

Organiese materiaal en aalwurmbeheer*

Juan Heyns

Departement Dierkunde, R.A.U., Posbus 534, Johannesburg 2000

UITTREKSEL

Die delikate natuurlike balans in die grond, waar plantparasitiese nematodes deur hulle natuurlike vyande in bedwang gehou word, word versteur deur die twintigste-eeuse boerderymetode van die intensiewe monokultuur van gewasse. Gevolglik word toenemend probleme met plantparasitiese nematodes ondervind. Dit is lank reeds bekend dat die toediening van organiese materiaal verhoogde oesopbrengste tot gevolg het, nie alleen vanweë plantvoedingstowwe en verbeterde grondstruktuur en waterhouvermoë nie, maar ook danksy 'n mate van aalwurmbeheer wat volg op 'n algemene stimulerings van mikroörganismes in die grond, insluitende die natuurlike vyande van nematodes. Dit is egter nou bekend dat dit nie die enigste wyse is waarop plantparasitiese nematodes deur organiese materiaal beïnvloed word nie, maar dat daar ook 'n direkte uitwerking is op aalwurms deurdat daar toksiese stowwe ontstaan tydens die afbraak van organiese materiaal, sowel as stowwe wat skynbaar 'n mate van weerstandbiedendheid teen nematodes by plante kan veroorsaak. In hierdie artikel word 'n oorsig gegee van vroeë pogings om die biologiese beheer van nematodes te bewerkstellig deur die toediening van nematofage swamme en/of organiese materiaal; die natuurlike vyande van nematodes, veral nematofage swamme en die wyse waarop hierdie swamme deur organiese materiaal beïnvloed word; proewe wat in Natal uitgevoer is oor die effek van suikerrietfilterkoek, melasse en hoendermis op plantparasitiese aalwurms; en die verskillende maniere waarop organiese materiaal aalwurms kan beïnvloed.

ABSTRACT

Organic matter and nematode control

Twentieth-century farming methods of intensive cultivation and monoculture tend to upset the delicate balance of nature whereby plant-parasitic nematodes are kept at relatively low population levels. Consequently, diverse kinds of harmful nematodes are becoming increasingly numerous. The beneficial effects of the application of various kinds of organic matter have long been known, and this was suspected to be not only the result of plant nutrients and improved soil structure and water-holding capacity, but also of a greater or lesser degree of nematode control following the stimulation of the natural enemies of nematodes. It is now known that this is not the only mechanism whereby organic matter influences plant-parasitic nematodes, but that it also has a direct effect on nematodes through various toxic substances produced during decomposition, as well as through physiological changes in the plant, resulting in a degree of resistance to nematode attack. This paper reviews early attempts at biological control of nematodes through addition of nematophagous fungi and/or organic matter; natural enemies of nematodes with the emphasis on predaceous fungi and the way in which these are affected by organic matter; experiments conducted in Natal on the effect of sugarcane filter cake, molasses and poultry manure on plant-parasitic nematodes; and the various ways in which organic matter affects nematodes.

INLEIDING

Daar word algemeen aanvaar dat daar in die onversteurde natuur 'n delikate balans heers tussen 'n groot verskeidenheid organismes wat interafhanklik van mekaar en in ewewig met die abiotiese omgewing leef. Hierdie balans heers ook binne die grond, tussen plantwortels, groter diersoorte soos molle, kleiner diersoorte soos erdwurms en insekte, en die grondmikrofauna en -flora.

Een komponent van hierdie mikrofauna is die nematodes, wat in getalle van 10 tot $10^5/\text{m}^2$ in landbougrond voorkom, hoofsaaklik in die boonste 30 tot 35 cm. Dit sluit verskillende trofiese groepe in, bv. dié wat hoofsaaklik van bakterieë, swamme, alge, ens. leef, en dié wat as predatore van ander klein organismes leef, bv. van protosoë, oligochete

en veral ook ander nematodes. Belangriker vir die landbou is die sg. plantparasitiese nematodes, wat op die wortels van plante voed. Van hulle is daar reeds meer as 'n duisend spesies bekend, wat jaarliks miljoene rand se skade aanrig.

Dit is 'n bekende feit dat waar nuwe lande vir die eerste keer onder bewerking kom, parasitiese nematodes normaalweg, net soos ander plae en peste, aanvanklik nie ernstige probleme veroorsaak nie. Probleme ontstaan meestal geleidelik, met die herhaaldelike intensiewe verbouing van gewasse onder monokultuur, en die gepaardgaande opbou van plaagpopulasies. Daar word algemeen aanvaar dat hierdie opbou ten minste gedeeltelik die gevolg is van 'n versteuring van die ewewig, en 'n vermindering van die getalle natuurlike vyande.

