

***Bodemgezondheid in de  
biologische kasteelt***

*Deel 1: definitiestudie*

*Willemijn Cuijpers*

*Frans Smeding*

*Geert-Jan van der Burgt*

I  
N  
S  
T  
I  
T  
U  
T  
**LOUIS BOLK**

In Nederland vindt het meeste onderzoek voor biologische landbouw en voeding plaats in voornamelijk door het ministerie van LNV gefinancierde onderzoeksprogramma's. Aansturing hiervan gebeurt door Bioconnect, het kennisnetwerk voor de Biologische Landbouw en Voeding in Nederland ([www.bioconnect.nl](http://www.bioconnect.nl)). Hoofduitvoerders van het onderzoek zijn de instituten van Wageningen UR en het Louis Bolk Instituut. Zij werken in de cluster Biologische Landbouw (LNV gefinancierde onderzoeksprogramma's) nauw samen. Dit rapport is binnen deze context tot stand gekomen.

De resultaten van de onderzoeksprogramma's vindt u op de website [www.biokennis.nl](http://www.biokennis.nl). Vragen en/of opmerkingen over het onderzoek aan biologische landbouw en voeding kunt u mailen naar: [info@biokennis.nl](mailto:info@biokennis.nl).

De informatie in deze brochure is met de grootst mogelijke zorg opgesteld. Gebruik van deze informatie is geheel op eigen risico. De auteurs aanvaarden geen enkele aansprakelijkheid voor schade (direct dan wel indirect) welke veroorzaakt kan zijn door het gebruik van de gegevens uit deze publicatie.

© [2008] Louis Bolk Instituut

Bodemgezondheid in de biologische kasteelt, Deel 1: definitiestudie. Willemijn Cuijpers, Frans Smeding en

Geert-Jan van der Burgt, 35 pagina's.

Zoekwoorden: Bodemkwaliteit, bodemgezondheid, ziekteverendheid.

Dit rapport kan alleen verkregen worden als download

vanaf [www.louisbolk.nl](http://www.louisbolk.nl)

Publicatienummer LB24

# Voorwoord

Dit is het eerste deel van een tweeluik over bodemgezondheid in de biologische kasteelt, als resultaat van een literatuurstudie.

De vraag naar definiëring van de begrippen bodemkwaliteit, bodemgezondheid en ziekteverendheid komt voort uit de actuele problematiek waar de intensieve biologische glastuinbouw mee te maken heeft: de toename van de ziektedruk door bodemgebonden pathogenen, met name wortelknobbelaaltjes en pathogene bodemschimmels. In de wetenschappelijke literatuur wordt al heel lang gezocht naar bruikbare definities van het begrip bodemkwaliteit (hoofdstuk 1), en daarmee verweven het begrip bodemgezondheid (hoofdstuk 2). De twee begrippen worden vaak door elkaar gebruikt. Bij bodemgezondheid ligt de nadruk op ecologische principes, terwijl er minder aandacht is voor de fysisch-chemische component van bodemkwaliteit. Daarnaast spelen bij het begrip bodemkwaliteit de verschillende functies van de bodem voor de mens een rol. Bij bodemgezondheid als afgeleide van 'ecosysteem gezondheid' staat die functionaliteit wat minder prominent op de voorgrond. Voor praktische toepassing in de landbouw draait het echter ook om de functionaliteit: bodemgezondheid wordt vertaald naar een hoog niveau van ziekteverendheid (hoofdstuk 3) van de grond en heeft als functie dat gewassen minder snel ziek worden. Bodemgezondheid wordt in het algemeen beschreven met algemene ecosysteem kenmerken zoals stabiliteit, veerkracht, vitaliteit, organisatie en biodiversiteit. Ziekteverendheid is een concreter begrip, en kan een belangrijke maat zijn voor bodemgezondheid. Maar ook ziekteverendheid is niet makkelijk te meten, en daarom wordt in het onderzoek gezocht naar parameters en indicatoren die een goede maat kunnen vormen voor ziekteverendheid (hoofdstuk 4). Tenslotte wordt in hoofdstuk 5 gekeken naar welke teeltmaatregelen in de praktijk een positief effect kunnen hebben op ziekteverendheid.

In deel 2, ziekteverendheid tegen bodemgebonden schimmels, worden zes schimmelziektes meer gedetailleerd besproken.



# *Inhoud*

Voorwoord	3
Inhoud 5	
Samenvatting	7
Summary	9
1 Bodemkwaliteit	11
1.1 Bodemkwaliteit	11
1.2 Ecologische diensten	11
1.3 Referentiebeelden voor bodemkwaliteit	12
2 Bodemgezondheid	13
2.1 Stabiliteit en zelfregulatie	13
2.2 Vitaliteit (vigour)	14
2.3 Ecologische veerkracht (resilience)	14
2.4 Organisatie	14
2.5 Biodiversiteit	15
3 Ziekteverendheid	17
3.1 Definitie van ziekteverendheid	17
3.2 Mechanismen van ziekteverendheid	18
4 Indicatoren	23
5 Teeltmaatregelen	27
5.1 Vruchtwisseling en wisselteelt	27
5.2 Grondbewerking	28
5.3 Organische stof management	29
5.4 Antagonisten	30
5.5 Actieve bestrijding van bodemziekten	31
Literatuur	33



# *Samenvatting*

Bodemkwaliteit is een containerbegrip dat biologische, chemische en fysische componenten omvat.

Bodemgezondheid is een nauwer begrip dat beschreven kan worden vanuit een ecosysteem benadering. De begrippen stabiliteit en zelfregulatie, vitaliteit, ecologische veerkracht, organisatiegraad en biodiversiteit worden ten opzichte van elkaar gepositioneerd.

Ziektewerendheid is een weer nauwere invulling van het begrip bodemkwaliteit en heeft uitsluitend betrekking op het vermogen van gronden om, ondanks de aanwezigheid van pathogenen, de expressie van de pathogeen in het gewas laag te houden. Negen mechanismen waarop de ziektewerendheid gebaseerd kan zijn worden beschreven. Het feitelijk vaststellen (meten) van ziektewerendheid gebeurt in biotoetsen met specifieke plant-pathogeen combinaties. Dat is duur en tijdrovend. Daarom wordt gezocht naar afgeleide indicatoren en parameters. Resultaten uit de literatuur worden gepresenteerd.

Uiteindelijk is het van belang of telers de ziektewerendheid daadwerkelijk kunnen sturen door teeltmaatregelen. Vijf (groepen van) teeltmaatregelen worden besproken.

In deel 2, ziektewerendheid tegen bodemgebonden schimmels, worden zes schimmelziektes meer gedetailleerd besproken.





## Summary

*Soil quality* is a container term with soil biological, chemical and physical components. *Soil health* is a more narrow term which can be defined based on an ecosystem approach. The terms stability and self regulation, vigor, resilience, organisation and biodiversity, all related to soil health, are discussed.

The term *disease suppressive* is even more specific than soil health, defined as a situation where the presence of pathogens in the soil does not lead to severe expression of the pathogen in the crop. Nine mechanisms which might play a role in this suppression of diseases are described.

The assessment of disease suppressive quality of a soil is usually done by bioassays with specific plant-pathogen combinations. This is expensive and time-consuming, so a search is going on towards cheaper and faster indicators and parameters. Results from literature are given.

At the end the question rises how growers can influence this disease suppressive quality of their soils. Five (clusters of) agronomic measures are discussed.

In part 2, *disease suppressive soil quality related to soil pathogenic fungi*, six fungal diseases are discussed more in detail.



# 1 Bodemkwaliteit

## 1.1 Bodemkwaliteit

Het begrip bodemkwaliteit is nog niet zo oud. De eerste officiële definitie werd voorgesteld in 1997 door een commissie bodemkwaliteit van de Soil Science Society of America:

### **Kader 1-1: Definitie bodemkwaliteit**

“the capacity of a specific kind of soil to function, within natural or managed ecosystem boundaries, to sustain plant and animal productivity, maintain or enhance water and air quality, and support human health and habitation” (Karlen et al., 1997)

De functionaliteit van de bodem voor de mens staat daarin centraal. Een simpele versie van de definitie van bodemkwaliteit is “hoe goed een bodem doet, wat wij willen dat hij doet” (Janvier et al., 2007). Afhankelijk van de functie die we aan een bodem toewijzen, kunnen de belangrijkste criteria om bodemkwaliteit te beoordelen nogal verschillen, variërend van draagkracht tot waterbergend vermogen, CO<sub>2</sub> vastlegging of nutriëntengehalte.

## 1.2 Ecologische diensten

Om tot een duurzamer bodemgebruik in Nederland te komen adviseert de Technische Commissie Bodembescherming een ecosysteembenadering in het bodembeheer te introduceren, waarbij het begrip “ecosysteem gezondheid” centraal staat. De TCB stelt dat de gezondheid van ecosystemen afgeleid kan worden uit begrippen als activiteit, stabiliteit, veerkracht en organisatie. Maar aangezien deze begrippen niet rechtstreeks omgezet kunnen worden in meetbare indicatoren, vertaalt de TCB het begrip bodemgezondheid naar het functioneren van ecologische diensten: eigenschappen of processen van het ecosysteem die van nut zijn voor de mens (Technische Commissie Bodembescherming, 2003). Daarmee verschuift hun definitie van ‘bodemgezondheid’ sterk in de richting van ‘bodemkwaliteit’. Het verschil met de definitie van bodemkwaliteit is dat de ‘diensten’ of functies nadrukkelijk vanuit ecologische principes geformuleerd zijn. De belangrijkste basisdiensten die worden onderscheiden zijn (Rudgers et al., 2005): (1) bodemvruchtbaarheid, (2) weerstand tegen stress en adaptatievermogen, (3) de bodem als buffer en reactor en (4) biodiversiteit. In het kader hiervan is in het bodembioologische indicator project (BoBI) de afgelopen jaren gewerkt aan een instrumentarium om bodemparameters te meten die van belang zijn voor deze ecologische diensten. De 200 meetpunten binnen het Landelijk Meetnet Bodemkwaliteit liggen voor 90% op agrarische bedrijven. De basis van BoBI is een voedselwebanalyse waarmee een verband gelegd kan worden tussen diversiteit van het bodemleven en ecologische functies zoals stikstofmineralisatie of bodemstructuurvorming. In totaal worden 63 indicatoren gebruikt om de bodembioologische kwaliteit te beschrijven (Schouten et al., 2002).

