

BIOLOGISCHE RASSEN VAN HET STENGELAALTJE
DITYLENCHUS DIPSACI (KÜHN) FILIPJEV
EN HUN WAARDPLANTEN

I. REACTIES VAN VATBARE EN RESISTENTE PLANTEN OP AANTASTING
EN VERSCHILLENDE VORMEN VAN RESISTENTIE

With a summary: Biological races of the stem eelworm Ditylenchus dipsaci (Kühn) Filipjev and their plant hosts

I. Reactions of susceptible and resistant plants to attack and different forms of resistance

DOOR

J. W. SEINHORST

Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek (I.P.O.), Wageningen

INLEIDING

Bij waardplanten van stengelaaltjes, dus bij planten, waarin deze aaltjes een volledige levenscyclus kunnen volbrengen, treft men bij aantasting steeds de volgende verschijnselen aan:

1. De aaltjes dringen in de plant binnen en voeden, ontwikkelen en vermenigvuldigen zich in het aangetaste weefsel.
2. De plant reageert op de aanwezigheid van de aaltjes met:
 - a. opzwellling van de aangetaste delen. Bij microscopisch onderzoek blijkt, dat de middenlamellen opgelost worden. De cellen ronden zich daardoor af en de intercellulaire worden sterk vergroot. Het weefsel wordt sponsachtig en lichter van kleur. Soms treedt ook extra celdeling op.
 - b. Sterk geremde lengtegroei der aangetaste stengels. Deze is aan één zijde van de stengel soms sterker dan aan de andere, waardoor krommingen en andere misvormingen optreden.
 - c. Zijknoppen lopen uit, hetgeen aanleiding geeft tot uitstoeling (o.a. bij rogge, haver, mais en uien).

Deze verschijnselen kunnen alle tegelijk optreden, wanneer groeiende plantdelen aangetast worden. Bij reeds volgroeide delen kunnen de verschijnselen beschreven onder *b* en *c* niet voorkomen, terwijl de opzwellling in de regel niet opvallend is. Zo ziet men bij aardappelknollen en bieten alleen bij het begin van de aantasting kleine opzwellingen, terwijl later juist ingezonken plekken ontstaan. Bij microscopisch onderzoek van aangetaste aardappelknollen blijken wel de middenlamellen opgelost te zijn (QUANJER, 1927) en de cellen zich af te ronden, maar de geheel geïsoleerde cellen gaan vrij spoedig dood, verliezen vocht en schrompelen daardoor ineen.

In de literatuur vindt men een aantal gevallen van aantasting door stengelaaltjes beschreven, waarbij wel sprake is van dergelijke afwijkingen. Zo vond GOODEY (1942), dat rode klaver en *Brassica napus* op zwaar met stengelaaltjes

uit haver besmette grond hevige necrose vertoonden. Normale symptomen kwamen in het geheel niet voor. SEINHORST en DUNLOP (1947) beschreven het verkurken van celwanden en de vorming van étagekurk en gomlagen in knollen van verschillende *Solanum*-soorten na inoculatie met stengelaaltjes. Terwijl de vatbare aardappelknollen geen kurk vormden en dus niet op de aantasting reageerden, zoals op een verwonding, was dit wel het geval bij de knollen van een aantal wilde *Solanum*-soorten. De kurkvorming trad echter veel langzamer op dan na een verwonding van de knol en de nieuw gevormde, afsluitende lagen waren meestal dikker. Van vermenigvuldiging der aaltjes was geen sprake.

VAN SLOGTEREN (in litt.) vond, dat hyacinten, geïnoculeerd met stengelaaltjes uit narcissen, reageerden met hevige verkrommingen der bladeren, die op het eerste gezicht wel iets geleken op de bij de hyacint normaal voorkomende aantasting door stengelaaltjes, doch bij nadere beschouwing toch duidelijk afweken.

Twee typen symptomen bij aardbei veroorzaakt door stengelaaltjes werden beschreven door J. B. GOODEY (1952). Bij aantasting door stengelaaltjes uit rode klaver zwellen de aangetaste delen (vooral bladstelen en begin der bladnerven) op. Door aaltjes van andere herkomsten worden slechts kleine opzwellingen op de bladstelen veroorzaakt, terwijl het blad wel kroes wordt; in de bladnerven komen echter geen aaltjes voor.

Eigen waarnemingen

In de loop van het onderzoek over de waardplanten van stengelaaltjes van verschillende herkomsten en bij veldwaarnemingen werden verschillende afwijkende beelden van aantasting gevonden.