Hierdie verandering wat intree in die populasiesamestelling en opbou van plantparasitiese nematodes, is plaaslik in Suid-Afrika ook gedemonstreer deur die werk van Furstenburg.¹⁵ Hy het oor 'n

*Referaat gelewer tydens 'n opleidingskursus van Groeikrag Organiese Misstowwe (Edms.) Bpk., Nov. 1981.

tydperk van 3 jaar 'n studie gemaak van die uitwerking wat grondbewerking en die verbouing van mielies en kafferbone het op die inheemse nematodes in 'n onversteurde rooi leemgrond. Terwyl *Rotylenchulus parvus* in onbeduidende getalle op die kontrolepersele (onbewerk) voorgekom het, het dit na 3 jaar meer as dertigvoudig toegeneem op die mieliepersele, en tussen 75 en 99 % van alle plantparasiete op hierdie persele uitgemaak.

Dit is algemeen bekend dat Suid-Afrikaanse grond relatief arm is aan organiese materiaal, en dat die materiaal wat wel in onversteurde grond voorkom, spoedig onder bewerking afbreek. Daar bestaan min twyfel dat hierdie uitputting van die organiese materiaal 'n belangrike rol speel by die versteuring van die ewewig, die vermindering van die getalle mikroörganismes en natuurlike vyande, en die opbou van skadelike nematodes. Die volgende aanhaling uit Duddington¹³ is waarskynlik ook van toepassing op Suid-Afrika:

„Since Neolithic man first began to clear the forests and till the land, we have grown cereals in Britain for some thousands of years, but it is only in the last forty or so that the eelworm has come to plague us. Intensive cultivation, leading to monoculture of certain crops, has also led to a vast increase in the use of artificial fertilizers as the supply of farmyard dung has become more and more inadequate for our need. How far the replacement of the dung cart by the fertilizer bag has affected the eelworm position we do not know, but most good farmers would be willing to hazard a guess. It has been suggested that the rise of eelworm in Britain has followed the increase in fertilizer sales.”

Dit is lank reeds bekend dat die verbeterde oeste wat verkry word na die toediening van organiese materiaal, in watter vorm ookal, deels toegeskryf kan word aan 'n mate van beheer van plantparasitiese nematodes. Daar is tereg vermoed dat die natuurlike vyande van nematodes hierby 'n rol speel: “the sudden increase in organic matter greatly increases the total population of nematodes (plant-parasitic and free-living) in the soil and also greatly increases, in turn, the numbers of nematode predators such as nematode-trapping fungi, predacious nematodes and predacious mites. These collectively then decrease the number of nematodes during the early weeks of decomposition”⁴⁸.

VROË POGINGS TOT BIOLOGIESE BEHEER

Die eerste persoon wat, sover bekend, navorsing oor hierdie aspek gedoen het, was Linford,¹⁹ wat in Hawaii met pynappels gedurende die dertiger- en veertigerjare gewerk het. Hy het o.a. 'n opname gemaak van die natuurlike vyande van knopwortelaalwurm (*Meloidogyne*-spesies), en 52 verskillende organismes gevind, nl. 24 soorte predatoriese nematodes, 17 soorte nematofage swamme, 6 soorte predatoriese myte, 3 soorte predatoriese tardigrade, een protosoön en een swam wat parasities leef op nematode-eiers.²⁰ Linford^{21 22} en sy medewerkers was

dan ook die eerste om te eksperimenteer met die gebruik van nematofage swamme vir die biologiese beheer van nematodes. In 'n klassieke eksperiment om die effek van nematofage swamme op knopwortelaalwurms op pynappels te toets, is 5 verskillende swamme aan aalwurmbesmette pynappels in 1 gallon glasbottels toegedien. Die resultate was teleurstellend, omdat slegs *Dactylella ellipsospora* 'n noemenswaardige effek op die aalwurmgetalle gehad het.

Linford se mislukking met die toediening van nematofage swamme is deur Duddington¹³ as volg verklaar: “The added fungi would quickly find their level among the predacious and other fungi already present in the soil, becoming a part of the general equilibrium, so that the effect on the eelworm population would be too transient to be of practical value” en “the soil complex would act as a sort of biological buffer”. Daar is dus iets meer nodig wat die fungi kan stimuleer en in stand hou in getalle hoër as wat in natuurlike grond in 'n normale balans voorkom. Skynbaar is organiese materiaal hiervoor doeltreffend.

Die benadering is toe verander en daar is gepoog om die swamme wat reeds in die grond teenwoordig is, te stimuleer deur die toevoeging van organiese materiaal. Daarvoor is opgekapte pynappelplante en opgekapte gras gebruik. Die effek was dramaties, veral met die pynappelmateriaal. Die mikrobivore (sg. saprofage) nematodes het binne 14 dae tot 65 keer hul aanvanklike getal vermeerder, maar binne 21 dae weer drasties verminder. Nematofage swamme het aansienlik vermeerder, en larwes van knopwortelaalwurms het aansienlik verminder.

Sedert Linford se tyd het heelwat meer bekend geword omtrent die direkte en indirekte effek van organiese materiaal op nematodes en hulle natuurlike vyande, en hoewel alle aspekte van die ingewikkelde wisselwerking wat hierby betrokke is, nog nie opgeklaar is nie, kan in elk geval gekonstateer word dat die saak hoegeneemd nie so eenvoudig is as wat aanvanklik vermoed is nie.