### *1.3 Referentiebeelden voor bodemkwaliteit*

In het BoBI meetsysteem wordt per bodemtype en landgebruik modelmatig bepaald van welke locatie de samenstelling van het bodemvoedselweb optimaal is. Een combinatie van landgebruik en bodem kan bijvoorbeeld zijn grasland op rivierklei in de melkveehouderij. In het model vormen stabiliteit en veerkracht van het ecosysteem een belangrijke component. Dit wordt onder andere bepaald naar aanleiding van de verhoudingen tussen prooi en predator. Daarnaast is ook een hoge biodiversiteit als voorwaarde genomen voor een gezonde bodem. De samenstelling van het optimale systeem wordt vervolgens als 'referentiebeeld' gebruikt voor duurzaam bodemgebruik op een bepaald bodemtype. Hierdoor ontstaan kwaliteitsbeelden voor een gezonde en een niet-gezonde bodem. De referentiebeelden zullen variëren naar gelang bodemgebruik en grondsoort, en leveren uiteindelijk 'streefwaarden' op voor bodemparameters. (Mulder et al., 2004) Op dit moment zijn de referentiebeelden alleen nog maar ontwikkeld voor melkveehouderij (grasland) op zand en op rivierklei. Voor een ander bodemgebruik (bijvoorbeeld bedekte teelt van vruchtgroenten op zand) gelden andere referentiebeelden en streefwaarden. Uiteindelijk is het doel om met de streefwaarden sturingsmaatregelen op bedrijfsniveau te kunnen beoordelen op duurzaamheid.

## 2 Bodemgezondheid

Volgens Karlen et al. (1997) is bodemkwaliteit een breder begrip dan bodemgezondheid. Bodemkwaliteit omvat nadrukkelijk een biologische, een chemische en een fysische component, terwijl bodemgezondheid primair bepaald wordt door ecologische eigenschappen. Bodemgezondheid vormt een onderdeel van het concept ecosysteem gezondheid. Ecosysteem gezondheid worden vaak verbonden aan de begrippen die expliciet uit de ecologie komen: stabiliteit, zelfregulatie, veerkracht, zelforganisatie en biodiversiteit. In onderstaande paragrafen worden een aantal van deze begrippen er uitgelicht en wordt de achtergrond ervan beschreven. De begrippen afzonderlijk hebben hun beperkingen in het gebruik, maar door de combinatie kan meer inzicht gekregen worden in de achtergrond van bodemgezondheid. Costanza en Mageau (1999) geven de volgende definitie van ecosysteem gezondheid, waarbij de begrippen stabiliteit, vitaliteit, zelforganisatie en veerkracht geïntegreerd worden:

### ***Kader 2-1: Definitie ecosysteem gezondheid***

“a healthy ecosystem is one that is sustainable - that is, it has the ability to maintain its structure (organization) and function (vigour) over time in the face of external stress (resilience)” (Costanza en Mageau, 1999)

Voor een goede beschrijving van de gezondheid van een ecosysteem is het nodig dat deze verschillende concepten in hun samenhang worden bekeken. In de volgende paragrafen worden een aantal van deze begrippen toegelicht en verder uitgewerkt.

### ***2.1 Stabiliteit en zelfregulatie***

Het begrip gezondheid wordt gewoonlijk gekoppeld aan de algemene conditie waarin een organisme zich bevindt. In het Engels is het begrip ‘health’ direct verwant met het begrip ‘wholeness’: heelheid, volledigheid en integriteit. Gezondheid is meer dan de afwezigheid van ziekte: het is ook het vermogen van een organisme om adequaat te reageren op verstoringen en stress, en effectief een evenwichtssituatie te herstellen. Dit laatste wordt in de ecologie zelfregulatie of ‘homeostase’ genoemd: het vermogen om door negatieve feedback telkens opnieuw naar een evenwichtssituatie terug te keren (Baars, 2005).

Een klassieke theorie die de ontwikkeling van een ecosysteem en de reactie op verstoringen beschrijft, is die van ecologische successie (Odum, 1969). In deze theorie worden gemeenschappen van snelgroeiende pioniersoorten opgevolgd door grote, langzaam groeiende soorten, waarbij het systeem uiteindelijk naar een stabiele climax fase toegaat. Bij een verstoring zet het systeem een stap terug, maar vervolgens gaat de ontwikkeling richting climax weer verder. In dit model is een ecosysteem een zelfregulerend systeem, op weg naar evenwicht en een optimale gezondheid. In de praktijk van bijvoorbeeld een bodemecosysteem zijn de microbiële populatie en soortensamenstelling echter zelden stabiel, maar reageren continu op verstoringen en stress in hun omgeving. In die zin is stabiliteit een beperkt begrip om een ecosysteem te beschrijven (Van Bruggen en Semenov, 2000).

## 2.2 Vitaliteit (*vigour*)

Volgens Costanza en Mageau (1999) is de vitaliteit (*vigour*) van een systeem een uitdrukking van de activiteit, het metabolisme of de primaire productie van het systeem. De hypothese die daaraan ten grondslag ligt, is dat de mogelijkheid van een systeem om te herstellen van stress, gerelateerd is aan het totale metabolisme of de hoeveelheid energie die door een systeem beweegt. De vitaliteit kan ook gezien worden als het verschil tussen de basishoeveelheid energie die nodig is om het systeem in stand te houden en de totale hoeveelheid energie die aanwezig is in het systeem.

## 2.3 Ecologische veerkracht (*resilience*)

Naast de successietheorie voor de ontwikkeling van ecosystemen, zijn er ook modellen die veronderstellen dat ontwikkelingen in ecosystemen minder lineair zijn. Er zijn ecosystemen beschreven waarbij in plaats van één enkel stabiel climaxstadium, er meerdere stabiele stadia mogelijk zijn, waartussen een ecosysteem zich kan bewegen (Walker et al., 1997) (Scheffer et al., 2001) Om dit fenomeen te verklaren wordt het concept veerkracht ('*resilience*') of elasticiteit gebruikt (Holling, 1973). Ecologische veerkracht is niet per definitie gelijk aan stabiliteit, omdat veerkracht juist van belang is in situaties die ver verwijderd zijn van de stabiele evenwichtstoestand. Het begrip veerkracht geeft aan, in welke mate een systeem een bepaalde verstoring kan absorberen, zonder over te gaan op een alternatieve systeemtoestand. Een hoge veerkracht wordt in het algemeen als gunstig gezien in de context van duurzaam bodemgebruik. Een systeem met weinig veerkracht, schiet bij een verstoring gemakkelijk door in de richting van een ander evenwicht. Bodemgezondheid kan worden beschouwd als een reflectie van de ecologische veerkracht. Een verstoring van de bodem, bijvoorbeeld door organische stof toevoegingen, leidt tot fluctuaties in de populaties bodemorganismen, maar ook in fluctuaties van bijvoorbeeld nutriënten. De eigenschappen van deze oscillerende dynamiek vormen een indicatie voor de veerkracht van de bodem. Volgens Van Bruggen et al. (2002) kunnen langere fluctuaties met grotere amplitudes geassocieerd worden met een minder stabiele bodem, in plaats van met een meer gebalanceerde, gezondere bodem. Snelle demping van de fluctuaties zou ontstaan door meervoudige interacties tussen populaties van bodemorganismen. Op deze manier kan veerkracht gekoppeld worden aan bodemgezondheid.

## 2.4 Organisatie

De organisatie van een systeem verwijst naar het aantal en de diversiteit van de interacties tussen de verschillende componenten van een systeem. Een maat voor de organisatie van een systeem is niet alleen de diversiteit aan soorten, maar ook het aantal verbindingen tussen de soorten en de uitwisseling tussen de verschillende componenten. Het organisatieniveau neemt af als er minder soorten bij betrokken zijn en als de verbindingen en uitwisseling tussen de componenten van het systeem afneemt. Organisatie gaat dus verder dan alleen diversiteit, omdat het ook de uitwisseling tussen systeemcomponenten meeneemt (Costanza en Mageau, 1999). Uit de opvatting van ecosystemen als dynamische niet-lineaire systemen, volgen hypothesen van waaruit de ontwikkeling en het gedrag van die systemen verklaard kunnen worden. Daarbij is het principe van een toenemende mate van zelforganisatie van belang: het fenomeen dat niet-lineaire systemen in hun ontwikkeling verschuiven van lagere naar hogere niveaus van organisatie. Het systeem kan zich daarbij in stand houden door een combinatie van positieve en

negatieve feedback loops. Een tweede kenmerk van zo'n niet-lineair systeem zijn 'emergent properties': eigenschappen die tevoorschijn komen uit het proces van zelforganisatie, maar die niet de optelsom zijn van de basis interacties in het systeem. De gezondheid van een ecosysteem zou gerelateerd kunnen worden aan het vermogen om zijn 'integriteit' te behouden door continue zelforganisatie.

