

NEDERLANDSCHE PLANTENZIEKTENKUNDIGE (PHYTOPATHOLOGISCHE) VEREENIGING

TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

ONDER REDACTIE VAN

IR N. VAN POETEREN, PROF. DR W. K. J. ROEPKE EN
PROF. DR JOH^A WESTERDIJK

47e Jaargang

1e aflevering

1941

Jan./Febr.

ALGEMEENE GEZICHTSPUNTEN AANGAANDE HET VRAAGSTUK DER PLANTENAALTJES

DOOR

DR J. H. SCHUURMANS STEKHOVEN JR.

Voordracht gehouden op de Vergadering der Nederlandsche Plantenziektenkundige Vereeniging 14 December 1940

Aaltjes komen op, in en rondom zieke of aangetaste planten en plantendeelen algemeen voor. Van meer belang dan het vaststellen van dit feit is de vraag, in hoeverre zij daadwerkelijk medewerken aan het optreden van beschadigingen, aan het verwekken van plantenziekten, en of zij als de doodsoorzaak van onze cultuurplanten mogen worden beschouwd. Met andere woorden of wij bij het vinden van deze dieren van *plantenaaltjes* mogen spreken of niet.

Een oppervlakkig microscopisch onderzoek stelt ons in staat om reeds aanstonds de gevonden aaltjes over twee categorieën te verdeelen: 1. de stekeldragende aaltjes en 2. de overige vormen, die zulk een stekel missen.

Bij de stekeldragende aaltjes moeten wij dan nog weer de vertegenwoordigers der *Dorylaimidae* van de groep der *Tylenchidae* onderscheiden. Ook dit is een gemakkelijke taak. De Dorylaimen zijn vrij groote, steeds slanke Nematoden, die in lengte tusschen $\frac{1}{2}$ en 9 mm variëren. Zij bezitten een stekel, die op een ganzepen lijkt. Deze stekel is hol, gootvormig, wordt door spieren heen en weer bewogen en kan door een gewoonlijk gepraeformeerd voorhanden reservestekel worden vervangen. De slokdarm is sterk gespieerd en lang en mist een bulbusachtige verwijding. De speekselklieren liggen in den oesophagus opgesloten.

Deze Dorylaimen schijnen, voor zover zij een levende prooi aanvallen, in hoofdzaak dieren aan te grijpen. Ook kunnen zij

bacterieën met huid en haar verslinden, terwijl slechts voor enkele vertegenwoordigers dezer groep is vastgesteld, dat zij levend plantenmateriaal aantasten. In rottende plantendeelen daarentegen zijn zij verre van zeldzaam, al spelen zij daar vermoedelijk slechts een secundaire en ondergeschikte rol, doordat zij daar het werk voltooien, wat anderen begonnen zijn. In het uiterste geval mogen wij hen als saprobionten beschouwen. Primaire plantenziekteverwekkers komen onder hen niet voor. Geheel anders staat het met de *Tylenchidae*. Deze aaltjes bezitten althans als jeugdige vormen zonder uitzondering een driedeeligen stekel, waarvan de samenstellende elementen aan het benedeneinde al dan niet geknopt kunnen zijn. Het stekelkanaal ligt centraal. Het geheel lijkt eenigszins op een vulpotlood. De slokdarm vertoont vaak, hoewel niet bij alle vertegenwoordigers dezer groep een mediane bulbusachtige opzwellings. De speekselklieren zijn volumineus, liggen daarbij gewoonlijk buiten den eigenlijken slokdarmwand in een serie van drie klieren, achter elkaar gerangschikt of ook binnen den oesophaguswand, maar dan hoofdzakelijk in het laatste gedeelte opgeborgen.

De *Tylenchidae* zijn vrijwel zonder uitzondering kleine vormen. De meerderheid is slank, langgerekt, hoogstens 1 mm lang, terwijl enkele uitzonderlijk lange vormen het tot 3 mm brengen.