1. Rode klaver

Rode klaver kiemplanten – Roozendaalse rode klaver en Limburgse Maasklaver, gekweekt in potten met grond, bedekt met een laagje rivierzand, of op stroken filtreerpapier (methode BINGEFORS) – werden geïnoculeerd met stengelaaltjes, afkomstig uit rode klaver, rogge, uien, bieten en aardappelen. Er werd geïnoculeerd door een druppel van een aaltjessuspensie in water op de zeer jonge kiemplanten te leggen, of door met behulp van een bamboesplinter of een aangepunte schacht van een kippeveer aaltjes uit een zeer geconcentreerde suspensie op een geparaffineerd horlogeglas (SEINHORST, 1945) voorzichtig tussen de kiemlobben te brengen. Dicotyle planten werden steeds op een van deze beide wijzen geïnoculeerd. Bij het kweken van de planten in potten met grond werd voor een voldoende vochtigheid tijdens de infectie gezorgd door de planten te bedekken met wat vochtig zand of door de potten af te dekken. Het inoculatiemateriaal bestond vrijwel altijd voornamelijk uit larven in het vierde stadium.

Met stengelaaltjes, afkomstig uit rode klaver, ontstonden bij deze plant steeds de normale symptomen: verdikking van de stelen der cotyledonen en van het hypocotyl en bij het ouder worden der planten ook van de bladstelen en bladnerven. Ongeveer twee weken na de inoculatie bestond het overgrote deel der stengelaaltjes in de planten uit volwassen exemplaren, die reeds eieren hadden gelegd. Dit komt overeen met wat door BINGEFORS (1951) gevonden werd. Necrose kort na de inoculatie trad zelden op, maar soms gingen wel kiemlobben of zelfs hele planten dood nadat ze hevige aantasting met normale symptomen vertoond hadden.

Rode klaverplanten, die geïnoculeerd waren met stengelaaltjes van andere herkomst dan rode klaver, reageerden echter op geheel andere wijze.

In meerdere of mindere mate werden hierbij de reeds door GOODEY (1942) beschreven verschijnselen gevonden: necrotische vlekjes op het hypocotyl, de cotyledonen en hun stelen en beschadiging van het hart van de plant. Dit laatste groeide daardoor niet normaal uit, maar stierf soms spoedig af of had een tijdlang een galachtig voorkomen, dat leek op de normale symptomen (zie fig. 1). De stelen der cotyledonen waren echter nooit verdikt. Wel waren ze soms sterk gekromd, maar dit vond zijn oorzaak in het galachtig opzwellen van het hart van de plant. Opvallend waren ook de onregelmatig gezaagde randen van de stelen der cotyledonen. Microscopisch onderzoek leerde, dat op deze wijze aangetaste planten necrotische holten vertoonden in het weefsel van hypocotyl, stelen der cotyledonen en groeikegel. In deze holten werden vaak grote aantallen aaltjes aangetroffen. Buiten deze holten, die omgeven waren door een laagje necrotische celresten, vertoonden de cellen geen veranderingen; ze waren althans niet vergroot of geheel of gedeeltelijk van elkaar losgelaten (fig. 2). Jonge rode klaverplanten, aangetast door het ras van rode klaver, vertoonden daarentegen zo'n losse structuur, dat het vrijwel onmogelijk was er redelijke coupes van te maken, zelfs na insluiting in paraffine. Necrotische holten werden hierbij echter nooit aangetroffen. Beperkte de necrose zich steeds tot de directe omgeving der aaltjes, in het laatste geval leek het of hun invloed over een veel groter afstand nog op het weefsel van de plant werkte. Van het ras van rode klaver waren enkele aaltjes per plant reeds voldoende om duidelijke symptomen te veroorzaken, van de andere herkomsten veroorzaakten kleine aantallen aaltjes (minder dan 10 per plant) geen of slechts microscopisch zichtbare beschadigingen. Bij grotere aantallen trad duidelijke necrose en groeiremming ten gevolge van beschadiging van het groeipunt op, maar de planten herstelden zich later geheel; bij grotere aantallen aaltjes gingen de kiemplanten dood zonder dat een enkel blad gevormd was. GOODEY (1942) vermeldt, dat hij in de rode klaverplanten, aangetast door stengelaaltjes uit haver, volwassen stengelaaltjes vond. Bij onze proeven, waarbij het inoculum steeds zeer weinig volwassen dieren bevatte, werden in de planten, geïnoculeerd met stengelaaltjes van andere planten dan rode klaver, slechts sporadisch volwassen exemplaren aangetroffen, terwijl de tegelijkertijd met het ras van rode klaver geïnoculeerde planten reeds grotendeels volwassen aaltjes en eieren bevatten. Er was dus geen sprake van ontwikkeling bij de eerstgenoemde aaltjes, wat er op wijst, dat de klaverplantjes hun geen voedsel verschaffen. De specifieke reacties, zoals het oplossen der middenlamellen met als gevolg afronding der cellen, zijn hiervoor blijikbaar essentieel.