## *2.5 Biodiversiteit*

In het algemeen wordt verondersteld dat hoe meer interacties er tussen de organismen in een ecosysteem zijn, hoe stabiel het systeem is. De complexiteit en specificiteit van interacties is direct gerelateerd aan de soortendiversiteit in het systeem. Hoe groter de biodiversiteit, hoe stabiel het systeem is, en hoe waarschijnlijker het is dat de verschillende ecosysteem functies gehandhaafd kunnen worden. Een andere veronderstelling is, dat er in een gezonde bodem een functionele 'overtolligheid' ('redundancy') aanwezig is, zodat het systeem snel kan herstellen van een stress factor die een gedeelte van het bodemleven elimineert. Als organismen wegvallen die verantwoordelijk zijn voor een bepaalde functie, wordt die niche opgevuld met andere soorten die dezelfde functie uitoefenen (Van Bruggen en Semenov, 2000). Daartegenover staat dat functioneel gelijke organismen in de bodem vaak verschillende fysiologische eisen, omgevingstoleranties en voorkeuren voor microhabitat hebben. In die zin is het te simplistisch om van functionele 'overtolligheid' te spreken. Beare et al. (1995) schetsen een beeld van een bodemecosysteem dat bestaat uit een hiërarchisch geordend geheel van microhabitats die als een mozaïekpatroon door de bodem verdeeld zijn. De bovengrondse biodiversiteit in de vegetatie is belangrijk om ook ondergronds voor een grote biodiversiteit te zorgen.





## 3 Ziektewerendheid

### 3.1 Definitie van ziektewerendheid

Ziektewerende bodems zijn door Cook en Baker (1983) beschreven als bodems waarin het voorkomen en de ernst van ziekten laag blijft, ondanks de aanwezigheid van plantpathogenen in de bodem en de aanwezigheid van een gevoelige waardplant. In een niet-ziektewerende bodem daarentegen, komt een ziekte voor en kan hij zich onbeperkt uitbreiden. De oorzaken van ziektewerendheid kunnen zowel in de abiotische eigenschappen van de bodem liggen, als in de biologische eigenschappen. De ziektewerendheid van een bodem is een eigenschap die aan alle bodems kan worden toegekend, en varieert binnen een range van zeer ziektewerende bodems tot zeer ziektebevorderende of -geleidende bodems. Ziektewerende bodems kunnen in dit opzicht dus als gezonde bodems worden beschouwd (Janvier et al., 2007). In werkelijkheid is het echter zo dat een bodem die ziektewerend is tegen het ene pathogeen, nog niet noodzakelijk ziektewerend hoeft te zijn tegen een ander pathogeen. Het meten van ziektewerendheid is mogelijk door plant en pathogeenspecifieke biotoetsen, maar is wel een tijd- en arbeidsintensieve methode. Om die reden zou het heel interessant zijn als andere, makkelijker te meten, bodemparameters sterk gerelateerd zouden zijn met ziektewerendheid. Omdat het gezien de complexiteit van bodemfuncties onwaarschijnlijk is dat één unieke indicator voldoende is voor het beoordelen van ziektewerendheid, ligt het voor de hand om met een minimum data set van een beperkt aantal indicatoren te werken.

#### **Kader 3-1: Definitie ziektewerende bodem**

“bodems waarin het voorkomen en de ernst van ziekten laag blijft, ondanks de aanwezigheid van plantpathogenen in de bodem en de aanwezigheid van een gevoelige waardplant. In een niet-ziektewerende bodem daarentegen, komt een ziekte voor en kan hij zich onbeperkt uitbreiden” (Cook en Baker, 1983).

De biologische component van ziektewerendheid van bodems wordt in het algemeen in twee categorieën verdeeld: algemene en specifieke ziektewerendheid. Algemene ziektewerendheid wordt in het algemeen verbonden met het concept van microbiostase of fungistase, en is direct verbonden met de som van activiteit van de totale microbiële biomassa. Daarnaast zou ook het mechanisme van geïnduceerde resistentie onder algemene ziektewerendheid van een bodem kunnen vallen. Hierbij wordt door de aanwezigheid van micro-organismen in de rhizosfeer een algemene weerstandstreactie in de plant opgewekt, waardoor deze minder vatbaar is voor aantasting door pathogenen. Specifieke ziektewerendheid wordt daarentegen gerelateerd aan de activiteit van één of een paar populaties organismen die antagonistisch werken in een bepaald stadium van de levenscyclus van de pathogeen (Stone et al., 2004). Specifieke ziektevering vindt plaats tegen een achtergrond van algemene ziektewerendheid (Cook en Baker, 1983). Behalve een biologische component van ziektewerendheid, kunnen ook chemische of fysische eigenschappen van de bodem organische stof een rol spelen bij het ontstaan van ziektewerendheid. Exudaten van compost kunnen bijvoorbeeld lysis (celdood) veroorzaken van schimmeldraden en zoösporen van Phytophthora.

Bij sommige pathogenen zoals *Pythium ultimum* wordt ziektewerendheid van de bodem toegeschreven aan algemene ziektewerendheid, terwijl bij andere pathogenen zoals *Rhizoctonia solani* ziektewerendheid eerder

gerelateerd wordt aan de specifieke activiteit van één of verschillende specifieke populaties organismen. Postma et al. (2008) hebben de hypothese opgesteld dat voor elk pathogeen geldt dat er een bepaalde combinatie van algemene en specifieke ziektewerendheid in het spel is. Voor sommige pathogenen vormt algemene ziektewerendheid de bulk van de ziektewering, terwijl bij anderen maar een klein aandeel algemene ziektewering van belang is, en daarbovenop een grote mate van specifieke ziektewering vereist. Dit betekent dat bij verschillende pathogenen verschillende strategieën van belang kunnen zijn om de ziektewerendheid van de bodem te stimuleren. In het ene geval is het voldoende om de algemene microbiële activiteit van de bodem te stimuleren, terwijl er in het andere geval heel specifieke antagonisten nodig zijn of gestimuleerd moeten worden, om een voldoende hoog niveau van ziektewering te bereiken.

## 3.2 *Mechanismen van ziektewerendheid*

In deze paragraaf worden een aantal mechanismen beschreven waardoor een ziektewerende werking van de bodem kan ontstaan. Zowel voor algemene als voor specifieke ziektewerendheid geldt dat er meerdere mechanismen bij betrokken zijn.

### **Fungistase**

Microbiostase en fungistase worden in het algemeen als de belangrijkste achterliggende mechanismen beschouwd bij het ontstaan van algemene ziektewerendheid (Cook en Baker, 1983). Het begrip microbiostase is breder dan fungistase, en verwijst naar de mogelijkheid van een bodem om de kieming of celdeling van kiemkrachtige sporen van bacteriën (bacteriostase), actinomyceten (actinostase) of schimmels (fungistase) te remmen, waarbij de afwezigheid van voldoende energie de oorzaak is. Meestal wordt over fungistase gesproken, omdat dit van belang is voor het ontstaan van ziektewerendheid tegen plantpathogene bodemschimmels. In de bodem vind een sterke concurrentiestrijd plaats om energierijke nutriënten. Energiestress beperkt de kieming van sporen en de groei van schimmeldraden. Schimmels zijn heterotroof: ze zijn afhankelijk van nutriënten die door andere organismen geproduceerd worden. Als bescherming kiemen hun sporen niet bij afwezigheid van nutriënten. Exudaten van zaden of wortels in de rhizosfeer, of organische stof toevoegingen in de vorm van plantenresten, compost of mest, kunnen fungistase tijdelijk opheffen. Meestal herstelt de fungistasis zich nadat de organische stof licht afgebroken is, en bevindt zich vervolgens op een hoger niveau. Niet alle soorten sporen lijken even gevoelig te zijn voor fungistase. *Verticillium dahliae* en *Verticillium albo-atrum* produceren bijvoorbeeld heel kleine sporen: conidiën, en *Fusarium oxysporum* produceert micro-conidiën, die als primaire functie de verspreiding van de schimmel in het vaatweefsel van de plant hebben. Deze sporen gaan in de bodem vaak snel dood, waarschijnlijk omdat ze vrij ongevoelig zijn voor fungistase. De grotere overlevingsstructuren zoals de chlamydosporen van *Fusarium oxysporum* of de microsclerotiën van *Verticillium dahliae* zijn juist veel gevoeliger voor fungistase, omdat ze hun rol als overlevingssporen moeten vervullen (Bruehl, 1987).

### **Inactivering van zaad- of wortel-exudaten**

Exudaten van wortels en kiemende zaden zijn vaak de aanleiding voor sporen van pathogenen om te kiemen. Wanneer deze exudaten voortijdig opgenomen worden door micro-organismen in de omgeving van de wortel, kan daarmee kieming van pathogenen worden voorkomen. Een voorbeeld is de antagonistisch werkende bacterie *Enterobacter cloacae*, die de exudaten (met name vetzuren) omzet die *Pythium ultimum* nodig heeft voor kieming

van sporen en infectie. Enterobacter werkt niet rechtstreeks antagonistisch tegen Pythium door antibiotica productie of parasitisme, en veroorzaakt ook geen lysis van hyphen of sporen. Toch is het een heel effectieve antagonist van Pythium. Ook Pseudomonas soorten zijn in staat om wortelxudaten te inactiveren, maar in het algemeen wordt gedacht dat dit voor Pseudomonas niet het belangrijkste antagonistische werkingsmechanisme is. Composten kunnen indirect de micro-organismen stimuleren die zorgen voor het wegvangen van zaad- of wortelxudaten, en op die manier de kieming van sporen van pathogenen voorkomen. Een dergelijk effect werd gezien bij ziektewerende bladcompost. De compost stimuleerde een sterkere populatie aan linolzuur metaboliserende bacteriën. Linolzuur is een vetzuur dat wordt uitgescheiden door kiemende zaden, en het wegvangen ervan door de bacteriën zorgde ervoor dat de compost een ziektewerend effect had.

### **Competitie om nutriënten**

Organische stoftoevoegingen met een hoge C/N verhouding kunnen de ziektewerendheid van de grond tegen Fusarium solani f.sp. phaseoli verhogen. De chlamydosporen van deze pathogeen hebben stikstof nodig om te kiemen in de bodem. Wanneer er vervolgens weer stikstofrijke meststoffen of gewasresten toegevoegd worden aan de bodem, wordt de ziektewerendheid weer opgeheven. In zulke gevallen kunnen teeltmaatregelen heel effectief zijn in het bevorderen van de ziektewerendheid van de grond (Baker en Paulitz, 1996).