Het aantal bekende *Tylenchidae* is de laatste jaren sterk toegenomen. Waren tot en met het jaar 1933 een 110 soorten bekend, thans einde 1940 bedraagt dit 144 soorten, hetgeen een vermeerdering van 31% in 7 jaar tijds beteekent. Verder onderzoek zal zonder twijfel nog een sterke uitbreiding van het aantal soorten ten gevolge hebben. Ook het aantal geslachten is grooter geworden. Van de meest bekende geslachten noem ik hier *Ditylenchus* met de soort *Ditylenchus dipsaci*, in de oudere literatuur beter bekend onder den naam *Tylenchus devastatrix*; het geslacht *Pratylenchus* met de soort *Pratylenchus arvensis*, het weide-aaltje; het geslacht *Anguina* met de soort *Anguina tritici*, het rogge-aaltje, het geslacht *Aphelenchus* met de soort *Aphelenchus avenae* en het geslacht *Aphelenchoides* met als meest bekende soort het aardbeiaaltje *Aphelenchoides fragariae*. Dit zijn alle slanke soorten. Anders gevormd en ten slotte een peer- of zakvorm aannemende zijn de vertegenwoordigers van de geslachten *Heterodera*, met als meest bekende vormen het bieten-aaltje *Heterodera schachtii* en het haver-aaltje *Heterodera avenae* en *Tylenchulus* met de soort *semipenetrans* een parasiet van de sinaasappel, alsmede de onlangs ontdekte *Rotylenchulus* met de soort *reniformis* een op Hawaii bij tal van planten voorkomende wortelparasiet.

De vraag ligt voor de hand of wij al deze stekeldragende

Tylenchidae als plantenaaltjes moeten beschouwen.

Vaak toch stuiten wij bij het onderzoek van bodemonsters op *Tylenchidae* zonder dat macroscopisch zichtbare plantendeelen aanwezig zijn. Dat beteekent natuurlijk niet, dat deze dieren niet in staat zouden zijn om als zij de gelegenheid daartoe krijgen levende plantendeelen aan te tasten. Maar bovendien zijn tal van *Tylenchidae* nog nimmer in deelen van Phanerogamen aangetroffen. Wij zullen dan ook het begrip plant als potentieele gastheer voor de *Tylenchidae* wijder moeten nemen en daarin ook de cryptogamen moeten betrekken. Wanneer wij dat doen, dan zal het antwoord op de vraag of alle stekeldragende aaltjes van de Familie der *Tylenchidae* als plantenaaltjes moeten worden beschouwd in het algemeen bevestigend kunnen luiden, al moeten wij ook hier de restrictie maken, dat de betreffende dieren zich niet uitsluitend met plantaardig voedsel voeden of behoeven te voeden.

Zoo hebben LINFORD (1937) en OLIVEIRA EN LINFORD (1937) waargenomen, dat *Aphelenchoides tenuicaudatus* andere Nematoden aanboort en deze leegzuigt. Slachtoffers werden exemplaren van *Pratylenchus pratensis* het weideaaltje en *Heterodera marioni*, het wortelgalaaltje. Bij deze nematoden werden verlammingen waargenomen, terwijl de inhoud van de slachtoffers binnen korten tijd verteerd was, ook als de *Aphelenchoides*soort niet verder ging met het aanboren. Gezien werd verder, dat het dier speeksel in zijn prooi spoot. Wij kunnen ons nu een vrij volledige voorstelling maken van het geheele proces der voedselopname. Het dier localiseert zijn prooi, steekt deze aan, spuit daarin met behulp van zijn stekel speeksel, dat de prooi verlamt en verteert, waarna het vloeibare voedsel kan worden opgezogen.

Iets dergelijks gebeurt, als hyphen van schimmels worden aanbeoord. Dan wordt vaak ook speeksel uitgespoten, de inhoud extraintestinaal verteerd en vervolgens opgezogen. Over de scheikundige processen, die daarbij plaats grijpen, is evenwel niets bekend. In andere gevallen wordt de schimmeldraad aanbeoord en zonder vorm van proces uitgezogen, zooals wij dit met een mergpijp zouden doen.

Het aanboren en uitzuigen van schimmeldraden blijft echter niet beperkt tot de gewoonlijk vrij in den bodem aangetroffen stekeldragende *Tylenchidae*, maar wordt ook gedaan door typische parasieten als *Ditylenchus dipsaci* en *Aphelenchoides fragariae*. Zoo hebben CHRISTIE en CROSSMAN 1936 de laatste soort gedurende 8 tot 10 maanden buiten de gastvrouwplant op een agarvoedingsbodan kunnen kweken met als eenig voedsel een schimmelsoort *Alternaria citri*. CHRISTI en ARNDT 1936

vonden, dat een andere *Aphelenchoides*-soort, nl. *Aphelenchoides parietinus*, die als facultatieve parasiet wordt beschouwd, uitstekend groeit als men haar op agarplaten brengt in tegenwoordigheid van de schimmel *Neurospora sitophila*.

Ook andere schimmels kunnen als voedsierplant dienst doen.