NATUURLIKE VYANDE VAN NEMATODES

Verskeie oorsigartikels het reeds hieroor verskyn (Esser en Sober;¹⁴ Sayre;⁴⁰ Webster;⁴⁸ Mankau;^{26 27} Tribe⁴⁵) en daar word nie beoog om in hierdie artikel breedvoerig daarop in te gaan nie, maar slegs om 'n kort samevatting te gee.

1. Eerstens is daar 'n groep organismes wat as patogene of parasiete op nematodes beskou kan word. Hieronder ressorteer virusse, ricketsiaagtige organismes en bakterieë. Slegs een geval van 'n virussiekte by nematodes is opgeteken, nl. 'n virus wat in *Meloidogyne incognita*-kulture gevind is.²⁴

Volgens Mankau²⁷ is daar onlangs twee gevalle aangeteken van ricketsiaagtige organismes in sistaalwurms (*Heterodera*-spesies). Die bekendste inwendige parasiet op nematodes is die organisme wat deur Thorne⁴⁴ beskryf is as *Duboscquia penetrans*, wat sedertdien dwarsoor die wêreld in verskillende nematodes aangetref is. Die presiese aard van die organis-

me, wat deur Thorne⁴⁴ as 'n protosoön beskou was, is nog steeds nie bekend nie, maar Manau²⁶ en sy medewerkers beskou dit as 'n bakterie en noem dit *Bacillus penetrans*.

Hoewel die bogenoemde organismes moontlik gebruik kan word by die biologiese beheer van nematodes, veral as hulle kunsmatig geteel en vrygelaat kan word, is daar tans geen aanduiding dat enigeen van hulle noemenswaardig beïnvloed word deur die toevoeging van organiese materiaal nie, en speel hulle dus waarskynlik nie in hierdie opsig 'n rol nie.

2. Verskillende organismes in die grond leef predatories op nematodes. Die belangrikste hiervan is die volgende:

a. Nematodes, veral van die orde Mononchida, verskeie Dorylaimida (veral Discolaiminae, Actinolaimoidea en Dorylaimidae), Enoplida, Rhabditida en enkele Tylenchida.

Die Mononchida verwond hulle prooi met tande in die groot gesklerotiseerde stoma, en suig dan die liggaamsinhoud uit. As die prooi klein genoeg is, kan dit ingesluk word. Thorne⁴³ het reeds in 1927 die rol ondersoek wat Mononchida (o.a. *Mononchus papillatus*) speel by die beheer van die suikerbeetsistaalwurm (*Heterodera schachtii*). Nadat hy die getalle in suikerbeetlande vir twee jaar gemonitor het, het hy tot die gevolgtrekking gekom dat hulle van twyfelagtige waarde by biologiese beheer is, as gevolg van wisselende getalle en swak weerstand teen droogte. Onlangs is buitendien gevind dat *Prionchulus pacatus* nie baie effektief is om prooi op te spoor nie, en feitlik staatmaak op toevallige ontmoeting met die prooi.³³

Predatoriese Dorylaimida deurboor hulle prooi met hulle stekels en suig dan die liggaamsinhoud uit. Op dieselfde wyse leef hulle ook van nematode-eiers. Boosalis & Mankau⁴ het proewe uitgevoer met 'n predatoriese *Thornia*-spesie wat in sitrusboorde in Kalifornië voorkom, en het sitrussaailinge besmet met *Thornia* alleen, met *Tylenchulus semipenetrans* alleen, asook met 'n kombinasie van die twee nematodes. Hoewel *T. semipenetrans* se getalle na 29 maande nie noemenswaardig afgeneem het nie, het *Thornia* sewevoedig toegeneem. Die outeurs se mening was dat *Thornia* in kombinasie met ander natuurlike vyande tog 'n beduidende beheer op *T. semipenetrans* kan uitoefen.

Seinura christiei, 'n voorbeeld van 'n predatoriese Tylenchida, dood nematodes veel groter as hulle self deur hulle te verlam met behulp van sekresies van die dorsale esophageale klier.⁴⁸

Webster⁴⁸ sê dat ten spyte van suksesse wat in die laboratorium met predatoriese nematodes behaal is, hulle waarskynlik nie in groot genoeg getalle in landerye voorkom gedurende die aanvanklike kritieke stadium van plantegroei, terwyl plantparasiete opbou, om van veel nut te wees by biologiese beheer nie. Aangesien die predatoriese nematodes nie selektiewe voeders is nie, maar op verskillende ander organismes soos protosoë, oligochete, rotifere, ens., teer, en dikwels selfs van plantaardige voedsel gebruik maak, is dit te begrype dat hulle getalle sal

toeneem wanneer die grondfauna in sy geheel gestimuleer word deur die toevoeging van organiese materiaal. Hierdie groter getalle predatore kan dan 'n wesenlike beheer uitoefen op plantparasitiese nematodes wat ook deel van hulle voedsel uitmaak.

