies. *Plant Disease*, 101(6), 882-889.
- LaMondia, J. (1992). Predisposition of broadleaf tobacco to *Fusarium wilt* by early infection with *Globodera tabacum* or *Meloidogyne hapla*. *Journal of Nematology*, 24(3), 425.
- LaMondia, J. (2003). Interaction of *Pratylenchus penetrans* and *Rhizoctonia fragariae* in strawberry black root rot. *Journal of Nematology*, 35(1), 17.
- Lawrence, G., Hodges, H., McLean, K., & Killebrew, J. (1989). Sudden death syndrome of soybean: *Fusarium solani* as incitant and relation of *Heterodera glycines* to disease severity. *Phytopathology* 79, 191-197.
- Lehtonen, M. (2009). *Rhizoctonia solani* as a potato pathogen: Variation of isolates in Finland and host response.
- Maheshwari, T. U., Sharma, S., Reddy, D., & Haware, M. (1995). Co-infection of wilt-resistant chickpeas by *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceri* and *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology*, 27(4S), 649.
- Mauza, B., & Webster, J. (1982). Suppression of alfalfa growth by concomitant populations of *Pratylenchus penetrans* and two *Fusarium* species. *Journal of Nematology*, 14(3), 364.
- McDonald, M. R., Ives, L., Adusei-Fosu, K., & Jordan, K. S. (2021). *Ditylenchus dipsaci* and *Fusarium oxysporum* on garlic: one plus one does not equal two. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 43(5), 749-759.
- Mckinley, R., & Talboys, P. (1979). Effects of *Pratylenchus penetrans* on development of strawberry wilt caused by *Verticillium dahliae*. *Annals of Applied Biology*, 92(3), 347-357.
- Meagher, J., & Jenkins, P. (1970). Interaction of *Meloidogyne hapla* and *Verticillium dahliae*, and the chemical control of wilt in strawberry. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 10(45), 493-496.
doi:<https://doi.org/10.1071/EA9700493>
- Morris, K. A., Langston, D. B., Dutta, B., Davis, R. F., Timper, P., Noe, J. P., & Dickson, D. W. (2016). Evidence for a disease complex between *Pythium aphanidermatum* and root-knot nematodes in cucumber. *Plant Health Progress*, 17(3), 200-201.
- Morsink, F. (1967). *PRATYLENCHUS PENETRANS--ITS INTERACTION WITH VERTICILLIUS ALBO-ATRUM IN THE VERTICILLIUM WILT OF POTATOES AND ITS ATTRACTION BY VARIOUS CHEMICALS*: University of New Hampshire.
- Naji, I., & Abu-Gharbieh, W. (2004). Effect of *Meloidogyne javanica* and *M. incognita* on resistance of muskmelon cultivars to *Fusarium* wilt. *Phytopathologia Mediterranea*, 43(3), 360-368.
- Oyekan, P. O. (1972). Pathogenicity of *Pratylenchus penetrans* to peas and its importance in the root rot complex of canning peas. *Dissertation Abstracts International*(8), 4344-4345.
- Palmer, L., & MacDonald, D. (1974). Interaction of *Fusarium* spp. and Certain Plant Parasitic Nematodes on Maize. *Phytopathology*, 64, 14-17.
- Peng, H., Gao, B.-l., Kong, L.-a., Yu, Q., Huang, W.-k., He, X.-f., . . . Peng, D.-l. (2013). Exploring the Host Parasitism of the Migratory Plant-Parasitic Nematode *Ditylenchus destructor* by Expressed Sequence Tags Analysis. *PLOS ONE*, 8(7), e69579. doi:10.1371/journal.pone.0069579
- Pepping, M., Raaijmakers, E., Hanse, B., van Beers, T., & Molendijk, L. (2012). *Interactie tussen diverse aaltjessoorten en verticillium in suikerbieten*. Retrieved from
- Price, T., McLeod, R., & Sumeghy, J. (1980). Studies on the interactions between *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*, *Verticillium dahliae* and *Meloidogyne* spp. in resistant and susceptible tomatoes. *Australian Journal of Agricultural Research*, 31(6), 1119-1127. doi:<https://doi.org/10.1071/AR9801119>
- Riedel, R. (1988). Interactions of plant-parasitic nematodes with soil-borne plant pathogens. *Agriculture, ecosystems & environment*, 24(1-3), 281-292.
- Riedel, R., Rowe, R., & Martin, M. (1985). Differential Interactions of *Pratylenchus crenatus*, *P. penetrans*, and *P. scribneri*.
- Roberts, P., Frate, C., Matthews, W., & Osterli, P. (1995). Interactions of virulent *Meloidogyne incognita* and *Fusarium* wilt on resistant cowpea genotypes. *Phytopathology*, 85(10), 1288-1295.
- Rosso, M.-N., Jones, J., & Abad, P. (2009). RNAi and functional genomics in plant parasitic nematodes. *Annual review of phytopathology*, 47(1), 207-232.
- Rotenberg, D., MacGuidwin, A., Saeed, I., & Rouse, D. (2004). Interaction of spatially separated *Pratylenchus penetrans* and *Verticillium dahliae* on potato measured by impaired photosynthesis. *Plant pathology*, 53(3), 294-302.
- Rowe, R., Riedel, R., & Martin, M. (1985). Synergistic interactions between *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans* in potato early dying disease. *Phytopathology*, 75(4), 412-418.
- Rowe, R. C., & Powelson, M. L. (2002). Potato early dying: management challenges in a changing production environment. *Plant Disease*, 86(11), 1184-1193.
- Scholte, K. (1989). Synergistic interactions between *Rhizoctonia solani* Kühn, *Verticillium dahliae* Kleb., *Meloidogyne* spp. and *Pratylenchus neglectus* (Rensch) Chitwood & Oteifa, in potato. *Potato research*, 32(3), 387-395.