Dat aaltjes wel in klaverplanten binnendringen, maar zich hierin niet verder ontwikkelen werd eveneens gevonden door BINGEFORS (1951) bij tegen aaltjes-aantasting resistente rode klaverplanten. Hij beschrijft echter geen reacties van de planten op de aanwezigheid der aaltjes.

Behalve twee Nederlandse rode klaverrassen werd ook het aaltjesresistente Zweedse ras Merkur geïnoculeerd met stengelaaltjes uit rode klaver, uit rogge en uit aardappelen. De reactie bij infectie met de beide laatste aaltjesherkomsten was zoals boven beschreven. Echter ook bij planten, geïnoculeerd met aaltjes uit rode klaver, kwam een groot aantal voor met dit type symptomen naast planten met normale aantasting. De resistentie van het ras Merkur tegen stengel-

aaltjes uit rode klaver bleek dus van hetzelfde type te zijn als die van de Nederlandse rode klaverrassen tegen de stengelaaltjes afkomstig uit rogge en aardappelen. Overdosering leidt daardoor bij het vatbaarheidsonderzoek tot moeilijkheden. De resistente planten worden gedood of zijn niet gemakkelijk van de vatbare te onderscheiden. Om de selectie mogelijk te maken, moet men de juiste middenweg trachten te vinden tussen te geringe aantasting van de vatbare planten door een lage dosering en verlies der resistente planten door een te hoge. Enige reactie der resistente planten is wel toelaatbaar, daar bij wat nauwkeuriger toezien deze planten toch duidelijk van de vatbare blijken te verschillen. Het optreden van enige necrose en het niet sponsachtig worden van de stelen der zaadlobben en andere delen der kiemplanten zijn duidelijke aanwijzingen, die bij enige routine snel onderscheiden kunnen worden van normale symptomen.

2. *Andere klavers*

De hierboven beschreven verschijnselen, afwijkend van de normale symptomen, werden ook waargenomen bij witte klaver (fig. 1), incarnaatklaver, lucerne en hopperupsklaver, die geïnoculeerd werden met stengelaaltjes uit rogge, rode klaver en een of enkele herkomsten uit aardappelen en tevens bij bastaardklaver, geïnoculeerd met aaltjes uit aardappelen.

3. *Kroontjeskruid (Euphorbia helioscopia)*

Op een veld te Vierlingsbeek, waar het jaar te voren rogge had gestaan, die hevig door stengelaaltjes was aangetast, werd veel kroontjeskruid gevonden. Een groot deel der planten in een grote plek vertoonde symptomen, die aan aantasting door stengelaaltjes deden denken (fig. 3). Buiten deze plek waren de planten normaal. Ook op enkele andere velden, besmet met stengelaaltjes, die rogge aantasten, werden dergelijke abnormale planten gevonden. De stengels der misvormde planten waren zeer kort gebleven en onregelmatig gekromd, zoals dat ook bij planten met normale symptomen van aantasting door stengelaaltjes het geval kan zijn. Daardoor zaten de bladeren dicht op elkaar. Deze waren zelf ook enigszins misvormd; ze waren te dik, vooral aan de voet, en de opperhuid was enigszins korrelig en ruw. Ook werden soms enkele zijstengels gevormd, die eveneens kort bleven en dezelfde misvormingen vertoonden als de hoofdstengel (fig. 3). Er was geen spoor van necrose te vinden. Bij microscopisch onderzoek van een aantal planten, zowel na kleuring met katoenblauw in lactophenol en ophelderen in phenol als na het met naalden uit elkaar trekken van de misvormde delen in water, werd geen enkel stengelaaltje gevonden. Tevens bleek daarbij, dat de gelijkenis met door stengelaaltjes aangetaste planten slechts uitwendig was. Er was geen enkel teken van oplossing van middenlamellen.

Enkele misvormde en gezonde planten werden in potten gezet. Ze produceerden enkele zaden die afvielen en in de potten kiemden. Met de aldus toevallig verkregen kiemplanten werden enkele inoculatieproeven gedaan. Eén plant werd geïnoculeerd met stengelaaltjes uit rogge en een andere met stengelaaltjes uit rode klaver. De laatste plant ontwikkelde zicht volkomen normaal. Die, geïnoculeerd met stengelaaltjes uit rogge, ging echter al spoedig dezelfde misvormingen vertonen als de planten, die op het veld gevonden waren. Enkele sterk misvormde bladvoeten met een stukje stengel werden onderzocht, maar er werd geen enkel stengelaaltje in het weefsel aangetroffen.

