

Resistentie tegen *Meloidogyne*; van mechanismen tot management

Frans Zoon, Leo Poleij (PRI) en Gerard Korthals (PPO-AGV)

Omdat *Meloidogyne*-soorten in tegenstelling tot veel cystenaaltjes meestal polyfage planteneters zijn, is resistentie niet alleen in gevoelige hoofdgewassen wenselijk, maar ook in voorvruchten in de rotatie. Groenbemesters die vrijwel resistent zijn tegen *M. chitwoodi* en *M. fallax* zijn ontwikkeld. Het inzetten van verschillende resistenties in opvolgende gewassen is bevorderlijk voor de duurzaamheid van resistenties tegen *Meloidogyne*.

In de nematologie is gewasresistentie gedefinieerd als het belemmeren van vermeerdering, met als gevolg een lagere verhouding tussen eindpopulatie en beginpopulatie (Pf/Pi). Voor bepaling van de relatieve vatbaarheid, ofwel partiële resistentie, wordt dit vergeleken met een vatbare referentie. Bij volledige resistentie is de Pf/Pi < 1. Partieel resistente gewassen kunnen enige vermeerdering geven. Ondanks deze mooie definities wordt bij het beoordelen van resistentie tegen *Meloidogyne* maar zelden de ratio Pf/Pi bepaald. Bij massa-screening wordt om praktische redenen vaak volstaan met het scoren van een wortelknobbel-index (Hussey & Janssen, 2002) of telling van eiproppen. Het laatste is een goede afspiegeling van succesvolle ontwikkeling van juveniel tot reproducerend wijfje en is doorgaans redelijk gecorreleerd met de eiproductie. De vorming van knobbels is echter een neveneffect van infectie zonder noodzakelijk verband met reproductie. Bij boon is aangetoond dat knobbelvorming en reproductie genetisch onafhankelijk gereguleerd zijn

(Roberts & Matthews, 2004). Alleen bij sterk galvormende interacties waarbij resistentie in een zeer vroeg stadium ingrijpt (bijvoorbeeld het Mi-1 gen tegen *M. incognita* in tomaat, zie onder), is een verband tussen knobbelvorming en reproductie te verwachten.

Resistentiemechanismen kunnen ingrijpen in verschillende fasen van de infectiecyclus van *Meloidogyne* spp. (zie artikel over de levenscyclus in dit nummer). Repellentie of verminderde aantrekking kan leiden tot minder wortelpenetratie door de juvenielen. Een voorbeeld hiervan is de uitscheiding van bitterstoffen door sommige Cucurbitaceae. Penetratie en migratie door de wortel kunnen worden belemmerd door een overgevoeligheidsreactie (HR) van de plant, waardoor aaltjes worden gevangen in necrotisch weefsel, of door het niet functioneren van de celwandsplitsende trukendoos van de aaltjes (zie Smant *et al.* in dit nummer). Ook kan het wortelweefsel min of meer toxisch zijn voor de aaltjes.

De vorming en het functioneren van de voedingscellen kan worden verstoord door verschillende oorzaken, zoals verkeerde locatie van voedingscel-inductie of een late overgevoeligheidsreactie. Dit kan vroeg of laat in de cyclus optreden. Daardoor kunnen *Meloidogyne* juvenielen zich minder goed ontwikkelen tot wijfjes, of kunnen wijfjes minder eieren produceren. Als de voedingscellen al in een vroeg stadium niet goed functioneren kan een vrouwelijk juveniel zich tot

–vaak nutteloos– mannetje gaan ontwikkelen.

Het Mi resistentiegen in tomaat

Vanuit een wilde tomaat (*Lycopersicon peruvianum*) is het zogenaamde Mi-gen geïntroduceerd in de meeste gecultiveerde tomatenvariëteiten. Omdat later nog andere resistentiegen en homologen in tomaat zijn gevonden spreken we meer exact over Mi-1.2. als het eerste onderzochte gen. Dit gen geeft resistentie tegen de warmteminnende soorten *M. incognita*, *M. javanica* en *M. arenaria* en blijkt ook bladluizen en witte vlieg te onderdrukken. Het gen is verantwoordelijk voor een vroege overgevoeligheidsreactie, waarbij algemeen voorkomende afweermechanismen met o.a. salicylzuur en reactieve zuurstofverbindingen een rol spelen (Williamson & Hwang, 2004).