### **Competitie om ijzer door de productie van sideroforen**

Behalve de competitie om energie, speelt in de rhizosfeer ook competitie om micronutriënten zoals ijzer een belangrijke rol. Zowel voor bacteriën als voor schimmels is bekend dat ze met pathogene bodemschimmels om ijzer kunnen concurreren, en dat dit een belangrijke mechanisme in de ziektewerende werking kan zijn. Onder ijzerarme omstandigheden in de bodem, produceren bacteriën een scala aan ijzerbindende chelaten of sideroforen. Door die eigenschap zijn fluorescente pseudomonaden bijvoorbeeld veel efficiënter in het opnemen van ijzer dan plantpathogenen zoals Fusarium oxysporum. Sideroforen zijn meestal eiwitten zoals pyoverdine of pyocheline die moeilijk oplosbaar ijzer ( $Fe^{3+}$ ) binden in een vloeibaar ijzerchelaat, dat vervolgens makkelijk door de bacteriën opgenomen kan worden, en niet meer beschikbaar is voor plantpathogene schimmels zoals Pythium of Fusarium oxysporum. De dynamiek van ijzercompetitie in de bodem is echter complex. Sommige sideroforen kunnen bijvoorbeeld alleen gebruikt worden door de bacteriën die ze produceren, terwijl andere door verschillende soorten bacteriën gebruikt kunnen worden. Ook voor een aantal schimmels, zoals Trichoderma soorten en niet-pathogene Fusarium geldt dat competitie om ijzer betrokken is bij de onderdrukking van plantpathogene schimmels (Whipps, 2001).

### **Competitie om organisch substraat**

De meeste pathogenen zijn zwakke saprofieten, terwijl de concurrentie in de bodem om organisch substraat sterk is. Vaak zijn het ook de niet-pathogene soorten van de ziekteverwekker (niet pathogene Fusarium, Pythium nunn) die in staat zijn om sterk te concurreren met de saprofytische variant. Pythium nunn is hiervan een klassiek voorbeeld. Pythium nunn concurreert met de pathogene Pythium ultimum om hetzelfde substraat, en heeft daarmee een overlappende niche. Pythium nunn is echter een sterkere concurrent. In substraat dat al door Pythium nunn gekoloniseerd is, kan Pythium ultimum zich niet meer vestigen. In substraat dat door Pythium ultimum gekoloniseerd is, zal Pythium nunn geleidelijk aan P. ultimum gaan vervangen. Het is echter nog niet helemaal duidelijk in hoeverre

in deze relatie voornamelijk competitie in het spel is. Ook antibiotica productie door *Pythium nunn* zou een rol kunnen spelen in de verdringing van *Pythium ultimum* (Baker en Paulitz, 1996).

### **Competitie om ruimte op de plantenwortels**

Mycorrhiza schimmels vormen ecologisch een obligate, wederzijds gunstige relatie met plantenwortels. Dit betekent dat het goede kandidaten zijn om door middel van concurrentie om kolonisatieruimte op de wortels te zorgen voor onderdrukking van plantpathogene schimmels. Ectomycorrhiza schimmels kunnen waarschijnlijk door hun fysisch nauw aansluitende morfologie de normale infectieplaatsen van pathogenen bezetten, maar hier is relatief weinig onderzoek naar gedaan. Arbusculaire mycorrhiza schimmels hebben ook de mogelijkheid om ruimte en potentiële infectieplaatsen op de wortels te bezetten, maar in het algemeen wordt gedacht dat geïnduceerde resistentie, verbeterde plantengroei en veranderingen in de morfologie van de plantenwortel belangrijker zijn in de ziekteverwerende werking dan puur de competitie om ruimte (Whipps, 2001).

### **Vernietiging van sporen van pathogenen**

Sporen van pathogenen kunnen vernietigd worden zodra ze in contact komen met ziekteverwerende grond of organische stof. Het mechanisme is echter lang niet altijd duidelijk. Microbiële antagonisten en kolonisatie door bacteriën kunnen celdood (lysis) van hyphen, en degradatie van chlamydo-sporen, oösporen, conidiën, sporangiën en zoösporen veroorzaken. Sporangium die op het punt staan te rijpen, scheiden stoffen uit die aantrekkelijk zijn voor zowel microorganismen als microfauna. Een aantal bacteriën, zoals *Pseudomonas*, *Bacillus* en *Streptomyces* soorten, en schimmels zoals *Trichoderma* zijn van hyphen geïsoleerd. Ook de bodemfauna kan parasiteren op de sporen van pathogenen. Protozoën en schimmel-etende mijten kunnen parasiteren op hyphen en chlamydo-sporen. Kleine amoeben verteren zoösporen of veroorzaken celdood. In ziekteverwerende compostmengsels en ziekteverwerende bodems worden de sporen van pathogenen met hogere dichtheden bacteriën, schimmels en protozoën gekoloniseerd dan in niet-ziekteverwerende composten en bodems (Stone et al., 2004).

### **Antibiose**

Antibiose is antagonisme veroorzaakt door antimicrobiële stoffen. Dat kunnen specifieke of niet-specifieke metabolieten zijn van microbiële oorsprong, bijvoorbeeld vluchtige verbindingen of toxische componenten die celdood (lysis) veroorzaken van hyphen of sporen. Zowel bacteriën als schimmels kunnen antibiotica produceren. De bekendste groep antibiotica-producerende bacteriën zijn *Pseudomonas* soorten. Uit deze groep bacteriën zijn clusters van genen gekarakteriseerd die verantwoordelijk zijn voor antibiotica productie. *Pseudomonas* soorten, maar ook andere bacteriën in de rhizosfeer kunnen signaalmoleculen produceren als reactie op de groei van een pathogeen, die vervolgens de productie van antibiotica door *Pseudomonas* weer kunnen stimuleren (Whipps, 2001). Ook bacteriën uit andere groepen zoals *Bacillus subtilis* produceren antibiotica (Baker en Paulitz, 1996). Over de antibiotica productie door schimmels is veel minder bekend dan over die van bacteriën. Hoewel het voor een aantal schimmels op labniveau wel is aangetoond, is het veel moeilijker aan te tonen voor schimmels in de rhizosfeer. In tegenstelling tot onderzoek aan bacteriën, is er nog weinig bekend over de signaalmoleculen of genen die betrokken zijn bij de antibiotica productie door schimmels. De meeste literatuur gaat over antibiotica productie door *Trichoderma*/*Gliocladium* en *Talaromyces flavus*. Voor *Trichoderma* (*Gliocladium*) *virens* is bijvoorbeeld bekend dat er twee groepen isolaten bestaan, met verschillende soorten antibiotica productie. De ene groep produceert het antibioticum gliovirine, dat actief is tegen *Pythium ultimum*, maar niet tegen *Rhizoctonia solani* AG-4 (een

anastomose groep). De andere groep produceert het antibioticum gliotoxine dat heel actief is tegen *Rhizoctonia solani*, maar minder tegen *Pythium ultimum* (Whipps, 2001) (Baker en Paulitz, 1996). De productie van waterstofperoxide in de rhizosfeer wordt gekataliseerd door glucose oxidase van de schimmelantagonist *Talaromyces flavus*. Dit mechanisme ligt waarschijnlijk ten grondslag aan de antagonistische werking van *Talaromyces* op verwelkingsziekte in aubergine, veroorzaakt door *Verticillium dahliae* (Whipps, 2001).

### **Geïnduceerde systemische resistentie**

Geïnduceerde systemische resistentie in de plant wordt gedefinieerd als structurele of chemische systeemveranderingen in de plant, die plaatsvinden als reactie op het contact met een micro-organisme (een schimmel of bacterie) nadat de plant in contact is geweest met een potentiële pathogeen. In de bodem is er vooral onderzoek gedaan naar geïnduceerde resistentie tegen *Fusarium oxysporum*, met behulp van niet-pathogene *Fusarium* stammen. Inoculatie van de wortels van komkommer met microconidiën of chlamydosporen van een niet-pathogeen isolaat van *Fusarium oxysporum* zorgt bijvoorbeeld zowel voor geïnduceerde resistentie van de plant tegen de bovengrondse schimmel *Colletotrichum lagenarium* die op het blad geïnoculeerd werd, maar ook voor resistentie tegen de pathogene *Fusarium oxysporum* f.sp. *cucumerinum*. Eenzelfde soort mechanisme van geïnduceerde resistentie is gevonden voor *Pseudomonas* soorten in de rhizosfeer van komkommer, die ervoor zorgden dat de komkommer beter bestand was tegen *Pythium aphanidermatum*. Onderzoek naar deze mechanismen gebeurt vaak via een gesplitst wortelstelsel, waarbij de bodemorganismen die de resistentie veroorzaken aan de ene helft worden toegediend, en de pathogeen aan de andere helft. Daarmee wordt uitgesloten dat de resistentie veroorzakende organismen een rechtstreekse invloed hebben op de pathogeen. Het voordeel van *Pseudomonas* en niet-pathogene *Fusarium* is dat ze in de plant kunnen groeien en zich vermenigvuldigen zonder ziekte te veroorzaken, daarbij een continue reactie in de plant veroorzakend, die de plant beschermt tegen pathogenen (Baker en Paulitz, 1996).