Na geruime tijd groeide de top van de misvormde plant normaal uit, zodat bij de volwassen plant alleen de voet van de stengel gekromd en te dik was met een groot aantal op een kort stengelstuk opeengehoopte, misvormde blaadjes.

De misvormingen, die bij het kroontjeskruid op het roggeveld voorkwamen, kunnen dus door stengelaaltjes uit rogge veroorzaakt worden. Het merkwaardige is echter, dat de aaltjes niet in het weefsel binnendringen. Vermoedelijk ontstaat de misvorming van de aangetaste plant, doordat de groeikegel door de aaltjes wordt beschadigd, of althans zodanig beïnvloed, dat een tijdlang geen normaal weefsel gevormd wordt. Ten slotte schijnt deze invloed uitgewerkt te zijn en kan er weer normale groei optreden.

4. *Vlas*

In een vlasperceel op Noord-Beveland werd in 1953 door de Rijkslandbouwvoorlichtingsdienst een groot aantal planten gevonden met afwijkingen, die sterk aan aantasting door stengelaaltjes deden denken. Er werden echter slechts in enkele van deze planten één of twee stengelaaltjes gevonden. De symptomen kwamen geheel overeen met die bij het kroontjeskruid. Er trad vrijwel geen vertakking op bij de aangetaste planten. Na enige tijd begon de top der planten normaal door te groeien en wat oorspronkelijk een mislukt gewas leek vertoonde tenslotte maar weinig tekenen meer van de ziekte. Slechts aan de kromme en wat te dikke onderste centimeter van de stengel was nog te zien, welke planten aangetast waren geweest.

Dit type aantasting is reeds beschreven en afgebeeld door RITZEMA BOS (1903, 1904). Hij veronderstelde, dat ze veroorzaakt was door stengelaaltjes, hoewel hij zeer weinig aaltjes in de planten vond, maar hij vermeldt ook de opvatting van sommige landbouwers, dat de misvormingen veroorzaakt waren door de vorst.

Ook de door QUANJER (1927) en KOTTHOFF (1950) beschreven symptomen in vlas zijn waarschijnlijk dezelfde als die, welke hier beschreven zijn.

Een groot aantal vlaskiemplanten in potten werd geïnoculeerd met stengelaaltjes uit rogge, uien, rode klaver en verschillende herkomsten uit aardappel. De kiemplanten werden uitgeplant in potten met gestoomde grond. Er werd een druppel van een aaltjessuspensie in water op gelegd, waarna ze bedekt werden met ± 2 cm vochtig zand.

De stengelaaltjes uit rode klaver bleken geen invloed op de groei van het vlas uit te oefenen. Alle andere veroorzaakten in meerdere of mindere mate de symptomen, die ook op het veld voorkwamen (fig. 4). Na enige tijd groeiden al deze planten door met als enig overblijfsel van de aantasting een kromme, wat verdikte stengel vlak boven de grond (fig. 5). Enkele planten met hevige symptomen werden ongeveer twee weken na de inoculatie gekleurd met katoenblauw in lactophenol en opgehelderd met phenol; in één plant werden 4 stengelaaltjes gevonden, in de overige 1 of geen.

Hiermee was dus ook voor vlas de samenhang van misvormingen met aantasting door stengelaaltjes bewezen.

5. *Gele lupine*

Op het veld te Vierlingsbeek, waar de eerste door stengelaaltjes misvormde *Euphorbia helioscopia* gevonden werd, waren gele lupinen gezaaid. Deze waren in een grote plek aanzienlijk korter dan daarbuiten en ook enigszins misvormd.

Deze plek viel geheel samen met het voorkomen van het misvormde kroontjeskruid en andere planten, die duidelijk door stengelaaltjes aangetast waren, zoals windhalm, hoenderbeet (*Lamium amplexicaule*) en *Veronica hederifolia*. De toestand der gele lupineplanten van deze plek deed niet aan een aantasting door stengelaaltjes denken, maar meer aan een virusziekte (zie fig. 6). Behalve te kort, waren ze ook te bossig. De stengels waren wat dikker dan normaal door onregelmatige opzwellingen. Ook de blaadjes waren misvormd. In de planten werden geen stengelaaltjes gevonden. Daar er toch een verband vermoed werd tussen dit ziekteverschijnsel en het voorkomen van stengelaaltjes werd ook met lupine een inoculatieproef gedaan. Er werd weer geïnoculeerd met stengelaaltjes uit rogge en rode klaver en met enkele herkomsten uit aardappelen.