Het lijkt waarschijnlijk, dat vele plantenaaltjes, die van zulk een stekel zijn voorzien, zich gedurende hun geheele leven of althans gedurende den tijd, dat zij zich als vrije dieren door de aarde verplaatsen, met schimmels of plantenmateriaal voeden. In hoeverre hier een selectie ten opzichte van een bepaald soort plantaardig voedsel optreedt, of eventueel daar naast nog dierlijk voedsel genuttigd wordt, dient nader te worden onderzocht.

Zeker is in ieder geval, dat rottende bladeren, in ontbinding verkeerende stengels en ook wortels een sterke aantrekkingskracht uitoefenen op tal van aaltjes, waar onder zeer belangrijke parasieten, gelijk *Heterodera marioni*, het wortelgalaaltje te noemen is. LINFORD heeft in 1939 gezien, hoe in den grond gebrachte bladeren van ananas, bladstelen van tomaat en stengels van *Crotalaria*, *Portulaca* en *Vernonia* een sterke aantrekkingskracht uitoefenden op de larven van *Heterodera marioni*. Andere plantenaaltjes vertoonden een andere voorkeur. Hoe verder de ontbinding der bedoelde plantendeelen was voortgeschreden, des te sterker bleek de aantrekkingskracht dezer plantendeelen te zijn. Door koken ging deze aantrekkingskracht verloren. Hij keert evenwel terug als opnieuw rotting optreedt. Ook wortels, levende wortels, zoowel als afgesneden wortelstukken verzamelen binnen zeer korten tijd rondom zich een menigte dezer plantenaaltjes. Alles wijst er op, dat wortels stoffen uitscheiden, die de aaltjes uit de heele omgeving aanlokken en zoo de aantasting tot stand doen komen. Ook in dit geval moeten wij vooralsnog het antwoord schuldig blijven op de vraag, welke stoffen dit doen en of de bedoelde stoffen een selectieve aantrekking uitoefenen, dan wel dat zij min of meer willekeurig, talrijke aaltjes, die het op planten voorzien hebben, aantrekken. De vondst van LINFORD, dat *Heterodera marioni* bepaalde plantensoorten verkiest en anderen niet aantast, wijst op het feit, dat hier een zekere selectie bestaat. Hetzelfde geldt ook voor soorten als *Rotylenchus multicinctus*, die alleen op ananasblad, tomatenbladsteel en stelen van *Portulaca oleracea* afkwam, terwijl *Aphelenchus avenae* door deze plantendeelen niet aangetrokken werd. De laatste soort leeft voor een belangrijk deel van hyphen van schimmels, die zich in den bodem bevinden, hoewel zij aan den anderen kant ook in staat is als plantenparasiet op te treden.

Dit vraagstuk heeft een wijd perspectief. In de literatuur wordt

namelijk herhaaldelijk gewag gemaakt van voedsterplanten, die bepaalde aaltjes aanlokken, terwijl deze aaltjes zich ten opzichte van andere voedsterplanten indifferent gedragen of zelfs door een derde categorie van planten worden afgestooten. De zintuig-physiologische ondergrond van dit verschijnsel is ten eenen male onbekend. Als wij deze kenden, dan zou het zoeken naar activeerende chemische stoffen meer doelbewust en systematisch kunnen geschieden. Het biologisch complex, waarin zich aaltje, voedsterplant en voedende schimmel bevinden, is evenwel met het noemen van de bovenvermelde feiten niet uitgeput. Wij moeten bovendien nog rekening houden met het feit, dat in den bodem verschillende schimmelsoorten aanwezig kunnen zijn, die het op het leven der aaltjes zelf gemunt hebben.

Zij vangen deze aaltjes met lusvormige haken en zuigen op haar beurt de gevangen aaltjes leeg. ZOPF, DRESCHLER en LINFORD hebben kunnen aantonen, dat een groot aantal schimmels zich met deze wijze van aaltjes vangen bezig houdt. Van de betreffende schimmelsoorten noem ik hier *Arthrobotrys oligospora* FRESenius, *Catenaria anguillulae* SOROKIN, *Harposporium anguillulae* LOHDE, *Stylopaga hadra* DRESCHLER.

LINFORD heeft nu kunnen aantonen, dat, indien hij versch. plantenmateriaal in den bodem begroef, de totale bevolking van vrijlevende nematoden snel toenam en een geweldige hoogte bereikte. Maar daarnaast vermeerderde in den bodem ook het aantal hyphen van schimmels, die zich op het vangen van planten-aaltjes toeleggen met het gevolg, dat, zooals uit proeven bleek *Heterodera marioni*-larven in massa's door de schimmels gedood worden. Na een grootsch opgezet onderzoek bedroeg de aantasting van ananas met *Heterodera* per eenheid van inhoud 16 cysten, tegenover 611 vóór de proef. Een zeer belangrijk verschil dus.