## 4 *Indicatoren*

Er zijn al heel veel verschillende abiotische en biotische parameters gebruikt om bodemgezondheid en ziekteverendheid te beschrijven, maar er is nog steeds een gebrek aan betrouwbare en consistente indicatoren. In het BoBI project (Bodem Biologische Indicatoren) wordt een set van 63 bodembioologische parameters gemeten, maar ontbreekt een concrete koppeling naar ziekteverendheid van de bodem (Rutgers et al., 2005, 2007). Ziekteverendheid wordt gezien als één van de ecologische diensten van de bodem, maar de sleutelparameters om de ziekteverendheid van de bodem te beoordelen (in feite niet een enkele indicator, maar een "minimum data set" van indicatoren), zijn gebaseerd op algemene expert judgements en niet op concreet onderzoek. Binnen BoBI wordt niet gedifferentieerd naar ziekteverendheid voor verschillende typen bodempathogenen, wat een dusdanige generalisatie van parameters oplevert dat ze naar alle waarschijnlijkheid weinig verbinding hebben met de praktijk. In een uitgebreid review artikel hebben Janvier et al. (2007) recent laten zien dat er nog steeds geen duidelijke richtlijnen zijn om bodemkwaliteit te beschrijven vanuit het standpunt van bodemgezondheid of ziekteverendheid. Ze hebben daarbij een groot aantal literatuurbronnen naast elkaar gezet. Van elke bron is gekeken wat de resultaten waren van de koppeling van abiotische en biotische parameters met ziekteverendheid. In het algemeen worden twee verschillende benaderingen gebruikt om de relatie tussen bodemparameters en ziekteverendheid vast te stellen. In de ene benadering worden bodems met verschillende niveaus van ziektevering vergeleken wat betreft hun biotische en abiotische karakteristieken. In de andere benadering wordt de ziekteverendheid van een bodem kunstmatig veranderd, en wordt vervolgens gekeken welke andere parameters daarmee beïnvloed worden. De conclusies van Janvier et al. (2007) zijn niet verbazingwekkend, omdat in het algemeen gedacht wordt dat in elk geval per pathogeen, en soms zelfs per pathosysteem (combinatie van plant en pathogeen) naar andere indicatoren gezocht zal moeten worden. Dit werd bijvoorbeeld gedaan door Termorshuizen et al. (2006) en Postma et al. (2008) door voor een uitgebreide reeks bodems of composten, voor verschillende pathosystemen deze relaties te bekijken.

In onderstaande tabellen staan de resultaten van Janvier et al. (2007) samengevat voor zover deze betrekking hebben op de belangrijkste bodemziekten in de biologische kasteelt, of nauw verwante ziekten in andere gewassen. Voor andere bodempathogenen kunnen de verbanden afwezig zijn of zelfs in tegenovergestelde richting werken. Concluderend stellen zij dat er uit al deze studies geen consistente gevalideerd verband bestaat tussen ziekteverendheid en een of meerdere bodemparameters. Aanvullend zijn resultaten weergegeven van de onderzoeken van Termorshuizen et al. (2006) naar ziekteverendheid van 18 composten en compost/grond mengsels in 7 pathosystemen, van Postma et al. (2008) naar ziekteverendheid van gronden van 10 biologische bedrijven tegen 3 pathosystemen, voor zover deze betrekking hebben op ziekten die ook in de kasteelt spelen. Workneh en Van Bruggen (1994) hebben van 3 biologische en 3 gangbare bedrijven ziekteverendheid van gronden tegen kurkwortel bepaald.

*Tabel 4-1: Abiotische parameters voor zover gecorreleerd aan ziekteverendheid tegen bodempathogenen in de biologische kasteelt volgens review artikel van Janvier et al. (2007). Overige bronnen voor parameters en relaties zijn apart weergegeven in de tabel.*

<b>Abiotische parameter</b>	<b>Gevonden relatie</b>
pH	bodems met hogere pH zijn ziekteverender tegen Fusarium verwelkingsziekten bodems met hogere pH-KCl zijn ziekteverender tegen Verticillium longisporum in koolzaad (Postma et al., 2008)
N	bodems met hogere N gehalten zijn ziekteverender tegen Fusarium soorten in asperge
NH3	bodems met hoge concentraties NH3 zijn ziekteverender tegen Verticillium dahliae
C	bodems met hogere C-gehalten zijn ziekteverender tegen Pythium kiemingsziekte in tomaat
organisch-C	bodems met hogere organische C-gehalten zijn ziekteverender tegen kurkwortel (Pyrenochaeta lycopersici) in tomaat
Mg en K	bodems met hogere organische C-gehalten zijn gevoeliger voor Fusarium verwelkingsziekte
EC, Mg en SO4	hogere gehalten aan EC, Mg en SO4 zijn geassocieerd met betere ziekteverendheid tegen Fusarium oxysporum in vlas (Cuijpers et al., ongepubliceerde data)
zand	hogere gehalten aan Mg en K zijn geassocieerd met lagere aantasting door schimmelziekten
klei	hogere gehalten aan zand in de bodem zorgt voor een slechtere ziekteverendheid tegen Fusarium verwelkingsziekte in vlas

*Tabel 4-2: Kwantitatieve microbiële parameters en bodemfauna parameters en hun relatie met ziekteverendheid tegen bodempathogenen in de biologische kasteelt volgens review artikel van Janvier et al. (2007). Overige bronnen voor parameters en relaties zijn apart weergegeven in de tabel.*

<b>Microbiële parameter</b>	<b>Gevonden relatie</b>
totale bacteriële biomassa	bodems met hogere bacteriële biomassa zijn ziekteverender tegen Fusarium verwelkingsziekte (F. oxysporum f.sp. cubense) in banaan bodems met hogere bacteriële biomassa zijn minder ziekteverend tegen Verticillium longisporum in koolzaad (Postma et al., 2008)
totale schimmel biomassa	bodems met een hogere schimmelbiomassa zijn gevoeliger voor Fusarium verwelkingsziekte (F. oxysporum f.sp. cubense) in banaan
totale biomassa actinomyceten	bodems met een hogere biomassa aan actinomyceten zijn ziekteverender tegen Fusarium verwelkingsziekte (F. oxysporum f.sp. cubense) in banaan bodems met hogere biomassa aan actinomyceten in rhizosfeer zijn ziekteverender tegen kurkwortel (Pyrenochaeta lycopersici) in tomaat (Workneh en Van Bruggen, 1994)



---

percentage cellulolytische actinomyceten	bodems met hoger percentage cellulolytische actinomyceten zijn ziektewerender tegen kurkwortel ( <i>Pyrenochaeta lycopersici</i> ) in tomaat (Workneh en Van Bruggen, 1994)
diversiteitsindex (Shannon Weaver) voor functionele groepen actinomyceten	bodems met een hogere diversiteitsindex voor functionele groepen actinomyceten zijn ziektewerender tegen kurkwortel ( <i>Pyrenochaeta lycopersici</i> ) in tomaat (Workneh en Van Bruggen, 1994)
totale microbiële biomassa	bodems met hogere totale microbiële biomassa zijn ziektewerender tegen <i>Pythium</i> wortelrot in iris, en tegen <i>Fusarium oxysporum</i> in asperge
totale microbiële activiteit gemeten aan FDA hydrolyse	geen verband gevonden met ziektewerendheid tegen <i>Pythium aphanidermatum</i>
bodem respiratie	bodems met een hogere FDA hydrolyse zijn ziektewerender tegen <i>Fusarium oxysporum</i> in banaan ( <i>f.sp. cubense</i> ) en ook tegen kurkwortel ( <i>Pyrenochaeta lycopersici</i> ) in tomaat
phosphatase en $\beta$ -glucosidase activiteit	geen verband gevonden met ziektewerendheid tegen <i>Pythium aphanidermatum</i> kiemplantenziekte in tomaat
oligotrofe bacteriën	composten met meer oligotrofe bacteriën zijn ziektegevoeliger tegen <i>Verticillium dahliae</i> in aubergine (Termorshuizen et al., 2006)
copiotrofe bacteriën	composten met meer copiotrofe bacteriën zijn ziektewerender tegen <i>Verticillium dahliae</i> in aubergine (Termorshuizen et al., 2006). Copiotrofe rhizosfeer bacteriën zoals fluorescente pseudomonaden zijn bekende antagonisten van <i>Verticillium dahliae</i>
ratio oligotrofe/copiotrofe bacteriën	bodems met hogere respiratie zijn in het algemeen ziektewerender, onder andere tegen <i>Pythium</i> wortelrot in iris
aantal schimmeletende nematoden	bodems met meer schimmeletende nematoden zijn ziektewerender tegen <i>Fusarium oxysporum</i> in vlas (Cuijpers et al., unpubl.data)
potentiële N-mineralisatie	bodems met hogere phosphatase en $\beta$ -glucosidase activiteit zijn ziektewerender tegen <i>Fusarium oxysporum</i> in meloen en tegen <i>Fusarium</i> in asperge bodems met een hogere potentiële N-mineralisatie zijn ziektewerender tegen <i>Verticillium longisporum</i> in koolzaad (Postma et al., 2008)

---



## 5 Teeltmaatregelen

### 5.1 Vruchtwisseling en wisselteelt

Gewasrotaties vormen één van de basisprincipes van de biologische teelt. De bovengrondse heterogeniteit van plantengroei in tijd en/of ruimte heeft een positieve doorwerking ondergronds. Verschillende bewortelingspatronen en verschillende soorten gewasresten zorgen voor meer diversiteit in het soort organische stof, nutriënten, aggregaatvorming en bodemstructuur. Dit werkt direct door op de heterogeniteit van de ondergrondse microflora en fauna, zowel in functie als in structuur en aantallen soorten. In het algemeen wordt verondersteld dat een grotere diversiteit het bodemsysteem ook minder gevoelig maakt voor stress. Een grotere functionele diversiteit maakt het waarschijnlijker dat binnen een bodem veel verschillende mechanismen actief zijn die verantwoordelijk zijn voor ziekteverendheid tegen pathogenen, met als resultaat een gezondere bodem. Het telen van een beperkt aantal gewassen zorgt voor relatief meer homogeniteit: dezelfde soort organische stoftoevoer door gewasresten en wortels en vergelijkbare regimes van bemesting en nutriëntenaanvoer kunnen voor eenzijdigheid in de ondergrondse microflora en fauna zorgen. Daarnaast zorgt de beperkte gewasrotatie ervoor, dat er continu waardplanten voor specifieke plantenpathogenen aanwezig zijn. Dit maakt de opbouw van hoge populaties plantenpathogene schimmels en nematoden mogelijk. Uit wetenschappelijk onderzoek is bekend dat een continue monocultuur na vele jaren specifieke antagonisten in dergelijke mate kan stimuleren dat deze een ziekteverende bodem tot gevolg hebben, maar in de praktijk van de intensieve vruchtgroententeelt zijn dat soort voorbeelden nog niet gezien. Door de hoge organische stofgehalten in de biologische kasteelt zijn ook de niveaus van algemene microbiële activiteit in het algemeen hoog, wat zou kunnen leiden tot een goede algemene ziekteverendheid van de bodem. Het is inderdaad bekend dat in de grondteelten van vruchtgroenten veel minder problemen optreden met bijvoorbeeld *Pythium* of *Fusarium* dan in de substraatteelt. Dit zou kunnen duiden op een redelijk hoog niveau van algemene weerbaarheid. Anderzijds geldt voor de intensieve kasteelt wel dat bemestingsschema's met frequente bemestingen het niveau van fungistase in de bodem telkens weer terugschroeven, waardoor de kieming van sporen van plantenpathogene schimmels op dat moment een stimulans krijgt.