Het opmerkelijke is dat dit resistentiegen al zo'n vijftig jaar meegaat, terwijl er in veel populaties van *M. incognita* en vergelijkbare soorten, die zich via mitotische parthenogenese vermeerderen, toch 'doorbrekende' genotypen voorkomen (Roberts *et al.*, 1990). Vermoedelijk leiden toevallige mutaties in deze genetisch vrij stabiele soorten in een fractie van de gevallen tot avirulentie, maar kan deze niet dominant worden in de populatie. Waar zou de duurzaamheid van deze resistentie aan te danken zijn? Er zijn aanwijzingen dat doorbrekende aaltjesgenoty-

Aaltjes isolaat	ITALIAANS RAAIGRAS-lijnen						Gem.
	B74	B100	B97	B111	B105	B103	
C1	49	7	111	65	2	2	39.3
C3	75	71	3	10	2	1	26.9
C2	8	15	54	34	17	0	21.2
C4	34	57	0	0	0	0	15.1
C7	42	14	1	0	1	0	9.6
C8	37	16	2	0	0	0	9.1
C6	29	2	13	6	3	0	8.8
C9	25	23	1	0	0	0	8.1
C10	19	15	1	2	0	0	6.3
Gem.	35.2	24.3	20.6	12.9	2.8	0.4	16.1

Figuur 1. Verschil in resistentieniveau tussen klonen uit een cultivar van Italiaans raaigras (% eiproptoegevoegde J2, t.o.v. tomaat) getest tegen een serie *M.chitwoodi* (C) en *M.fallax* (F) isolaten.

pen minder nakomelingen produceren en dus minder 'fit' zijn (Molinari & Caradonna, 2003) waardoor geen hoge dichtheden van virulente genotypen ontstaan. Het niet-virulente 'wildtype' is dan op elke niet-Mi-resistente plant in de rotatie in het voordeel en kan daardoor weer de overhand krijgen, terwijl de virulente mutant in lage frequentie aanwezig blijft.

Resistentie tegen *M.chitwoodi* en *M.fallax*

Er wordt veel moeite gedaan om resistenties tegen deze soorten vanuit wilde *Solanum*-soorten in de cultuuraardappel te krijgen. Daarnaast is in het EU-DREAM project ook gewerkt aan resistentie in groenbemesters. Zijn bij aardappel tot nu toe vooral enkelvoudige dominante genen in het spel (R. Janssen, in dit nummer), bij bladrammenas (*Raphanus sativus*) en Italiaans raaigras (*Lolium multiflorum*) gaat het om een groter aantal genen en vanwege het uitkruisend karakter van deze gewassen om meer variatie binnen een variëteit. Binnen genoemde groenbemes-

ters werd een relatieve vatbaarheid tot slechts 1-4 % van vatbare tomaat gevonden. Tussen ongeseelteerde klonen uit dezelfde populatie van Italiaans raaigras werd een factor 100 in vatbaarheid waargenomen (fig 1). Overigens was de resistentie tegen *M. chitwoodi* bij Italiaans raaigras niet sterk gecorreleerd aan resistentie tegen *M. fallax*. Bij zes primair geselecteerde bladrammenaslijnen werd in alle interacties met *M. chitwoodi* isolaten een fractie van 25-100% van de acht herhalingen gevonden die geen reproductie van de aaltjes te zien gaf (fig. 2). Dit alles geeft aan dat resistentie tegen *M. chit-*

woodi en *M. fallax* goed selecteerbaar is in beide groenbemestingsgewassen, maar dat door het polygene karakter ervan en het noodzakelijkerwijs kruisen tussen resistente selecties uit verschillende lijnen slechts stapsgewijs verbetering geboekt kan worden. De eerste meer resistente rassen van bladrammenas uit het DREAM-onderzoek komen inmiddels op de markt.

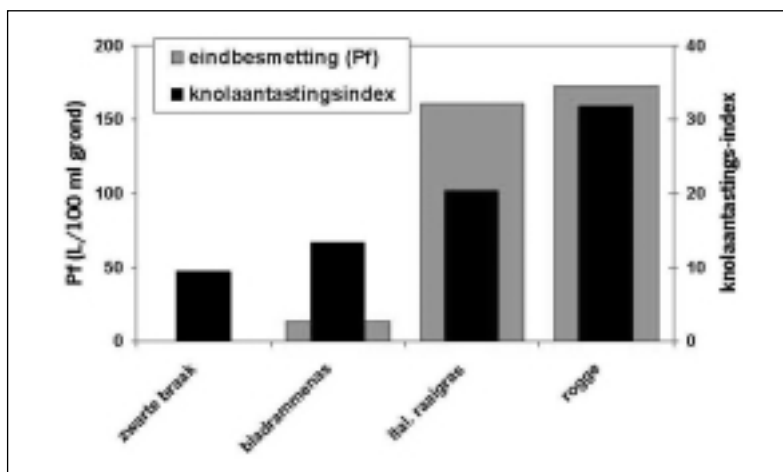
Evaluatie van resistentie in het veld

Voorgeselcteerde lijnen van bladrammenas en enkele ongeseelteerde variëteiten van Italiaans raaigras werden net als selecties van wilde *Solanum*-soorten en enkele referenties op besmette percelen geteeld. Hierbij werd bij een vrij hoge Pi na een heel groeiseizoen de maximale dichtheid per gewas bepaald. De populaties na afloop gaven een duidelijk beeld van het effect van de teelt van relatief resistente gewassen op de nagelaten aaltjespopulatie (fig. 3) en schade in een vatbaar volgengewas aardappel. Om populatieafname te bewerkstelligen is een zeer lage relatieve vatbaarheid in een gewas nodig.