Het aaltjesvraagstuk is dus zoowel zuiver botanisch, als zoologisch bezien verre van eenvoudig en dient daarom ook van verschillende zijden te worden aangepakt.

Beperken wij ons tot de stekeldragende *Tylenchidae*, dan blijkt uit het voorgaande, dat er onder de vertegenwoordigers van deze groep groote verschillen in de levenswijze bestaat. Een aantal hunner voert een in hoofdzaak vrije levenswijze, andere vertoonen aanpassingen aan het parasitaire leven en wel in verschillende graden. De sector van den levenscyclus, die binnen of op de voedsterplant wordt doorgebracht, is voor de mate van parasitaire aanpassing van doorslaggevende beteekenis, alsmede voor het antwoord op de vraag hoe innig het verband tusschen voedsterplant en aaltje is.

Een vergelijking van de verschillende levenscycli der planten-

parasitaire aaltjes laat ons zien, dat het levensstadium van het aaltje, dat zijn voedsterplant aantast, bij de verschillende aaltjes-geslachten en -soorten nog al uiteenloopt. Bij de eene vorm is het het eerste larvenstadium, dat in de gastheer binnendringt, bij de andere een der volgende larvenstadia: stadium 2, 3 of zelfs 4. De tijd, die deze dieren buiten den gastheer doorbrengen wisselt dus sterk en zal uiteraard mede afhankelijk zijn van allerlei factoren van bodem en klimaat, die weer met de breedte op aarde samenhangen. In koelere klimaten met een winterseizoen, zal het aaltje op de een of andere wijze in staat moeten zijn te overwinteren. In droge en tevens warme perioden in de tropen zal het dier met succes moeten kunnen overzomeren. Ook ligt het voor de hand, dat de in warmere klimaten voorkomende plantenparasitaire aaltjes een sneller levensrhythme vertoonen, dan aaltjes van dezelfde soort, in koeler gebieden van de aarde. In tropische of subtropische streken zullen er zich per jaar meer generaties kunnen ontwikkelen, dan in een gematigd klimaat, gelijk het onze. Of dat algemeen opgaat is niet zeker. Dit geldt echter wel voor de aaltjessoorten, die een cosmopolitische verbreiding hebben, gelijk het wortelgalaaltje *Heterodera marioni*.

Dit buiten de voedsterplant verblijven kan op twee wijzen plaats vinden. Of wel het betreffende larvenstadium leeft vrij of het is in afgefallen, dan wel van de moederplant gescheiden plantendeelen opgesloten. Vooral het laatste geval komt zeer vaak voor. Dor blad, zaden, losse worteldeelen, bollen, wortelstokken kunnen alle een verblijfplaats van plantenparasitaire aaltjes vormen. Wanneer deze droog bewaard worden en derhalve de daarin aanwezige aaltjes niet de kans krijgen om uit te zwermen en een nieuwe voedsterplant op te zoeken, zullen de aaltjes en wel in het bijzonder het infectieuze larvenstadium, daarin tijden lang moeten kunnen rusten en hun activiteit opschorten. Voor de een tijd lang vrij in den bodem rondzwervende, overigens parasitaire vormen geldt, dat ook zij aan allerlei nadeelige omstandigheden moeten kunnen weerstand bieden, dat zij bestand moeten zijn tegen uitdroging van den bodem, tegen hoogere en lagere temperaturen, soms langen tijd moeten kunnen vasten, voor zij een hen passende voedsterplant vinden, kortom dat zij moeten gehard zijn in den strijd om het bestaan.

Bij *Ditylenchus dipsaci*, het blad- en stengelaaltje, kan deze rusttijd van het infectieuze, vierde, larvenstadium jaren duren, indien de plantendeelen waarin de aaltjes zitten droog bewaard worden. In lucerne bedraagt deze rusttijd 3—5 jaar, in *Dipsacus* tot 9 jaar, in haver tot 8 jaar. Worden deze gedroogde plantendeelen opnieuw vochtig gemaakt en opgeweekt, dan ontwaken de

daarin aanwezige larven van het vierde larvenstadium opnieuw uit hun lethargie en gaan zij uitzwormen. Dit ontwaken is geen snel proces en hangt in zijn duur af van den duur van den voorafgaanden rusttijd. Maximaal kan het tot twee weken duren voor wij opnieuw de eerste teekenen van leven bij de bedoelde aaltjes waarnemen. Men noemt deze rust, waarbij ook de stofwisselingsprocessen der dieren zeer sterk geremd zijn, anabiose. Verschillende plantenaaltjes zijn onder de genoemde voorwaarden tot anabiotisch leven in staat.