Met een toenemende intensivering in de biologische glastuinbouw zijn de economische mogelijkheden voor gewasrotatie steeds verder beperkt. De grote investeringen die nodig zijn voor klimaatregulering en productverwerking maken het praktisch onmogelijk om gewasrotaties uit te breiden buiten de twee belangrijkste families van vruchtgroentengewassen: de solanaceae (tomaat, paprika, aubergine) en cucurbitaceae (komkommer). Vanwege de hoge investeringskosten is de teelt van bladgewassen voor veel bedrijven geen optie. Aan de andere kant is de toenemende druk aan bodemgebonden plantenpathogenen, met name nematoden en bodemschimmels, een stimulans om te zoeken naar een robuuster teeltsysteem. Recent is er onderzoek opgestart om te kijken in hoeverre de teelt van vruchtgroenten in combinatie met andere gewassen mogelijk is door onder andere compartimentering van de bodem in stroken, waarbij een strook vruchtgroenten afgewisseld wordt met een strook antagonistische gewassen zoals *Tagetes* (project *Wisselkas*”, Wageningen UR / Louis Bolk Instituut, 2008 en verder). Een radicale verandering in de teelt levert echter ook nieuwe uitdagingen op qua klimaatbeheersing en plantenvoeding, en de grootschalige toepassing van deze methodes staat dan ook nog in de kinderschoenen. Ook de keuze van wisselteeltgewassen is niet eenvoudig. Wisselgewassen moeten aan een aantal eisen voldoen:

- het mogen geen waardplanten zijn voor bodemgebonden pathogenen (nematoden of schimmels), of planten waarop bijvoorbeeld nematoden zich vermenigvuldigen zonder zichtbare gewasschade te veroorzaken;
- in een compartimententeelt moeten het planten zijn die voldoende biomassa kunnen produceren ondanks de schaduwwerking van een volledig ontwikkeld vruchtgroentengewas;
- extra aantrekkelijk wordt een wisselgewas wanneer het een antagonistische werking, tijdens de teelt of na onderwerken, op bijvoorbeeld plantenpathogene nematoden (*Tagetes*) of persistente schimmelsporen van bijvoorbeeld *Verticillium dahliae* (broccoli);
- ook extra aantrekkelijk zou een gewas zijn dat tegen een gunstige prijs vermarkt kan worden.

Het is belangrijk voor ogen te houden dat vruchtwisseling niet voor alle pathogenen een succesvolle strategie zal zijn. Deze methode is het meest geschikt voor biotrofe pathogenen die de aanwezigheid van de waardplant nodig hebben om te overleven, of voor die pathogenen met een lage saprofytische overlevingscapaciteit. Voor pathogenen met een brede waardplantenreeks en/of met efficiënte overlevingsstructuren zoals *Verticillium dahliae* of *Sclerotinia sclerotiorum* is het waarschijnlijk een veel minder succesvolle strategie, en zullen aanvullende maatregelen nodig moeten zijn om tot een ziekteverende bodem te komen (Janvier et al., 2007).

## 5.2 Grondbewerking

Het belang van een goede grondbewerking ligt vooral in het bewerkstelligen van een optimale bodemstructuur voor plantengroei. Een plant met een uitgebreid en sterk wortelstelsel is minder gevoelig voor stress, dan een plant die in de beworteling geremd wordt door storende lagen of een scherpblokkige bodemstructuur. Het effect van grondbewerking op ziekteverendheid door beïnvloeding van bodembiota is niet eenduidig. Een grotere intensiteit van grondbewerking heeft een negatief effect op veel bodembiota, waaronder schimmels, micro- en macrofauna. Dieper ploegen verandert bijvoorbeeld de verhouding tussen schimmels en bacteriën (een vermindering van het aantal schimmels), wat op zijn beurt weer doorwerkt in de hiërarchie van het voedselweb, zoals een vermindering van het aantal schimmelende nematoden. Verhogen van de intensiteit van ploegen zorgt voor vermindering van de populaties regenwormen die in diepere lagen actief zijn, de pendelaars. Minimaliseren van de grondbewerking in frequentie en diepte kan verschillende effecten hebben op de ontwikkeling van plantenziekten. Als de gewasresten op het bodemoppervlak blijven liggen of gedeeltelijk ondergewerkt worden, kan dit de microbiële biomassa en activiteit in de bodem bevorderen. In sommige gevallen kan dit de competitie tussen een antagonist en een pathogeen bevorderen, bijvoorbeeld in geval van de concurrentie tussen *Pythium ultimum* en *Pythium nunn*. Het laten liggen van gewasresten zorgt ervoor dat de antagonist *Pythium nunn* zich kan vestigen en ziekteverendheid tegen *Pythium ultimum* kan opbouwen. Minder diep ploegen kan de uitval door *Pythium* in suikerbieten bijvoorbeeld verminderen. Maar in andere gevallen zullen gewasresten er juist voor zorgen dat een pathogeen kan overleven op plantenresten, saprofytisch of als persistente overlevingsstructuren in de afwezigheid van een waardplant. Tenslotte kan diepe grondbewerking ervoor zorgen dat de pathogenen naar diepere, minder gunstige omgeving voor overleven verplaatst worden. Maar pathogenen met persistente overlevingsstructuren zoals sclerotiën hebben hier misschien juist voordeel van, omdat er dan ook minder andere micro-organismen in de buurt zijn die door predatie of uitscheiding van antibiotica de vitaliteit van de overlevingsstructuren kunnen aantasten. Bij een volgende diepe grondbewerking kunnen deze overlevingsstructuren dan opnieuw omhoog gehaald worden.

### 5.3 Organische stof management

Er is inmiddels aardig wat praktijkkennis opgedaan over het effect van organische stof op ziekteverendheid in containersystemen in onder andere boomkwekerijen. Dit zijn in feite substraatteelten zonder grond, waarbij alleen veen of compost gebruikt wordt. Hierbij zijn goede resultaten bereikt met de onderdrukking van de oömyceten *Pythium* en *Phytophthora*, die erg gevoelig zijn voor een hoog niveau van algemene ziekteverendheid. Uit deze onderzoeken blijkt dat licht gecomposteerd organisch materiaal, dat is gekoloniseerd door een diverse microflora, het meest ziekteverend werkt tegen *Pythium*. De mate van onderdrukking is afhankelijk van het materiaal.

Gecomposteerde schors van hardhoutsoorten onderdrukt wortelrot voor circa 2 jaar, gecomposteerde schors van naaldbomen 9 maanden, en veenachtig materiaal niet langer dan een paar weken tot een paar maanden. Voor *Pythium* geldt dat veel soorten organische toevoegingen een consistent ziekte-onderdrukking laten zien (Ben-Yephet and Nelson, 1999); dat de ziekteverendheid onmiddellijk na een hoge dosis organische stof ontstaat; meestal maar van korte duur is (van weken tot 1 jaar); en tenslotte dat de ziekteverendheid positief gecorreleerd is met de microbiële activiteit.

Ook voor veel andere ziekten is bekend dat compost een ziekteverende werking kan hebben. De onderdrukking varieert echter met het soort compost (Os et al., 2005), en met het type pathosysteem (de combinatie van plant en pathogeen). In een uitgebreid onderzoek hebben verschillende onderzoeksgroepen gekeken naar de ziekteverendheid van in totaal 18 zeer verschillende composten in 7 pathosystemen (Termorshuizen et al., 2006). Ook hier werden relatief grote hoeveelheden compost toegediend: 20% (vol/vol) compost in een op veen gebaseerde potgrond. Twee van de geteste pathosystemen zijn voor de biologische vruchtgroententeelt relevant: *Verticillium dahliae*-aubergine en *Fusarium oxysporum*-vlas. In totaal werden 120 bio-toetsen uitgevoerd, waarbij in 54% van de gevallen een significante ziektevering optrad, en in maar 3% van de gevallen een stimulering van de ziektedruk. Meestal werkt compost dus ziekteverend of neutraal, en maar zelden ziektestimulerend. De ziekteverendheid van de composten kon beter verklaard worden uit de eigenschappen van de mengsels van grond en compost, dan uit de samenstelling van de pure compost. Uit het onderzoek bleek dat *Fusarium oxysporum* een concurrentiegevoelige pathogeen is, en dat *Verticillium dahliae* vooral door de microbiële samenstelling van de rhizosfeer wordt beïnvloed.

De toevoeging van verse organische stof kan ook plaats vinden door het onderwerken van groenbemesters en mulch materiaal. Meestal werken deze maatregelen gedurende 5-6 maanden, en treedt de werking in na enkele weken tot een maand na onderwerken. In het algemeen wordt het effect van organisch materiaal op de algemene ziekteverendheid toegeschreven aan de activering van de inheemse microbiologische populatie en niet aan de inoculatie van micro-organismen (Stone et al., 2004). Er is nog relatief weinig onderzoek gedaan naar het stimuleren van de inheemse microflora door teeltmaatregelen, in vergelijking met onderzoek naar individuele antagonisten in de bodem.