De planten, die geïnoculeerd waren met stengelaaltjes uit rode klaver, vertoonden na enige tijd verdikkingen op enkele bladstelen en van de bases van de hoofdnerf der blaadjes. Ook was een enkel blaadje geknikt door een aantasting aan de onderzijde van de hoofdnerf. Al deze symptomen leken volkomen op een normale aantasting bij andere plantesoorten. Ze omvatten steeds slechts een zeer klein deel van de plant, die er verder geheel normaal uitzag. Het weefsel der aangetaste delen was los en sponsachtig en het bevatte vrij veel volwassen aaltjes, larven en eieren. Het was duidelijk, dat de aaltjes zich konden voeden en vermenigvuldigen. De gele lupine is dus een waardplant van het stengelaaltjesras uit rode klaver.

De planten, geïnoculeerd met de stengelaaltjes van andere herkomst, vertoonden geheel andere ziekteverschijnselen. Hun groei was sterk geremd, de stengels en de bladstelen waren onregelmatig verdikt en de blaadjes waren misvormd. Soms was de ene helft van een blaadje veel sneller gegroeid dan de andere helft, waardoor het gekromd was en vaak was de regelmaat der grootte-verhoudingen van de blaadjes van één blad verstoord (fig. 7).

De planten waren verder te bleek, terwijl de kleur van de blaadjes niet effen was. Deze symptomen werden ook bij planten op het veld gevonden, maar waren daar minder duidelijk. De geïnoculeerde planten werden aangehouden tot ze zaad gezet hadden. Van herstel was geen sprake en de planten bleven te licht van kleur.

Alle bladeren vertoonden dezelfde verschijnselen. Op de duur werden de planten wel langer dan die op het veld, maar dit kan samenhangen met de temperatuur-licht verhouding in de kas. Bij nader onderzoek van de verdikte bladstelen en de misvormde blaadjes bleek hier en daar in het weefsel een enkel aaltje voor te komen. Meestal waren dit larven; volwassen dieren en eieren werden weinig gevonden.

Reeds enige jaren voor het onderzoek te Vierlingsbeek werden de beschreven verschijnselen in gele lupine waargenomen op een zwaar met stengelaaltjes besmet veld te Ottersum; hier werd eveneens lupine na reupzieke rogge geteeld. Het verschijnsel komt echter zo weinig voor, dat de schade door opbrengstvermindering niet groot zal zijn.

Aantasting door stengelaaltjes in gele lupine wordt vermeld door MAYER GMELIN (1906). Hij vond zeer veel aaltjes in gele lupinen, die hij kweekte in potten met grond, die besmet was met stengelaaltjes uit rogge. Hij beschrijft geen symptomen, maar zegt slechts, dat een der planten onderzocht werd, toen ze al haar turgor ten gevolge van de aantasting verloren had. De door MAYER GMELIN genoemde verschijnselen komen dus niet geheel overeen met de boven-

beschrevene en zijn beschrijving doet twijfel opkomen omtrent de identiteit van de door hem gevonden aaltjes.

6. *Erwten*

In het kader van een onderzoek naar de waardplantenreeksen van stengel-aaltjes van verschillende herkomsten werden ook twee erwtenrassen (Rondo en Unica) en een schokkerras (Vincò) geïnoculeerd met stengelaaltjes uit rogge, uien, aardappelen en rode klaver. De symptomen, veroorzaakt door de stengelaaltjes uit rogge, bleken af te wijken van die, veroorzaakt door de andere rassen (fig. 8). In het laatste geval traden normale symptomen op: sterke verdikking van de stengel en van de bladnerven, sterk geremde lengtegroei en krommingen in alle aangetaste delen. De aaltjes waren in het weefsel binnengedrongen en ze vermenigvuldigden zich daar. Er was geen verschil in aantasting tussen de verschillende erwtenrassen en de verschillende aaltjesrassen.

De symptomen bij de erwten, geïnoculeerd met aaltjes uit rogge, weken echter sterk af. Er trad hier geen verdikking op, maar wel was de groei van de planten, of althans van de hoofdscheut, sterk geremd. Tevens bleven soms de bladeren zeer klein en waren naar verhouding te smal en te licht van kleur. Was de aantasting minder hevig dan was vorm en kleur van de stengel en bladeren vrijwel normaal, maar de hoofdscheut werd niet langer dan ongeveer 2 cm en eindigde in een necrotische punt. Een zijknop liep dan uit en vormde een normale stengel. De blaadjes van de aangetaste scheut hadden dikwijls een beschadigde oppervlakte; deze zag er meelachtig, ruw uit en had vaak ronde gaatjes (tot 1 mm in doorsnede).

In deze aangetaste planten was een vrij groot aantal stengelaaltjes te vinden, die zich daar ook vermenigvuldigd hadden.

Bij vroegere proeven werd dit type aantasting voor de normale aangezien en niet onderscheiden van de aantasting door stengelaaltjes van andere herkomst dan rogge.