In vochtige aarde rondzwervende houdt hetzelfde aaltje, *Ditylenchus dipsaci* het bij gebrek aan een passende voedsterplant, in het algemeen, blijkens de proeven van VAN SLOTEREN en GOODEY niet langer dan een jaar uit. In dien tijd heeft het ten slotte al zijn reservestoffen opgeteerd.

Dat naverwante soorten in dit opzicht groote verschillen vertoonen, bewijst *Ditylenchus radicola*, waar het eerste larvenstadium de infectie van het gras, waarin de soort leeft, tot stand brengt. De overige deel van den levenscyclus wordt dan binnen het gras doorgebracht, waarin evenals bij *Ditylenchus dipsaci* een verdere vermeerdering plaats vindt.

De soorten van het geslacht *Anguina* loopen in dit opzicht vrij sterk uit een. Bij *Anguina microlaenae* is het eerste larvenstadium reeds infectieus, bij *Anguina tritici* en vermoedelijk eveneens bij *Anguina agrostis* het tweede, bij *Anguina millefolii* daarentegen eerst het derde larvenstadium. De laatste vorm wijkt in zooverre ook van haar naaste verwanten af, dat de multiplicatieve generatie, die zich dus geheel binnen de gallen van de duizendschoon voltrekt, morphologisch, duidelijk van de propagatieve generatie, die zich het eerst in de plant vestigde kan worden onderscheiden. Bij de andere vormen zijn deze morphologische verschillen niet aanwezig. Deze in gallen opgesloten dieren kunnen langen tijd in anabiotischen toestand blijven leven. Voor de infectieuze larven van het tarweaaltje *Anguina tritici* bedraagt deze tijd 9 jaar.

Bij *Heterodera* is òf wel het eerste larvenstadium (*Heterodera rostochiensis*) òf het tweede larvenstadium, dat reeds binnen het ei uit het vel van de eerste larve te voorschijn kruipt (*Heterodera marioni*) het infectieuze larvenstadium, dat in de plant binnendringt, terwijl overwintering of rusttijd wordt doorgebracht binnen de zoogenaamde cyste, d.w.z. het afgestorven wijfje, dat de eieren met de daarin aanwezige larven in zich omsloten houdt en bijv. bij *Heterodera rostochiensis* 8 jaar lang zijn infectiositeit kan bewaren.

Dit zijn de feiten. Maar daarmee is nog niets gezegd over den

physiologischen achtergrond. Welke factoren uiteindelijk de levensloop en diens rhythme bepalen blijft vooralsnog onbekend. Wel mogen wij aannemen, dat de genoemde feiten die betrekking hebben op den levensloop, het vermogen tot anabiose, alsmede de vrij lange duur van den levenscyclus, als even zoovele aanpassingen aan het parasitisme te beschouwen zijn. De meeste of althans vele vrij levende nematoden van de aarde en het zoete water maken een soms duizelingwekkend snelle ontwikkeling door. Zoo weten wij van enkele Rhabditiden, dat iedere drie dagen een generatie zich kan ontwikkelen, maar dat deze tijd bij de parasitaire aaltjes vele malen langer duurt. De ontwikkeling van *Heterodera marioni* neemt een maand in beslag, die van *Heterodera rostochiensis* 2 maanden, terwijl *Heterodera schachtii* 4—5 weken over een generatie doet. Van de *Aphelenchoides*-soorten, waaronder wij verschillende aan het parasitaire leven aangepaste soorten kennen, naast andere vormen, die nagenoeg vrij leven, is de duur van de ontwikkeling van een generatie niet bekend. Bij *Anguina millefolii* bedraagt deze, al naar het seizoen, enkele tot eenige maanden. *Ditylenchus dipsaci* bezit een sneller levensrhythme en doet gewoonlijk 64 dagen over de ontwikkeling van een generatie, hetgeen natuurlijk toch in vergelijking met de snelheid van ontwikkeling van de vrijlevende vormen zeer traag is.

Zeër waarschijnlijk zal een bestudeering van de voedingsphysiologie dezer aaltjes nog veel verheldering kunnen brengen en zal deze bijdragen tot de oplossing van de hiermede samenhangende problemen.