Bij het verkrijgen van ziektevering door middel van organische stoftoevoegingen, is het belangrijk inzicht te hebben in de mate waarin de pathogene bodemschimmels saprofytisch zijn. Dat wil zeggen: of ze zich ook met (vers) dood organisch materiaal kunnen voeden, en of ze daarin sterke concurrenten zijn van andere saprofytische bodemschimmels. In het algemeen kan gesteld worden dat het planten het beste een paar weken uitgesteld kan worden na het onderwerken van vers organisch materiaal. Ten eerste omdat hierdoor de meest labiele fractie van de

organische stof al afgebroken wordt, en hierdoor het concurrentievermogen van een aantal - ook saprofitisch levende - pathogene schimmels afgezwakt wordt. Ten tweede omdat bij de afbraak van vers organisch materiaal ook metabolische afbraakproducten kunnen ontstaan die toxisch zijn voor planten. Hierdoor wordt de permeabiliteit van de wortels groter en gaat de plant wortellexudaten uitscheiden, wat het risico op een aanval door pathogenen vergroot (Stone et al., 2004).

## 5.4 Antagonisten

### Introductie van antagonisten via compost

Termorshuizen et al. (2006) hebben laten zien dat de samenstelling van grond/compost mengsels meer zegt over de ziekteverendheid dan de samenstelling van de pure compost. Hieruit blijkt al enigszins dat wat de compost met de bodem doet belangrijker is dan de initiële samenstelling van de compost. Al zitten er nog zoveel actinomyceten in de compost, als deze na menging met de grond verdwenen zijn, zal het weinig effect hebben op de ziekteverendheid. Er is de laatste jaren veel aandacht voor het 'upgraden' van compost met antagonisten (met name *Trichoderma*) en mycorrhiza schimmels. Verbetering van compost met antagonisten is mogelijk, maar alleen effectief tegen een achtergrond van algemene ziekteverendheid. De compost kan een nutriëntenbron vormen, die het overleven van de antagonist mogelijk maakt, maar de relaties zijn niet altijd eenduidig. Als *Trichoderma* bijvoorbeeld de beschikking heeft over makkelijk afbreekbaar materiaal zoals cellulose, zal deze antagonist wel saprofitisch groeien, maar niet op *Rhizoctonia* parasiteren. Hoge niveaus van vrije glucose onderdrukken de productie van antibiotica en parasitaire activiteit van *Trichoderma* (Chung et al., 1988). De keuze voor een antagonist moet dus heel zorgvuldig gebeuren. Hij moet niet alleen in staat zijn om de compost te koloniseren, maar zich ook in de bodem kunnen handhaven, en daarnaast nog een sterke parasitaire activiteit vertonen.

### Introductie van antagonisten in de bodem

Er wordt momenteel veel aandacht besteed aan de mogelijkheden van introductie van antagonisten in de bodem, maar het is nog moeilijk om hiermee commercieel interessante niveaus van ziektevering te bereiken. Volvelds toepassing van antagonisten wordt bijvoorbeeld geadviseerd bij de toepassing van *Coniothyrium minitans* als antagonist van *Sclerotinia*. Dit kan nodig zijn als strategie om alle rustsporen van de pathogene schimmel uit te schakelen. Succesvolle kolonisatie vereist dat er voldoende voedsel aanwezig is en daarnaast soms manipulatie van milieuomstandigheden zoals bodem pH om de optimale groei van antagonisten te waarborgen.

### Introductie van antagonisten tijdens de opkweek

Een perspectiefvolle optie is om antagonisten al tijdens de opkweek toe te voegen aan de planten. Hierdoor krijgt de antagonist een voorsprong op de pathogenen en kan hij het wortelmilieu van de plant koloniseren, voordat de wortels met de geïnfecteerde grond in aanraking komen. Dit is vooral nuttig als de antagonist een relatieve langzame groeier is, en de pathogeen de wortel veel sneller kan koloniseren. De methode kan ook gebruikt worden om bijvoorbeeld rhizosfeer bacteriën toe te voegen, die niet zozeer als functie hebben het bestrijden van de pathogeen, maar die antagonistisch werken door de wortellexudaten van de plant weg te vangen. Deze wortellexudaten zorgen er normaalgesproken voor dat de sporen van de pathogene schimmel gaan kiemen en vervolgens de plant infecteren.

### **Stimulering van natuurlijke populaties antagonisten**

Ondanks de grote hoeveelheid onderzoek naar antagonisten die op labschaal tegen pathogenen werken, zijn er nog maar heel weinig antagonisten daadwerkelijk als commercieel product op de markt gezet. Dit maakt het aantrekkelijker om te zoeken naar strategieën om de inheemse populatie van antagonisten in de bodem te stimuleren. Een mogelijkheid kan bijvoorbeeld zijn het telen van broccoli om de populaties lignine-afbrekende actinomyceten te stimuleren, die vervolgens door hun enzymwerking ook voor een ziekteverwerend effect op *Verticillium dahliae* zorgen (Debode et al., 2005).

## **5.5 Actieve bestrijding van bodemziekten**

Een actieve bestrijding van bodemziekten wordt in de praktijk vaak als laatste redmiddel ingezet wanneer de ziektedruk te hoog is opgelopen, dat er met andere middelen geen zicht is op herstel van de bodemgezondheid. In de biologische kasteelt zijn de vruchtwisselingen zo beperkt en is de teeltintensiteit zo hoog dat er op een gegeven moment door telers structureel op maatregelen als stomen werd teruggegrepen. De laatste tijd komen steeds meer telers hier weer op terug, omdat ook de negatieve effecten op het bodemleven zichtbaar werden en de problemen soms in heviger mate terugkomen na het stomen dan ervoor. Ondanks dat blijven er echter situaties waarin telers zoeken naar rigoureuzere maatregelen om een bodempathogeen de kop in te drukken. Met name wortelknobbelaaltjes maar recent ook agressieve en persistente schimmelziekten zoals *Verticillium dahliae* geven hier aanleiding toe. Anaërobe grondontsmetting, biofumigatie en solarisatie worden in het algemeen als afgezwakte varianten van stomen beschouwd. Voor al deze vormen van generieke bestrijding geldt dat niet alleen pathogene bodemorganismen worden getroffen maar het gehele biotische systeem in meerdere of mindere mate beïnvloedt wordt of afsterft.

### **Stomen**

De laatste jaren is er ook vanuit de gangbare landbouw, en het teruggedrongen arsenaal aan chemische middelen, steeds meer aandacht gekomen voor biologische vormen van grondontsmetting. Stomen is daarbij de meest rigoureuze methode, die behalve de pathogeen ook een groot deel van het overige bodemleven (behalve de zeer thermofiele micro-organismen) doodt. Er kleven meerdere bezwaren aan stomen; (1) Stomen gebeurt vaak onvolledig: in de diepte, en aan de randen van het plastic, bijvoorbeeld bij de poten van de kas, wordt de temperatuur minder hoog en kunnen kleine aantallen pathogenen overleven. Na afloop van het stomen hebben deze vrij spel: het overige bodemleven en vaak ook de specifiekere werkende antagonisten zijn verdwenen, en de weg is vrij om de bodem opnieuw te koloniseren. Het komt dan ook regelmatig voor dat het probleem na afloop van het stomen in verhevigde mate terugkomt; (2) Stomen heeft een negatief effect op de rest van het bodemleven. Hoewel vlak na het stomen de totale microbiële activiteit in de bodem weer snel op gang komt, zorgt het stomen vooral in de top van het voedselweb waarschijnlijk voor een veel langzamer herstel van de populaties. In bodems waar gestoomd wordt, worden in het algemeen veel minder regenwormen en een kleinere diversiteit aan soorten gevonden. Ook natuurlijk voorkomende mycorrhiza soorten zijn vaak verdwenen. Er is bijvoorbeeld ook aangetoond dat de diversiteit aan schimmels kan afnemen door het stomen (Cuijpers et al., 2005).

## **Anaërobe biologische grondontsmetting**

Anaërobe grondontsmetting werd in het verleden soms toegepast door het onder water zetten van een perceel. Een andere methode is echter het onderwerken van een grote hoeveelheid organisch materiaal, dit beregenen, en vervolgens gedurende enige tijd afdekken met bijvoorbeeld polyethyleen folie. Door de afbraak van het organisch materiaal ontstaat een anaërobe situatie in de bodem, waardoor er een verschuiving in de populaties micro-organismen in de bodem ontstaat en een aantal pathogenen afsterft. Evenals bij stomen worden ook andere bodembiota beïnvloed.

## **Biofumigatie**

Biofumigatie is een variant op de anaërobe grondontsmetting. Met name gewasresten van planten uit de Brassicaceae familie worden als biofumigatiemateriaal gebruikt, vanwege de vluchtige verbindingen die vrijkomen bij de afbraak van glucosinolaten, karakteristieke zwavel-bevattende bestanddelen in Brassica soorten. Bij de afbraak van glucosinolaten komen sulfiden, isothiocyانات, thiocyanaten en nitrilen vrij, die schimmelremmende of schimmeldodende eigenschappen hebben. De behandelingen kunnen ook op wortelknobbelaaltjes een ziekteonderdrukkende werking geven. De gewasresten worden ondergewerkt en vervolgens afgedekt met folie, om te zorgen dat de toxische stoffen langer in de bodem actief blijven. Door combinatie van biofumigatie met solarisatie wordt de effectiviteit groter. Praktisch probleem bij het toepassen van biofumigatie in de kas is dat een grote hoeveelheid gewasresten binnen zeer korte tijd verhakseld en ondergewerkt moeten worden, om te voorkomen dat de vluchtige stoffen verdwijnen voordat ze in de bodem terecht komen. Omdat het materiaal van buiten de kas naar binnen gebracht moet worden, is dat lastig uitvoerbaar. Behalve planten uit de Brassicaceae familie zijn er op potproef schaal ook experimenten uitgevoerd met gewassen uit de Lamiaceae familie die vluchtige etherische oliën bevatten, zoals kuiflavendel (*Lavandula stoechas*) en Spaanse marjolein (*Thymus mastichina*). Daarnaast zijn planten uit de Cistaceae familie gebruikt (*Cistus* roos: *Cistus albidus* en *Cistus salvifolius*). Hoewel de anaëroob gemaakte mengsels van gedroogde planten en grond *Verticillium dahliae* volledig konden onderdrukken, zijn de gebruikte doseringen erg hoog voor gebruik in de praktijk (2% w/w: circa 50 ton gedroogd materiaal/ha) (López-Escudero et al., 2006).