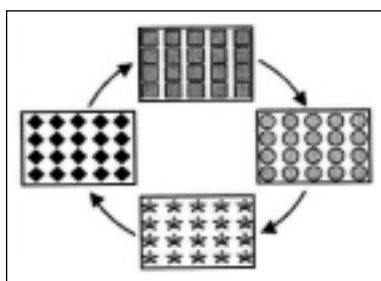
isolaat	Bladrammenas populaties						Tom.	Gem.
	F	D	C	A	B	E	MM	excl tom
Ck	50.0	37.5	82.5	50.0	50.0	25.0	100.0	45.8
Cba	25.0	50.0	37.5	50.0	25.0	37.5	100.0	37.5
Fb	57.1	50.0	25.0	50.0	25.0	12.5	100.0	36.6
Cch	12.5	37.5	25.0	37.5	50.0	12.5	100.0	29.2
Cbn	25.0	25.0	50.0	25.0	28.6	0.0	100.0	25.6
Ccj	37.5	25.0	37.5	37.5	14.3	0.0	100.0	25.3
Fh	75.0	14.3	25.0	25.0	0.0	12.5	100.0	25.3
Cz	25.0	25.0	25.0	12.5	0.0	12.5	100.0	16.7
Cbd	25.0	50.0	25.0	0.0	0.0	28.6	100.0	21.4
Gem.	36.9	34.9	34.7	31.9	21.4	15.7	100.0	29.3

Figuur 2. Incidentie van aantasting door *M. chitwoodi* bij voorgeselcteerde bladrammenaslijnen (% aangetaste planten van acht herhalingen).

ARTIKEL



Figuur 3. Eindbesmetting van *M. chitwoodi* na de teelt van groenbemesters en het nivo van knolsymptomen in het volggewas aardappel cv Asterix.



Figuur 4. Duurzame rotatie van resistentiegenen.

Een relatieve vatbaarheid t.o.v. tomaten lager dan 4% lijkt voldoende om de populatie in het veld onder de duim te houden. Dit niveau wordt met de huidig beschikbare rassen nog maar nauwelijks gehaald. Toch hadden de relatief resistente groenbemester-voorvruchten een duidelijk gunstig effect bij het voorkomen van de belangrijke kwaliteitsschade in aardappelknollen. Gebruik van de beschikbare meest resistente groenbemesters voorkomt schade al voor het grootste deel en kan schade vrijwel geheel voorkomen als een minder vatbare, of vroeger geoogste aardappel als volggewas wordt geteeld.

Duurzaam resistentie-management

Resistentie tegen *M. chitwoodi* en *M. fallax* is gevonden in gewassen of geniteurs uit verschillende botanische families. Daarnaast zijn er aanwijzingen dat sommige van deze resistenties berusten op verschillende mechanismen en bovendien dat ze in de groenbemesters doorgaans polygeen zijn. Populaties uit de collectie van Plant Research International die het goed doen op resistente (wilde) aardappels zijn andere dan die zich kunnen vermeerderen op bladrammenas (*Raphanus sativus*) of Italiaans raaigras (*Lolium multiflorum*). Elk gewas heeft blijkbaar verschillende resistentiegenen; bij aardappel en paprika meestal herkenbare dominante genen, bij bladrammenas en raaigras sets van gestapelde genen.

Dit biedt gunstige perspectieven met betrekking tot de duurzaamheid van de verschillende resistentie-

ties tegen genoemde quarantaine-aaltjes in de bij ons meest gangbare landbouwsystemen, namelijk die met gewasrotatie. Combinatie van beide typen resistentiegenen in een gewasrotatie zorgt ervoor dat selectie van virulente aaltjestypten wordt beperkt of tenietgedaan. *M. chitwoodi* heeft ondanks een meiotische parthenogenese veel genetische variatie binnen populaties. Mogelijke selectie van virulente genotypen voor bijvoorbeeld aardappel wordt in een volgend gewas grotendeels tenietgedaan, omdat daar geen, of andere resistentiegenen werkzaam zijn (fig. 4). Gewasrotatie lijkt voor de variabele *M. chitwoodi* daarom van nog meer belang dan voor de genetisch stabielere *M. incognita*. Met het slim inzetten van een relatief resistente groenbemester tegen *M. chitwoodi* en *M. fallax* kan nu al de teelt van consumptieaardappel worden veiliggesteld, maar veel keuzevrijheid is er nog niet. Het is gewenst om meerdere resistente gewassen voor een bouwplan beschikbaar te hebben. Zover is het nog niet, maar door inspanning van onderzoek en veredelaars is dat wel de verwachting voor de toekomst. Het laag houden van populatiedichtheden van genoemde quarantaine-aaltjes is niet alleen gunstig voor de rentabiliteit van teelten op besmette percelen, maar vermindert ook nog eens de mate van verspreiding naar schone percelen.

Dit artikel is mede gebaseerd op resultaten verkregen in LNV-DWK programma's 303 en 397 en EU-QLRT-1999-01462 project DREAM (www.eu-dream-nl)

Literatuurlijst op www.knpv.org