De meeste tot nog toe genoemde plantenaaltjes in engeren zin leven entoparasitisch en doen dan schade aan de weefsels, waarin zij leven. Een enkele vorm staat bekend als ectoparasiet, leeft buiten op de voedsterplant, steekt van daaruit de epidermiscellen aan en zuigt deze leeg, ten gevolge waarvan een bijzonder ziektebeeld ontstaat.

Ik heb hier het oog op *Ditylenchus angustus*, een parasiet van de rijstplant, die het in het bijzonder op het vegetatiepunt der planten voorzien heeft.

Het gevolg is, dat de aar zich niet of slecht ontwikkelt. Vooral in den natten moesson kan de ziekte zich zeer sterk uitbreiden en veel schade veroorzaken. In den drogen moesson daarentegen hebben deze ectoparasitische nematoden zeer te lijden van de heerschende droogte en de daarmede samenhangende ongunstige atmosferische omstandigheden, zoodat zij dan niet veel schade aanrichten.

Het binnendringen in de plant zelf stelt den aaltjes voor verschillende problemen, hoewel de oplossing daarvan in vele geval-

len gemakkelijker is dan zij op het eerste gezicht lijkt. Een plant toch bezit tal van openingen, huidmondjes, en lenticellen, alsmede schrammen en spleetjes, waarin de nematoden naar binnen kunnen dringen. Ook het tegen een plant opklimmen levert voor de aaltjes in den regel weinig bezwaren op. Immers, als het regent stroomt het water langs blad en stengel naar beneden en daar de aaltjes positief rheotactisch zijn, zwemmen zij tegen den stroom op en komen zodoende, waar zij moeten wezen. Verder stappen zij om zoo te zeggen gemakkelijk van blad op blad over, als de vochtige bladvlakten met elkaar in aanraking komen. De wortelaaltjes die zich, aangelokt door de worteluitscheidingen rondom de worteltoppen en wel juist in de groeizone, ophoopen, moeten evenwel in staat zijn om zich door de intacte epidermis heen naar binnen te boren, al zullen zij bij gelegenheid ook wel de plaats van den minsten weerstand volgende, door wondjes en scheurtjes, ontstaan door het onzacht in aanraking komen van de teere wortel met de ruwe kwartskorrels in den bodem, in den wortel binnendringen. Het is onbekend in hoeverre het speeksel van deze wortelaaltjes histolytische fermenten bevat, die het aaltje bij zijn naar binnen dringen helpen. Dat hier iets dergelijks in het spel moet zijn, blijkt uit de waarnemingen van CHRISTIE, die bij *Heterodera marioni* het ontstaan van reuzencellen in den wortel vrij nauwkeurig heeft gevolgd.

Deze reuzencellen ontstaan rondom den kop van het binnengedrongen aaltje. Zij hebben zooals CHRISTIE heeft aangetoond hun omvang te danken aan het oplossen van de wanden der cellen, die door het aaltje werden aangeboord en met zijn speeksel geïnjiceerd. Van belang is ook het feit, dat het aantal reuzencellen, dat den kop van het aaltje als een aureool omgeeft, beperkt is en wisselt naar gelang van de voedsterplant. Dit wijst op een kwantitatieve verhouding tusschen de geïnjiceerde hoeveelheid speeksel en de daarop volgende reactie van de zijde van de voedsterplant. Bij de ontogenese der reuzencellen ontstaan ten slotte secundaire syncytia, waaruit de worm zijn voedsel put.

Doch ook bij het naar binnen dringen door de huidmondjes kunnen overeenkomstige verschijnselen optreden. QUANJER heeft namelijk m.i. overtuigend aangetoond, dat aan het binnendringen van *Ditylenchus dipsaci* speekselinjecties van den vorm in de naaste omgeving van de huidmondjes voorafgaan, die tot een verwijden van de huidmondjes onder oplossing van de middel-lamel der aangestoken cellen voeren. Het speeksel diffundeert van cel naar cel. Het zou de moeite waard zijn indien wij konden te weten komen, over welk arsenaal van fermenten de plantenaaltjes beschikken. Zeker is in ieder geval, dat zetmeel wordt

opgelost in de cellen, die in de naaste omgeving van het aaltje liggen en waarvan men reden heeft om te veronderstellen, dat daarheen het geïnjecteerde speeksel is gediffundeerd. Trouwens deze diffusie komt vooral zeer duidelijk tot uiting bij die aaltjes, die op hun voedsterplanten gallen vormen. Deze gallen zijn gewoonlijk beperkt van omvang. De reactie van het omringende weefsel houdt op eenigen afstand van het aaltje, dat daartoe aanleiding geeft, op. Ook dit wijst op een zeker quantitatief verband tusschen parasiet en gastheer.