b. Predatoriese myte

Dit is bekend dat die myt *Pergamasus* op siste van *Heterodera* leef.⁴⁸ Volgens Webster⁴⁸ het Rockett en Woodring vasgestel dat 'n *Pergalumna*-spesie groot getalle nematodes verorber. Hierdie myt kan in die afwesigheid van nematodes op swamme oorleef, en kan dus 'n nuttige agens by biologiese beheer wees.

c. Ander predatore

Verskillende ander grondorganismes leef predatories op nematodes, bv. Collembola,³² tardigrade,¹² Enchytraeidae⁴⁸ die honderdpoot *Lithobius duboscqui*,⁴⁸ *Turbellaria*⁴² en larwes van verskillende insekte.

Al hierdie organismes, wat na verwagting almal deur die toevoeging van organiese materiaal en 'n daaropvolgende algemene toename van mikro- en ander grondfauna gestimuleer sal word, kan gesamentlik 'n aansienlike beheer uitoefen op plantparasitiese nematodes.

3. Nematofage swamme

Volgens Barron³ is daar reeds in 1888 deur Zopf waargeneem dat die swam *Arthrobotrys oligospora* nematodes in 'n netwerk hifes kan verstriek en dat die swamdrade dan die nematode binnedring en die liggaamsinhoud verteer. Min aandag is egter aan hierdie predatoriese swamme gegee totdat Drechsler in die dertigerjare 'n studie van die nematofage swamme onderneem het, en Linford ongeveer in dieselfde tyd pogings aangewend het om hierdie swamme vir biologiese beheer van nematodes aan te wend.^{3 13 26} Eers daarna is hierdie swamme en hulle moontlike rol by biologiese beheer intensief bestudeer, aanvanklik veral deur Deschiens en sy medewerkers in Frankryk, maar algaande ook in ander sentra.

Twee boeke het reeds oor die nematofage swamme verskyn (Duddington¹³ en Barron³) en meer resente bevindings is vervat in verskeie oorsigsartikels (Sayre,⁴⁰ Webster,⁴⁸ Mankau^{26 27} en Tribe.⁴⁵)

Die meeste nematofage swamme behoort tot die familie Moniliaceae van die subklas Hyphomycetidae van die onderafdeling Deuteromycotina (= Fungi Imperfecti) maar sommige resorteer onder die orde Zoopagales van die onderafdeling Zygomycotina (= Phycomycetes), met enkele soorte in ander groepe.

Twee hoofipes kan onderskei word, nl. die predatoriese swamme wat strikke stel om nematodes te vang, en die sg. endosoïese parasiete wat die nematodes uit konidiospore binnedring. Daar is reeds heelwat meer as 100 spesies bekend.

Predatoriese- en endosoïese swamme is kosmopolities in hul verspreiding, en kom onder natuurlike toestand in alle soorte grond voor. Dieselfde spesies is reeds in die VSA, Kanada, Wes-Europa, Rusland,

Indië, Taiwan, Australië en Nieu-Seeland gevind. +) Daar is ook vasgestel dat dieselfde spesies in gemagtigde asook in subtropiese gebiede voorkom.³

a. Predatoriese swamme

Verskillende tipes strikke kan onderskei word, wat wissel van heel eenvoudig tot baie ingewikkeld.

- i. Kort klewerige hifes, dikwels selgs enkele selle lank, word as sytakke van die miselium gevorm. Nematodes raak hierin verstrengel, en penetrasie vind plaas, bv. *Stylopaga hadra*.
- ii. Klewerige netwerke van hifes wat met mekaar of ander hifes kan anastomeer om lisse te vorm waarin nematodes verstrengel raak, bv. *Arthrobotrys oligospora*.
- iii. Geteelde, klewerige, sferiese knoppe op een- of tweesellige sytakke van die miselium, waaraan nematodes bly kleef, bv. *Dactylaria*- of *Nematoconus*-spp.
- iv. Nie-vernouende driesellige ringe waarin nematodes wat toevallig deur die ring beweeg, verstriek raak, bv. *Arthrobotrys conoides*.
- v. Vernoude driesellige ringe. Dit kan beskou word as die ingewikkeldste metode, want hoewel hierdie ringe nie klewerig is nie, het hulle die vermoë om die nematode wat toevallig daardeur beweeg, vas te knyp omdat die selle blitsnel kan uitswel en so die opening kan vernou. Hierdie selle vergroot binne 0,1 sekonde tot drie maal hulle normale volume.³¹ Hierdie reaksie kan ook ontlok word deur die binnewand van die ring met bv. 'n glasstafie aan te raak.⁴⁰ Daar is nog onsekerheid oor die meganisme wat hierby betrokke is. Voorbeeld is *Arthrobotrys dactyloides* en *Monacrosporium elegans*.

b. Endosoïese swamme

Twee tipes kan hier onderskei word, nl. dié waarvan die spore aan die prooi se kutikula kleef en waarby penetrasie dan direk deur die liggaamswand plaasvind, en dié waarvan die spore deur die nematode geïngesteer moet word, wat dan in die stoma of esofagus bly steek vanwaar penetrasie plaasvind. Laasgenoemde groep speel natuurlik geen rol by die biologiese beheer van die plantparasiete nie, aangesien parasitiese nematodes nie swamspore deur hulle stekels kan inneem nie, sodat hulle nie aan hierdie soort parasiete blootgestel is nie.