Op het veld werd nooit aantasting in erwten gevonden op plaatsen, waar rogge hevig aangetast werd. Wel kwamen hier veel planten voor met een niet uitgegroeide hoofdscheut met een necrotisch vlekje in de top, terwijl een zijscheut normaal uitgroeide. Op velden met kroef in uien worden daarentegen geregeld stengelaaltjes in erwten gevonden, die verdikkingen veroorzaken, waar later necrose van het parenchym van de stengel, vlak boven en in de grond op volgt. In dit aangetaste parenchym komen veel stengelaaltjes voor.

Het stengelaaltjesras, dat hier te lande in Limburg en Brabant rogge aantast, verschilt dus van het ras, dat in Zeeland en Zuid-Holland in uien voorkomt.

7. *Aardappelen*

Aardappelknollen kunnen gemakkelijk geïnoculeerd worden met stengelaaltjes door met een buisje een gaatje van ± 4 mm diepte en 2 mm breedte in de knol te prikken, hierin een druppel van een aaltjessuspensie te brengen en het gaatje daarna met paraffine af te sluiten. In de knollen van de aardappelrassen Bintje, Voran en Eersteling, die op deze wijze geïnoculeerd werden met stengelaaltjes uit rode klaver, ontwikkelde zich een aantasting, die aanvankelijk leek op een normaal ziektebeeld, zoals het door de stengelaaltjesrassen, die in aardappelknollen kunnen leven, wordt veroorzaakt. Deze aantasting breidde zich echter niet sterk uit en bleek bij microscopisch onderzoek enkele

weken na de inoculatie, geheel te bestaan uit cellen met verkurkte wanden.

Dit beeld kwam dus geheel overeen met dat, hetwelk door SEINHORST en DUNLOP (1946) beschreven is, o.a. bij *Solanum antipoviczii*. Hoewel de wijze van kurkvorming in dit geval niet gelijk was aan de vorming van wondperiderm, ligt het toch voor de hand hier verband te zoeken met de necrose, die sommige rassen van het stengelaaltje bij klavers veroorzaken. In knollen van het ras Rode Star treedt in het geheel geen reactie op na inoculatie met stengelaaltjes uit rode klaver.

Stengelaaltjes uit rogge tasten aardappelknollen in het algemeen langzaam aan, vooral het ras Rode Star is zeer weinig vatbaar. Bij deze aantasting treedt echter weinig of geen kurkvorming op.

Verskillende vormen van resistentie

In het bovenstaande zijn drie verschillende, door stengelaaltjes veroorzaakte ziektebeelden beschreven, die alle in een of meer opzichten afwijken van het normale beeld:

1. De aaltjes dringen wel het weefsel binnen, maar dit reageert met afsterving van cellen in de omgeving van de aaltjes: rode klaver, witte klaver en lucerne, aangetast door de aaltjesrassen uit rogge, uien en aardappelen.
2. De aaltjes dringen niet in het weefsel binnen, maar oefenen daarop blijkbaar invloed van buitenaf uit. De planten vertonen verdikking, misvorming en sterke remming van de lengtegroei maar het weefsel wordt niet voos door het oplossen van de middenlamellen. Er is dus een gedeeltelijke overeenkomst met normale symptomen: kroontjeskruid aangetast door het aaltjesras uit rogge, en vlas aangetast door stengelaaltjes uit rogge, uien en aardappelen.
3. De aaltjes dringen in geringe of in grotere aantallen in het weefsel binnen en dit reageert op hun aanwezigheid met symptomen, die geen of weinig overeenkomst vertonen met de normale verschijnselen van aantasting b.v. lupine bij aantasting door de stengelaaltjesrassen uit rogge, uien en aardappelen, en erwten bij aantasting door het stengelaaltjesras uit rogge.

In al deze gevallen kan gesproken worden van een zekere resistentie van de plant tegen aantasting door stengelaaltjes; deze kan in het eerste geval op overgevoeligheid van het aangetaste weefsel berusten, in het tweede geval op het uitblijven van een zodanige reactie van de middenlamellen, dat de aaltjes kunnen binnendringen en zich voeden en in het derde geval eveneens op het uitblijven van voor het aaltje nuttige reacties van de plant.

Naast deze drie resistentietypen kan nog een vierde onderscheiden worden, nl. een zeer langzame ontwikkeling van symptomen samengaand met een zeer trage ontwikkeling der aaltjes (aantasting van resistente rogge en van knollen van het aardappelras Rode Star door stengelaaltjes uit rogge).