Het inschakelen van aaltjes in het harmonisch levensmozaïek van de plant leidt noodzakelijkerwijs tot verstoringen van dit mozaïek.

Deformaties treden op. Er kunnen zich thyllen vormen, die de vaten afsluiten. Bij wortels voert dit tot het ontstaan van talrijke secundaire wortels, daar de primaire wortel zijn taak niet meer naar behooren kan vervullen. Bij aantasting van bladeren door *Ditylenchus dipsaci* wordt het mesenchym door de aaltjes aangeboord. Geheele stroomgebieden van het blad, die door bepaalde nerven worden omzoomd, worden daardoor buiten werking gesteld. Vermoedelijk zal dientengevolge zoowel de zetmeel productie als de suikerafvoer van het blad gestoord worden, terwijl tevens aan te nemen is, dat een dusdanige aantasting invloed zal hebben op ademhaling en verdamping van het blad en op het heele metabolisme van de plant. Exacte gegevens daaromtrent ontbreken evenwel ten eenen male, daar de plantenfysiologen noch de phytopathologen zich diepgaand met deze ziekteverschijnselen hebben bezig gehouden. Aan onze kennis omtrent het juiste fysiologische verband tusschen voedsterplant en parasiet ontbreekt nog vrijwel alles. Hier ligt een uitgebreid veld van gemeenschappelijk onderzoek voor botanici en zoölogen van diverse pluimage en biochemici vrijwel braak. De meeste entoparasitaire aaltjes leven in afgesloten ruimten, zooals gallen, of in de intercellulaire ruimten in de bladeren en stengels. Hier bezitten zij een beperkte bewegingsvrijheid, die hen in staat stelt hun activiteit te ontplooiën en op meerdere plaatsen kwaad te doen. Verandert door hun werkzaamheid het aangetaste weefsel zoodanig, dat aan de verdere uitbreiding van de kwaal paal en perk wordt gesteld, of treedt op door hun werkzaamheid niet beïnvloede wijze bijv. verhouting der weefsels op, dan gebeurt het niet zelden, dat de aaltjes hun voedsterplant verlaten en een beter heenkomen zoeken. Het niet aanwezig zijn van aaltjes in een bepaalde zieke plant behoeft dus nog geen aanwijzing te zijn, dat aaltjes niet als aetiologisch moment zijn opgetreden.

Het behoeven echter niet alleen mechanische oorzaken te zijn,

die de ziekte-oorzaak uit de plant doen verdwijnen. Wij hebben het in de hand om door temperatuurverhooging de plant aaltjesvrij te maken, getuige de warmwaterbehandeling o.a. van bollen, zooals deze in het bloembollendistrict met zooveel succes wordt toegepast. Wat hier eigenlijk precies met de aaltjes gebeurt weten wij niet. Wij kennen niet de juiste levensvoorwaarden van het aaltje noch het organisch verband tusschen aaltje en plant. Te veel berust hier alles op empirie, te weinig op physiologisch experiment.

Trouwens bij de schade die het aaltje aan de plant toebrengt, mag ook de studie van het biologisch complex, waarin aaltje en plant geplaatst zijn, niet ontbreken. In de eerste plaats behoeft het aaltje niet het eenige ziekteverwekkend agens te zijn. Zoo schijnt, blijkens de proeven van CHRISTIE en ARNDT (1936) *Aphelenchoides parietinus* als ectoparasiet van katoen zaailingen huidlaesies en huidverkleuringen te veroorzaken. Samen met bepaalde in den bodem levende schimmels, waaronder *Fusarium*-soorten en *Glomerella gossipii*, treedt een ziekte op, die onder den naam van soreshin bekend staat. Geen van de beide ziekteverwekkende agentia veroorzaakt een schade die gelijk is aan die welke veroorzaakt wordt als wanneer beide in combinatie aanwezig zijn.

Tot het biologisch complex van de aaltjeszieke plant behoort ook de bodem. Wat boven gezegd werd met betrekking tot het gezond maken van de plant is ook van toepassing op den bodem. Hier neemt evenzeer te veel empirie de plaats in van exact wetenschappelijk onderzoek. Indien wij de levensvoorwaarden der aaltjes, soort voor soort, beter kenden, dan zouden wij in ieder voorkomend geval wetenschappelijk gefundeerde bestrijdingswijzen kunnen aangeven. Wellicht zouden wij dan ook weten, waarom de eene soort polyphaag is, de andere niet, of waarom de eene plantensoort resistent is tegen een aanval van aaltjes, terwijl de andere soort of het andere ras dit vermogen mist. De tegenpool van dit vraagstuk is het bestaan van de zgn. physiologische rassen bij de parasitaire aaltjes. Dit vraagstuk, dat een min of meer academisch karakter heeft, hangt ten nauwste samen met het soortsvraagstuk in het algemeen. De vraag is gewettigd of wij een soort slechts op morphologische gronden als zoodanig moeten diagnostiseeren, dan wel of bij de omschrijving van een soort physiologische kenmerken in aanmerking moeten worden genomen. Ik meen, dat het laatste het geval is.