## **Solarisatie**

Bij solarisatie wordt de grond gedurende de zomermaanden enige tijd afgedekt onder bijvoorbeeld polyethyleen folie. Hierdoor wordt de temperatuur in de bodem verhoogd, en sterft een aantal bodempathogenen. Daarnaast kunnen bepaalde thermofiele antagonisten door de behandeling juist gestimuleerd worden, zoals de antagonist *Talaromyces flavus*, die een tijdlang als middel tegen *Verticillium dahliae* in aardbei commercieel verkrijgbaar is geweest. In de open teelten is solarisatie eigenlijk alleen effectief in streken met een warm klimaat zoals het Middellandse zeegebied. In de kasteelten kan het een effectieve manier zijn om pathogenen te bestrijden, zeker als het gecombineerd wordt met organische stoftoevoegingen of het introduceren van antagonisten. Nadeel is dat de methode alleen in de zomermaanden toepasbaar is, als de gewasproductie op zijn hoogst is. Alleen voor komkommer is het eenvoudiger in te passen in de vruchtwisseling. Er zijn ook experimenten uitgevoerd waarbij het cherrytomatengewas door de folie heen geplant werd, zodat er het hele seizoen hogere bodemtemperaturen waren. Dit had tot gevolg dat de sporen van *Verticillium dahliae* flink werden aangetast. Het is de vraag of deze methode in Nederland ook effectief toepasbaar is vanwege het langere groeiseizoen, en de grotere schaduwwerking van de planten op de bodem.



# Literatuur

Baars, E. (2005). **De bijdrage van de antroposofische eerstelijnszorg aan de vermindering van de 'Burden of disease' in Nederland. Een explorerende pilotstudy.** Louis Bolk Instituut.

Baker, R. and T.C. Paulitz. (1996). **Theoretical basis for microbial interactions leading to biological control of soilborne plant pathogens.** In: Principles and practice of managing soilborne plant pathogens. Hall, R (ed.) 1996. University of Guelph, Ontario, pp. 50-79.

Beare, M.H., D.C. Coleman, D.A. Crossley Jr, P.F. Hendrix and E.P. Odum. (1995). **A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling.** Plant and Soil 170(5), pp. 5-22.

Ben-Yephet, Y. and E.B. Nelson (1999). **Differential suppression of damping-off caused by *Pythium aphanidermatum*, *P. irregulare* and *P. myriotylum* in compost at different temperatures.** Plant disease 83, pp. 356-360.

Bruehl, G.W. (1987). **Soilborne plant pathogens. The nature and practice of biological control of plant pathogens.** APS Press, St. Paul. MacMillan Publishing Company, New York.

Bruggen, A.H.C. van and AM Semenov. (2000). **In search of biological indicators for soil health and disease suppression.** Applied Soil Ecology 15, pp. 13-24.

Bruggen, A.H.C. van, A.M. Semenov and VV. Zelenev. (2002). **Wave-like distributions of infections by an introduced and naturally occurring root pathogen along wheat roots.** Microb. Ecol. 44:30-38.

Chung, Y.R., H.A.J. Hoitink, W.A. Dick and L.J. Herr. (1988). **Effects of organic matter decomposition level and cellulose amendment on the inoculum potential of *Rhizoctonia solani* in hardwood bark media.** Phytopathology 78, pp. 836-840.

Cook, R.J. and K.F. Baker. (1983). **The nature and practice of biological control of plant pathogens.** APS Press, 539 pp.

Costanza, R. and M. Mageau. (1999). **What is a healthy ecosystem?** Aquatic Ecology 33, pp. 105-115.

Cuijpers, W.J.M., F. Smeding, J. Amsing, J. Postma and C.J. Koopmans. (2005). **Effect of organic fertilizers on generation of biodiversity after soil steaming in organic glasshouses.** In: Köpke, U., U. Niggli, D. Neuhoﬀ, P. Cornish, W. Lockeretz and H. Willer (eds.) Researching Sustainable Systems. Proceedings of the First Scientific Conference of the International Society of Organic Agriculture Research (ISO FAR), Held in Cooperation with the International Federation of Organic Agriculture Movements (IFOAM) and the National Association for Sustainable Agriculture, Australia (NASAA), 21 – 23 September 2005, Adelaide Convention Centre, Adelaide, South Australia.

Cuijpers, W.J.M. (ongepubliceerde data). **Onderzoeksresultaten Biotoets met vlas, 2007.** Louis Bolk Instituut.

Debode, J., E. Clewes, G. de Backer en M. Höfte. (2005). **Lignin is involved in the reduction of *Verticillium dahliae* var. *longisporum* inoculum in soil by crop residue incorporation.** Soil Biology and Biochemistry 37, pp. 301-309.

Hearnshaw, E.J.S., R. Cullen and K.F.D. Hughey. (2005). **Ecosystem health demystified. An ecological concept determined by economic means.** Paper presented at the 2nd National Workshop of ANU's Economics and Environment Network (EEN) 4-6 May 2005.

Holling, C.S. (1973). **Resilience and stability of ecological systems.** Annual Review of Ecological Systems, 4: 93-110.

Janvier, C., F. Villeneuve, C. Alabouvette, V. Edel-Hermann, T. Manteille and C. Steinberg. (2007). **Soil health through soil disease suppression: which strategy from descriptors to indicators?** Soil Biology and Biochemistry 39, pp. 1-23.

Karlen, D.L., M.J. Mausbach, J.W. Doran, R.G. Cline, R.F. Harris and G.E. Schuman. (1997). **Soil quality: a concept, definition and framework for evaluation.** Soil. Sci. Soc. Am. J. 61: pp. 4-10.

López-Escudero, F.J., C. Mwanza and M.A. Blanco-López. (2007). **Reduction of *Verticillium dahliae* microsclerotia viability in soil by dried plant residues.** Crop Protection 26, pp. 127-133.

Mulder C, HJ van Wijnen, HA den Hollander, AJ Schouten, M Rutgers en AM Breure. (2004). **Referenties voor bodemecosystemen: evaluatie van functies en ecologische diensten.** RIVM report 607604006/2004, Bilthoven.

Odum, E.P. (1969). **The strategy of ecosystem development.** Science, 164: 262-270.

Os, G. van, J. Wijnker en J. van der Bent. (2005). **Bodemweerbaarheid tegen schimmels in de bloembollenteelt.** Gewasbescherming 36 (5), pp. 216-218.

Postma, J., M.T. Schilder, J. Bloem and W.K. van Leeuwen-Haagsma. (2008). **Soil suppressiveness and functional diversity of the soil microflora in organic farming systems.** Soil Biology and Biochemistry 40(9), pp. 2394-2406.

Rutgers M, C Mulder, AJ Schouten, JJ Bogte, AM Breure, J Bloem, GAJM Jagers op Akkerhuis, JH Faber, N van Eekeren, FW Smeding, H Keidel, RGM de Goede en L Brussaard. (2005). **Typeringen van bodemecosystemen. Duurzaam bodemgebruik met referenties voor biologische bodemkwaliteit.** RIVM report 607604007/2005, Bilthoven.

Rutgers, M., C. Mulder en A.J. Schouten. (2007). **Typeringen van bodemecosystemen in Nederland met tien referenties voor biologische bodemkwaliteit.** RIVM rapport 607604008/2007

Scheffer, M., S.R. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke and B. Walker. (2001). **Catastrophic shifts in ecosystems.** Nature 413, 591-596.

- Schouten AJ, J Bloem, W Didden, G Jagers op Akkerhuis, H Keidel en M Rutgers. (2002). **Bodembioologische Indicator 1999. Ecologische kwaliteit van graslanden op zandgrond.** RIVM report 607604003/2002, Bilthoven.
- Stone, A.G., S.J. Scheuerell and H.M. Darby. (2004). **Suppression of soilborne diseases in field agricultural systems: organic matter management, cover cropping, and other cultural practices.** In: Soil organic matter in sustainable agriculture. Magdoff, F en RR Weil (eds.). CRC Press, pp. 398.
- Technische Commissie Bodembescherming. (2003). **Advies duurzamer bodemgebruik op ecologische grondslag.** Den Haag, pp. 94.
- Termorshuizen, A.J., E. van Rijn, D.J. van der Gaag, C. Alabouvette, Y. Chen, J. Lagerlöf, A.A. Malandrakis, E.J. Paplomatas, B. Rämert, J. Ryckeboer, C. Steinberg en S. Zmora-Nahum. (2006). **Suppressiveness of 18 composts against 7 pathosystems: variability in pathogen response.** Soil Biology and Biochemistry 38, pp. 2461-2477.
- Walker, B.H., J.L. Langridge and F. McFarlane. (1997). **Resilience of an Australian savannah grassland to selective and non-selective perturbations.** Australian Journal of Ecology, 22: 125-135.
- Whipps, J.M. (2001). **Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere.** Journal of Experimental Botany 52, pp. 487-511.
- Workneh, F. and A.H.C. van Bruggen.(1994). **Microbial density, composition, and diversity in organically and conventionally managed rhizosphere soil in relation to suppression of corky root of tomatoes.** Applied Soil Ecology 1, pp. 219-230.