Blijkbaar is voor de voedselopname door de aaltjes het vermogen de middenlamellen te kunnen oplossen van doorslaggevende betekenis. Alleen waar dit plaats heeft, treedt groei en vermenigvuldiging der aaltjes op. Slechts die planten zijn dus waardplanten, die op aantasting reageren met oplossing van de middenlamellen in het aangetaste deel van de plant. Alle andere symptomen: beïnvloeding van de lengtegroei, opzwellings door celdeling en andere misvormingen, zijn dus voor het leven van het aaltje zonder belang. Deze secundaire reacties worden blijkbaar soms nog door het stengelaaltje opgewekt in gevallen, waar

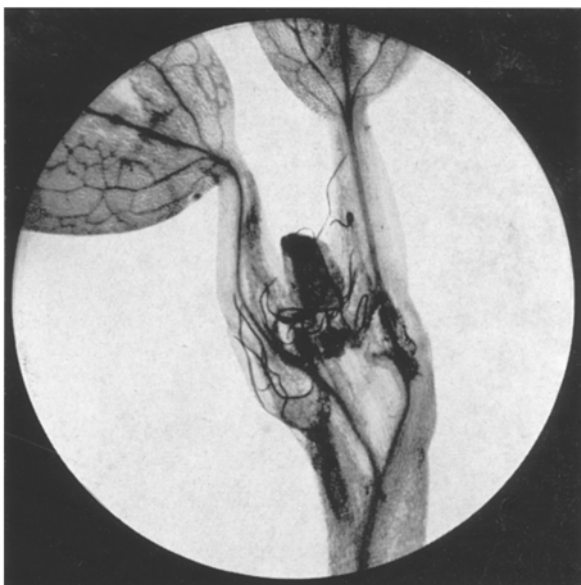


FIG. 2. Boven: Normale symptomen bij Roozendaalse rode klaver, veroorzaakt door stengel-aaltje uit rode klaver. Beneden: Necrose in Roozendaalse rode klaver veroorzaakt door stengelaaltje uit aardappelen

Top: Normal symptoms in red clover (var. Roozendaalse) caused by the red clover race of the stem eelworm. Below: Necrosis in red clover (var. Roozendaalse) caused by stem eelworm from potatoes



FIG. 3. Kroontjeskruid (*Euphorbia helioscopia*) aangetast door stengelaaltjes uit rogge. Planten verzameld te Vierlingsbeek. Links een normale plant

Euphorbia helioscopia attacked by stem eelworms from rye. Plants collected at Vierlingsbeek. Left: A normal plant



FIG. 4. Jonge vlasplanten $\pm$ 2 weken na inoculatie met stengelaaltjes uit aardappelen. Links: twee controleplanten.

Young flax plants about two weeks after inoculation with stem eelworms from potatoes. Left: Two control plants



FIG. 5

Oudere vlasplanten, aange-
tast door stengelaaltjes af-
komstig van Noord Beve-
land

*Older flax plants attacked
by stem eelworms found in
Noord Beveland*



FIG. 6. Gele lupine aangetast door stengelaaltjes uit rogge. Planten afkomstig van veld te Vierlingsbeek. Links: een normale plant

*Yellow lupins attacked by stem eelworms from rye. Plants found in a field at Vierlings-
beek. Left: a normal plant*



FIG. 7. Blaadjes van gele lupine geïnoculeerd met stengelaaltjes uit aard-appelen
Leaflets of yellow lupin which were inoculated with stem eelworms from potatoes



FIG. 8. Erwtten (Unica), geïnoculeerd met stengelaaltjes. V.l.n.r.: controle plant niet aangetast, plant aangetast door stengelaaltjes uit uien, plant aangetast door stengelaaltjes uit rogge
Peas (Unica) inoculated with stem eelworms. From left to right: control plant not attacked, plant attacked by stem eelworms from onions, plant attacked by stem eelworms from rye

geen voor dit dier nuttige reactie meer optreedt. Deze laatste symptomen zijn ook in de aangetaste plant soms tot ver van de plaats, waar de aaltjes zich bevinden, waar te nemen, wat niet zo sterk het geval is met de directe werking op de middenlamellen. Men krijgt zelfs de indruk, dat er een aantal tussenvormen bestaat tussen de ideale waardplant, zoals b.v. de ui voor het uiestengelaaltje en de rode klaver voor het hierop voorkomende ras, en de bovenbeschreven symptomen bij vlas en kroontjeskruid. In al deze tussengevallen is de reactie van de plant heviger dan het aantal in het weefsel te vinden stengelaaltjes zou doen verwachten op grond van de verschijnselen bij de ideale waardplanten. Deze hevige reactie heeft echter altijd betrekking op opzwellen en misvorming terwijl het oplossen van middenlamellen slechts op bescheiden schaal heeft plaatsgevonden. Zulke tussengevallen zijn o.a. de aantasting van stengels van aardappelen door stengelaaltjes uit rogge en uien en die van bleekgele hennepnetel (*Galeopsis dubia* LEERS) door een stengelaaltjesras uit aardappelen.