De morphologische verschillen mogen gering zijn, in hoofdzaak op statistisch gebied liggen, als zij correspondeeren met physiologische verschillen is er alle reden om aan te nemen, dat wij hier met soortsv verschillen te maken hebben. Zeer duidelijk

komt dit tot uiting bij het onderscheid tusschen *Heterodera schachtii*, het bietenaaltje en *Heterodera avenae*, het haveraaltje, die vroeger algemeen als twee rassen van het bietenaaltje werden opgevat. De cysten dezer vormen bezitten geringe, maar vaste morphologische verschillen. Hetzelfde geldt voor de larven dezer soorten. Zeer duidelijk is daarenboven het physiologisch verschil in gedrag tusschen de larven der beide soorten tegenover de wortelextracten van biet en haver. Dit alles rechtvaardigt ons om in het haver- en bietenaaltje niet twee rassen, maar twee soorten te zien. Overeenkomstige verschijnselen vertoont ons de soort *Ditylenchus dipsaci*, die bij verder onderzoek zeer waarschijnlijk uiteen zal vallen in een aantal aparte soorten.

Een bevredigende oplossing van het soortsprobleem zal evenwel pas dan mogelijk zijn, als wij voor elke soort over nauwkeurige gegevens, zoowel op morphologisch als op physiologisch gebied, beschikken. Evenals dat bij proeven met dieren gebruikelijk is, dienen infectieproeven gedaan te worden met zoo mogelijk een paar larven tegelijk, zoodat men de kans zoo groot mogelijk maakt uit te gaan van een enkel paartje. Op deze wijze hebben CHRISTIE en ARNDT gewerkt bij hun infectieproeven met *Aphelenchoides fragariae*, om op die wijze in staat te zijn de ontwikkeling van een infectie van dag tot dag te kunnen vervolgen. Of wij zullen moeten uitgaan van een enkele cyste van een *Heterodera*-soort, ten einde op die wijze langs den weg van kloon-onderzoek en soort zuiver materiaal tot meer exacte en vermoedelijk zeer belangrijke resultaten te komen. Dit laatste is nog nooit beproefd.

Over de vele verder nog in planten gevonden aaltjes van de tweede, niet stekeldragende categorie kan ik heel kort zijn. Hun rol is secundair. Zij volgen slechts het spoor der eersten en eten van de kruimpjes, die van de tafel der anderen afvallen. Met het begrip necrobionten is hun rol volkomen omschreven. Daarbij is het onverschillig of de heele plant ten doode is opgeschreven, dan wel een slechts zeer gering deel daarvan, enkele celgroepen slechts necrotiseeren. Het feit, dat zoo deze aaltjes in massa aanwezig zijn de eigenlijke ziekteverwekkers het plantenlichaam verlaten hebben, toont duidelijk aan, dat de levensvoorwaarden van deze categorie dieren volkomen anders zijn dan die van de stekeldragers en dat hier van een echt gastheer-parasiet verband geen sprake is.

Ik hoop U vooral dit eene duidelijk te hebben gemaakt, dat wij van aaltjes en hun relatie tot planten ondanks het vele onderzoek, dat gedaan is, nog zeer weinig weten. Ook ben ik er van overtuigd, dat wij het aaltjesvraagstuk van den grond af, in samenwerking, op nieuwe en wijder experimenteele basis moeten

opbouwen langs de wegen, die ik in het besprokene aanduidde. Zeer zeker zullen wij dan tal van thans slechts empirisch gevonden feiten in hun verband begrijpen. Wanneer dit symposion tot een hernieuwde belangstelling voor en een daadwerkelijke studie van het aaltjesvraagstuk zal bijdragen, dan zal dit niet nalaten rijpe vruchten af te werpen zoowel voor den landbouw als voor den tuinbouw.

LITERATUUR

FILIPJE, I. N. and SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H., Jr., A manual of Agricultural Helminthology. E. J. Brill, Publisher, Leiden, 1941.

Utrecht, 14 December 1940.