Beweeglike sowel as onbeweeglike konidiospore kom voor, en kan hulle op verskillende maniere aan die prooi se kutikula vasheg. Van die laer swamme, bv. *Catenaria anguillulae*, stel beweeglike soöspore vry wat 'n positiewe tropisme vir nematodes vertoon. *Haptoglossa heterospora* het weer sferiese onbeweeglike spore wat ontkiem om 'n ander spoorvorm met 'n tongvormige lob te vorm, wat tydens meganiese stimulasie uitskiet en deur die kutikula van die nematode dring.²⁷

Spore van endosoïese swamme is besonder klein, en dra dus min reserwevoed. Teoreties is daar slegs

genoeg energie nodig om die kutikula van die gasheer te penetreer om by 'n goeie voedselbron te kom.³

c. Toksiene en antibiotika

Sommige predatoriese swamme produseer 'n toksien wat die nematode dood voordat die swam die kutikula penetreer.³⁵ *Arthrobotrys dactyloides* skei ammoniak af wat die nematodeprooi in die strik onmiddellik dood.²

Barron³ beweer dat die meeste nematofage swamme antibiotika produseer wat sekondêre infeksie van die nematode deur mikroörganismes inhibeer.

d. Aanlokmiddels

Daar is vasgestel dat die predatoriese swam *Arthrobotrys dactyloides* die vermoë het om nematodes aan te lok.² Daar is ook vasgestel dat die nematofage swamme *Arthrobotrys superba*, *Dactylaria candida* en *Monacrosporium ellipsosporum* stowwe afskei wat nematodes aanlok.¹⁷ Daar is bevind dat die meer aktief nematofage swamme 'n sterker aantrekkingskrag het vir nematodes as swamme met 'n groter saprofitiese vermoë. Dit geld vir sowel plantparasitiese as mikrobivore nematodes wat getoets is.¹⁷

e. Fungistases

Volgens Barron³ het Dobbs en Hinson vasgestel dat die ontkieming van swamspore in grond geïnhibeer word deur 'n mikostase. Mankau²⁵ het die fungistase in Kaliforniese grond bestudeer, en gevind daar is 'n wateroplosbare stof wat ontkieming van spore van *Arthrobotrys dactyloides*, *Arthrobotrys arthrobotryoides* en *Dactylella ellipsospora* inhibeer. Dit is interessant dat die effek van die fungistase tydelik opgehef word deur die toevoeging van plant-aardige organiese materiaal, maar nie deur diereëmis nie. Volgens Mankau²⁵ is die nematofage swamme swak kompeteerdere in die saprofitiese fase. In gronde met 'n sterk inhiberende werking vorm die spoor direk na ontkieming 'n vankstrik sonder enige miseliumgroei, en dit maak dan uitsluitlik staat op predatisme vir oorlewing.

f. Stimulasie van strikvorming by nematofage swamme

Die meeste Hyphomycetes kan saprofities sowel as predatories leef. Dit is interessant dat tydens die saprofitiese fase daar min of geen strikke gevorm word nie, bv. wanneer hulle in kulture gekweek word. Skynbaar is daar in grond wat arm is aan organiese materiaal ook 'n lae predatoriese aktiwiteit van nematofage swamme, maar word strikvorming gestimuleer deur die byvoeging van organiese materiaal.⁴⁸ Uit die werk van verskillende navorsers is dit duidelik dat daar ten minste twee faktore is wat hier 'n rol speel, nl. die aanwesigheid van groter getalle nematodes en van 'n geskikte energiebron.

i. Stimulering deur nematodes

Volgens Barron³ het Couch reeds in 1937 ontdek

dat strikke slegs sporadies of glad nie deur *Dactylella bembicodes* in reinkultuur gevorm word nie, terwyl talryke ringe binne 24 uur gevorm word wanneer water met nematodes by die kultuur gevoeg word. Spoedig daarna het Commanon en De Fonbrune (volgens Barron³) gevind dat strikvorming geïniseer kan word deur 'n steriele filtraat uit nematodekultuur. Die afleiding was dat nematodes 'n stof afskei wat strikvorming stimuleer. Pramer & Stoll³⁸ het dit bevestig deurdat 'n filtraat van aksieniese kulture van *Neoplectana glaseri* strikvorming by *Arthrobotrys conoides* gestimuleer het. Hulle het die stof wat hiervoor verantwoordelik is, 'nemin' genoem. Volgens Sayre⁴⁰ het Kuyama en Pramer die stof geïsoleer en gedeeltelik gesuiwer, maar die chemiese samestelling daarvan is nog steeds nie bepaal nie.