-
- Slack, D., Riggs, R., & Hamblen, M. (1972). The effect of temperature and moisture on the survival of *Heterodera glycines* in the absence of a host. *Journal of Nematology*, 4(4), 263.
- Smiley, R. W., Whittaker, R. G., Gourlie, J. A., & Easley, S. A. (2005). Suppression of wheat growth and yield by *Pratylenchus neglectus* in the Pacific Northwest. *Plant Disease*, 89(9), 958-968.
- Storey, G., & Evans, K. (1987). Interactions between *Globodera pallida* juveniles, *Verticillium dahliae* and three potato cultivars, with descriptions of associated histopathologies. *Plant pathology*, 36(2), 192-200.
- Suleman, P., Sardanelli, S., Krusberg, L. R., & Straney, D. C. (1997). Variability among *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* isolates in their ability to interact with *Meloidogyne incognita* race 1. *Kuwait Journal of Science and Engineering*, 24, 299-308.
- Szczygiel, A., & Profic-Alwasiak, H. (1988). *Studies on the interaction between nematodes and fungi in infecting strawberry plants*. Paper presented at the International Strawberry Symposium 265.
- Taheri, A., Hollamby, G., Vanstone, V., & Neate, S. (1994). Interaction between root lesion nematode, *Pratylenchus neglectus* (Rensch 1924) Chitwood and Oteifa 1952, and root rotting fungi of wheat.
- Todd, T. C. (1982). *Disease Interaction of Pratylenchus Neglectus and Fusarium Spp. On Winter Wheat with a Comparison of Nematode Root Incubation Techniques*. Oklahoma State University,
- Upadhaya, A., Yan, G., Secor, G., & Robinson, A. P. (2020). Effects of co-inoculation with *Pratylenchus penetrans* and *Fusarium oxysporum* on growth and yield of potato cultivar Red Norland. *American Journal of Potato Research*, 97(3), 246-255.
- van den Brink, L., van Beers, T., & Molendijk, L. (2008). *Wortelverbruiningsonderzoek bij suikerbieten: eindrapport: de rol van plantparasitaire aaltjes in het wortelverbruiningscomplex*. Retrieved from
- Vijayashanthi, S., Shanthi, A., Raguchander, T., & Kavitha, P. (2020). Interaction effect of root knot nematode, *Meloidogyne incognita* and wilt fungus, *Fusarium solani* in cucumber.
- Vovlas, N., Minuto, A., Garibaldi, A., Troccoli, A., & Lamberti, F. (2005). Identification and histopathology of the foliar nematode *Aphelenchoides ritzemabosi* (Nematoda: Aphelenchoididae) on basil in Italy. *Nematology*, 7(2), 301-308.
- Vrain, T. (1978). Influence of chilling and freezing temperatures on infectivity of *Meloidogyne incognita* and *M. hapla*. *Journal of Nematology*, 10(2), 177.
- Vrain, T. (1987). Effect of *Ditylenchus dipsaci* and *Pratylenchus penetrans* on *Verticillium* wilt of alfalfa. *Journal of Nematology*, 19(3), 379.
- Vrain, T., & Pepin, H. (1989). *Effect of Pratylenchus penetrans on root rot of red raspberry caused by Phytophthora erythroseptica*. Paper presented at the V International Symposium on Rubus and Ribes 262.
- Walker, G. (1997). Effects of *Meloidogyne* spp. and *Rhizoctonia solani* on the growth of grapevine rootings. *Journal of Nematology*, 29(2), 190.
- Whitney, E. (1974). Synergistic effect of *Pythium ultimum* and the additive effect of *P. aphanidermatum* with *Heterodera schachtii* on sugarbeet. *Phytopathology*, 64(3), 381-383.
- Wicks, T., Walker, G., Pederick, S., & Anstis, S. (2011). Onion stunting in South Australia associated with *Rhizoctonia solani* AG 8. *Australasian Plant Pathology*, 40(2), 126-132.
- Zhang, Y. C. (1996). A Review of Bud and Leaf nematodes of the Genus: *Aphelenchoides* and the Diseases Caused by Them.

To explore
the potential
of nature to
improve the
quality of life



Wageningen University & Research

Open Teelten

Edelhertweg 1

Postbus 430

8200 AK Lelystad

T (+31)320 29 11 11

www.wur.nl/openteelten

Report WPR-3750451700

De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen Wageningen University en gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 7.200 medewerkers (6.400 fte) en 13.200 studenten en ruim 150.000 Leven Lang Leren-deelnemers behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.