SUMMARY

Stem eelworm attack on plants, which are hosts to this parasite, is accompanied by the following phenomena:

1. The nematodes penetrate into the plant, feed on the infested tissue and multiply.
2. The reactions of the plant are:
 - a. swelling of the infested tissue after dissolution of the middle lamellae of the cells and some additional cell division.
 - b. stunting and malformation of growing stems.
 - c. development of lateral buds or excessive tillering.

A number of plants show abnormal symptoms:

1. Necrosis of tissue after penetration by the eelworms-lucerne, red and white clover attacked by rye, onion and potato races of the stem eelworms; eelworm resistant red clover when attacked by the red clover race (fig. 1, 2). Suberization of cells surrounding the attacked tissue occurs in potato tubers inoculated with the red clover race of the stem eelworm.
2. Stunted growth and malformation but no penetration of the tissue by the eelworms, no dissolution of middle lamellae and hardly any or no extra formation of lateral shoots – flax attacked by stem eelworm races from rye, onions and potatoes and *Euphorbia helioscopia* attacked by the race from rye (fig. 3, 4, 5).
3. Some penetration of the eelworms in the tissues causing symptoms, which show hardly any or no similarity to normal symptoms – yellow lupins (fig. 6, 7) and peas (fig. 8) attacked by the stem eelworm race from rye. Peas show normal symptoms after attack by the onion race. The rye race, therefore is considered to be different from the race in onions although both can attack rye and onions.

These cases of abnormal reactions of plants to attack by stem eelworms may be considered as different types of resistance. The plants are resistant in case 1 through hypersensitivity of their tissue to the presence of stem eelworms, resulting in necrosis, in cases 2 and 3 through the absence of tissue reactions

which appear to be vital for the feeding and multiplication of the eelworms; non vital symptoms, however, appear.

A fourth type of resistance is found in rye, resistant to attack by stem eelworm and in tubers of the potato, variety Rode Star, when attacked by stem eelworms from rye and onions – very slow development of all symptoms, and a very slow development of the eelworms.

Dissolution of the middle lamellae seems to be of vital importance for the feeding and multiplication of stem eelworms as the latter only occurs where the former is found. All other symptoms appear to be of a secondary nature and may be a more or less accidental result of the action of salivary excretion of the stem eelworm.

LITERATUUR

- BINGEFORS, S., – 1951. The nature of resistance to stem nematode, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev in red clover, *Trifolium pratense* L. *Acta Agric. Scand.* 1: 180–189.
- GOODEY, J. B., – 1951. Observations on the attack by the stem eelworm, *Ditylenchus dipsaci*, on strawberry. *Ann. Appl. Biol.* 38: 618–623.
- GOODEY, T., – 1941. *Anguillulina dipsaci* from „tulip root” oats injuring seedlings of a seeds mixture. *J. Helminth.* 19: 1–8.
- KOTTHOFF, P., – 1950. Die Verbreitung von *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) als Schädling an landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in Westfalen. *Z. Pfl.krankh.* 57: 4–14.
- MAYER GMELIN, H., – 1906. Over het voorkomen van *Tylenchus devastatrix* in lupinen en de daaruit voor de landbouwpraktijk te trekken conclusies. *T. Pl.ziekten* 12: 93–97.
- QUANJER, H. M., – 1927. Een aaltjesziekte van de aardappelplant; de aantastingswijze en de herkomst van haar oorzaak *Tylenchus dipsaci* (Kühn). *T. Pl.ziekten* 33: 139–172.
- RITZEMA BOS, J., – 1903. *Phytopathologisch Laboratorium Willie Commelin Scholten.* T. *Pl.ziekten* 9: 47.
- RITZEMA BOS, J., – 1903. Drei bis jetzt unbekannte von *Tylenchus devastatrix* verursachte Pflanzenkrankheiten. *Z. Pfl.krankh.* 13: 193–198.
- RITZEMA BOS, J., – 1904. *Phytopathologisch Laboratorium Willie Commelin Scholten.* T. *Pl.ziekten* 10: 45.
- SEINHORST, J. W., – 1945. Een laboratoriummethode voor de bepaling van de vatbaarheid van rogge voor aantasting door het stengelaaltje, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. *T. Pl.ziekten* 51: 39–52.
- SEINHORST, J. W. en DUNLOP, M. J., – 1945. De aantasting van enige *Solanum*soorten en enige kruisingen tussen *Solanum demissum* en *S. tuberosum* door het stengelaaltje *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. *T. Pl.ziekten* 51: 73–81.