Nordbring-Hertz³⁴ en Jansson en Nordbring-Hertz¹⁷ het 'n studie gemaak van faktore wat strikvorming by *Arthrobotrys oligospora* beïnvloed, deur verskillende samestellings van die voedingsmedium te kombineer met (1) lewendige *Panagrellus redivivus*, (2) ekstrakte van die genoemde nematode en (3) fenielalanielvalien. Uit hulle resultate kon hulle vasstel dat die nematode lewend sowel as dood, peptiedagtige stowwe afskei wat strikvorming inisieer. Strikvorming vind baie vinniger plaas in die teenwoordigheid van lewendige nematodes, wat dui op 'n ander meganisme bo en behalwe die chemiese stimulus. Dieselfde outeurs het ook gevind dat groter beweeglikheid van die nematodes bevorderlik is vir strikvorming.

ii. Stimulering deur energiebron

Cooke⁵ het bevind dat die predatoriese swamme 'n energiebron bo en behalwe nematodes nodig het om aktief predatories te bly. Hy het voorts bevind dat die toevoeging van sukrose 'n beter stimulus voorsien as opgekapte koolplante. Olthof en Estey³⁶ het gevind dat lae vlakke van dekstrose en ammoniumnitraat die predatoriese aktiwiteit van *Arthrobotrys oligospora* nadelig beïnvloed. Die verhoogde aktiwiteit van nematofage swamme vir 'n beperkte periode wat volg op toediening van organiese materiaal, word deur Cooke⁵ 7 toegeskryf aan die beskikbaarheid van 'n toeganklike koolstofbron vir energie. „Thus, in general, the predacious activity of nematode-trapping fungi is often dependent on the release of certain soluble carbohydrates”.⁴⁸

iii. Tekorte aan voedingselemente

Volgens Sayre⁴⁰ het Hayes en Blackburn gedemonstreer dat tekorte aan sekere voedingselemente ook verantwoordelik kan wees vir die predatoriese aktiwiteit van *Arthrobotrys oligospora*. Dit is bevestig deur die werk van Jansson en Nordbring-Hertz.¹⁷

Volgens Barron³ het Balan en Lechevalier tot die slotsom gekom dat in die natuur, waar voedings-toestande gewoonlik ongunstig is vir nematofage swamme, beide die teenwoordigheid van groot getalle nematodes en gebrek aan voedingstowwe 'n rol speel by die predatoriese aktiwiteit van sommige nema-

tofage swamme. Daarby sal 'n geskikte energiebron dan seker ook 'n rol speel.

g. Die duur van predatoriese aktiwiteit

Verskillende outeurs wys daarop dat die opbloei van nematofage swamme na die toediening van organiese materiaal betreklik kort duur. Cooke⁶ vind dan ook die grootste aktiwiteit van 7 tot 11 weke na toediening. Aanvanklik is dit veral die soorte wat klewerige netwerke vorm, wat voorkom, maar teen die einde van die periode is dit die ringvormers wat oorneem.

Duddington¹³ wys daarop dat dit 'n bekende feit is dat as aartappels 'n goeie wegspring kan kry, dit goed sal groei in aalwurmbesmette grond. As hulle eers gevestig is, is nematode-aanvalle van minder belang. Hy meen dus dat nematofage swamme tog 'n nuttige rol kan speel, al is hulle vir 'n relatief kort tydperk aktief. Dieselfde sal vir baie ander plantsoorte geld.

DIE ROL VAN ORGANIESE MATERIAAL

Dwarsdeur die wêreld, maar veral in Indië, Suid-Amerika en sekere Afrikalande, word daar voortdurend geëksperimenteer met organiese materiaal, en in baie gevalle word die invloed op plantparasitiese nematodes ook gemonitor, afgesien van die effek op opbrengs. 'n Groot verskeidenheid materiaal is reeds getoets, en dit sluit in alle denkbare soorte groenbemesting, verskillende tipes kompos, o.a. van waterhassinte en munisipale afval, beesmis, skaapmis, hoendermis en duiwemis, en afvalstowwe van landbouprodukte, veral oliekoek van kasterolie, grondbone, mosterd, marotti, karnj, neem, margosa, manipuera, sesam en suikerriet, asook melasse, ureum en saagsels.

Die resultate wat verkry word, wissel van swak (soms selfs 'n toename in knopwortelindeks¹⁶) tot baie goed. Dit is uit die aard van die saak nie die bedoeling om 'n oorsig van al hierdie resultate te gee nie, maar wel om te let op wat reeds in Suid-Afrika in hierdie verband gedoen is, en om dan sekere algemene gevolgtrekkings uit die literatuur te maak.

'n Studie van die effek van organiese toedienings op nematodes is in Suid-Afrika hoofsaaklik gedoen by die navorsingstasie van die SA Suikervereniging op Mount Edgecombe, waar daar veral ingegaan is op die gebruik van suikerrietfilterkoek, melasse en hoendermis.

1. Suikerrietfilterkoek

Hoewel filterkoek plantvoedingstowwe bevat, is dit gewoonlik slegs fosfor en stikstof wat in ekonomiese beduidende hoeveelhede aanwesig is, saam met 'n groot verskeidenheid spoorelemente.¹¹ Dit verbeter ook grondstruktuur en waterhouvermoë, veral op sanderige grond. In 1966 het Dick,⁸ in twee proewe by Nkwali Flats, Illovo, met filterkoek teen 45-90 ton/hektaar, 'n verhoging in opbrengs van gemiddeld ongeveer 18 ton/hektaar gekry. Hierdie verbetering het hy gedeeltelik toegeskryf aan die vermindering in die getalle plantparasiete, want daar was aansienlik minder nematodes in die wortels van

suikerriet op die filterkoekpersele, soos in Tabel 1 gesien kan word. Hierdie afname in getalle het langer voortgeduur as op die EDB behandelde persele.

TABEL 1

Nematodes in wortelmonsters 12 maande na die toediening van filterkoek en EDB. Uit Dick en Harris.⁹

Filterkoek	Geen beroking	EDB-beroking	TOTAAL
Geen filterkoek	1852	1631	3483
45 ton/hektaar	1237	736	1973
90 ton/hektaar	905	750	1655
TOTAAL	3994	3117	7111

Laboratoriumproewe deur Dick en Harris^{9 10} het getoon dat na 4 maande beide die saprofage (mikrobivore) en predatoriese nematodes (in hierdie geval Mononchida) beduidend vermeerder het, terwyl *Meloidogyne* en *Pratylenchus* verminder het, en *Xiphinema* en Trichodoridae se getalle onveranderd gebly het. Soos in Tabel 2 gesien kan word, was vars filterkoek meer doeltreffend as ou filterkoek om die getalle van plantparasiete te verminder.¹

TABEL 2

Invloed van vars en ou filterkoek op nematodegetalle. Uit Anon.¹

	Plant-parasiete	Mikro-bivore	Predatore
Geen filterkoek	3222	3740	17
Ou filterkoek	905	7780	36
Nuwe filterkoek	331	22591	282

In slegs 5 van 16 proewe wat op resente en alluviale sand uitgevoer is deur Moberly en Meyer,²⁹ was die verbetering in opbrengs na toediening van filterkoek meer as 10 persent. In 4 hiervan was die verbetering aansienlik, en is dit gedeeltelik toegeskryf aan die effek op nematodes. Nogtans was die effek op nematodes van relatief kort duur, en nie so doeltreffend soos in die geval van kommersieel beskikbare nematosiede nie.

2. Melasse

In proewe wat by die Suikernavorsingstasie op Mount Edgecombe uitgevoer is, het melasse teen 11 000 l/hektaar slegs 'n geringe oesverbetering teweeggebring, en was daar geen effek op plantparasitiese nematodes nie.¹⁰

In Zimbabwe²⁸ is daar egter 'n verbetering in opbrengs van tussen 85 en 130 persent gekry met

melasse teen 50 tot 100 ton/hektaar. Daar is ongelukkig geen nematodetellings in hierdie proef gemaak nie.

3. Hoendermis

Moberly en Stevenson³⁰ het hoendermis (wat bestaan het uit 'n mengsel van mis en saagsels uit die hoenderhokke) vergelyk met filterkoek en stoomsterilisatie. Met 'n toediening van 90 ton/hektaar was die beheer van plantparasiete selfs beter as met stoomsterilisatie of filterkoek, soos in Tabel 3 gesien kan word. Hierdie toediening was egter te hoog vir normale plantegroei, met die gevolg dat die suikerriet nadelig geaffekteer is en die opbrengs laer was as by die kontrole, ten spyte van goeie aalwurmbeheer. Hulle het nie op grond van hul resultate hoendermis aanbeveel nie, aangesien dit op daardie stadium (1971) goedkoper en prakties makliker was om die ekwivalente hoeveelheid stikstof, fosfor en kalium in die vorm van kunsmis toe te dien.

TABEL 3

Vergelyking van die gebruik van filterkoek, hoendermis en stoomsterilisatie by aalwurmbeheer. Uittreksel uit Tabel VI, Moberly en Stevenson.³⁰

	Plant-parasiete	Mikro-bivore
Kontrole	124	140
Filterkoek	36	81
Hoendermis	0	223
Stoomsterilisatie	16	247

Dick & Harris⁹ het die toediening van hoendermis teen 6,7 ton/hektaar in die plantvoor met en sonder EDB-beroking getoets, in vergelyking met filterkoek teen 90 ton/hektaar. Beide hoendermis en filterkoek het 'n vermeerdering in getalle mikrobivore nematode tot gevolg gehad, maar min effek op *Meloidogyne* en *Hoplolaiminae*. Die EDB-berokings was ook relatief onsuksesvol, en het slegs 'n vermeerdering van Trichodoridae tot gevolg gehad. Die swak resultate is toegeskryf aan die heersende droogtetoestande tydens die eksperimente.

4. Die werking van organiese materiaal

Hoewel die verhoging in oesopbrengste wat gewoonlik volg op die toediening van organiese materiaal, herhaaldelik proefondervindelik gedemonstreer is, is dit nie so eenvoudig om die verskillende faktore wat hierby betrokke is, te identifiseer nie, en sal dit sonder twyfel ook wissel, afhangende van die aard van die organiese materiaal wat gebruik word, die grondtipe, die gewas wat verbou word, die klimaat, die natuurlike vyande wat teenwoordig is, en 'n reeks ander faktore.

Uit die literatuur is daar voldoende getuienis dat

die toevoeging van organiese materiaal in die meeste gevalle 'n mindere of meerdere mate van beheer van plantparasitiese nematodes teweegbring. Soos reeds verduidelik, is daar aanvanklik aanvaar dat dit die gevolg was van die stimulerende van die grondfauna en flora, en die daaropvolgende opbou van die natuurlike vyande van nematodes. Hoewel hierdie meganisme waarskynlik 'n belangrike rol speel, is dit vandag bekend dat dit hoegenaamd nie die enigste wyse is waarop organiese materiaal die plantparasitiese nematodes beïnvloed nie. Enkele van die ander meganismes word vervolgens kortliks bespreek.

a. Toksiese stowwe

Sayre⁴⁰ het 'n deeglike oorsig van hierdie aspek gegee. Tydens die afbreek van organiese materiaal deur mikroörganismes ontstaan daar talryke verbindings in die grond, waarvan sommige minder en ander meer stabiel is. Onder hierdie verbindings is daar reeds stowwe gevind wat toksies, antibioties, inhiberend of aanlokkend werk by plantparasitiese nematodes. Volgens Sayre⁴⁰ het Johnston vlugtige vetsure geïsoleer wat die getalle *Tylenchorhynchus martini* laat verminder het en Sayre *et al.*⁴¹ het gevind dat wanneer rog en "timothy" afbreek, stowwe ontstaan wat tien keer meer toksies is vir die plantparasiete *Meloidogyne incognita* en *Pratylenchus penetrans* as vir die mikrobivore *Panagrellus redivivus*. Volgens Rodriguez-Kabana *et al.*³⁹ kan die vetsure wat tydens afbraak ontstaan, die produksie van H₂S, wat toksies is vir nematodes, beïnvloed. Patrick *et al.*³⁷ het 'n gesuiwerde, waterige ekstrakt van rog geneem, die pH op 5,0 gestel, en *Meloidogyne incognita* en *Pratylenchus penetrans* daaraan blootgestel. *In vitro* het 410-540 dele per miljoen na 24 uur 50% van die nematodes gedood, maar in grond was 1 350-2 100 dele per miljoen nodig om dieselfde resultaat te verkry. Martin²⁸ het vermoed dat die suikers in organiese materiale die uitbroei van *Meloidogyne*-eiers inhibeer.

b. Wedywering

Die geweldige toename in die getalle mikroörganismes en mikrobivore nematodes kan sodanig wees dat dit die plantparasitiese nematodes verdring.¹⁸ Daar word vermoed dat kompetisie om suurstof ook hierby 'n rol kan speel.⁴⁷

c. Weerstandbiedendheid

Daar word deur verskillende outeurs vermoed¹⁸ dat die toediening van organiese materiaal fisiologiese veranderinge in die plant kan teweegbring, wat dit 'n geringe weerstand teen nematodes kan laat verkry. Van der Laan⁴⁶ het die invloed van organiese bemesting op die ontwikkeling van *Globodera rostochiensis* ondersoek. Hy het gevind dat die larwes beduidend stadiger ontwikkel het in die wortels van aartappels met organiese bemesting, en het vermoed dat dit die gevolg was van fisiologiese veranderinge in die aartappel wat 'n geringe weerstand teweeggebring het.

5. Gevolgtrekking

As alle beskikbare literatuur in die geheel beskou word, lyk dit nie asof die toediening van organiese materiaal as sodanig die chemiese behandeling met nematosiede sonder meer kan vervang nie, in elk geval nie op gronde wat bedoel is vir die intensiewe verbouing van hoë-opbrengskontantgewasse nie. Daarvoor is die resultate te onseker as gevolg van die groot aantal wisselende faktore, en die vermindering in die getalle plantparasiete is selde van dieselfde orde as by nematosiede. Aan die ander kant is daar min twyfel dat dit 'n lonende praktyk is, veral in omstandighede waar die hoë koste van nematosiede die gebruik daarvan uitskakel. Die beste benadering, wat dan ook deur verskeie outeurs voorgestel word, is waarskynlik die integrasie van biologiese en chemiese beheer.

Die vraag ontstaan dan natuurlik in hoeverre die gewone nematosiede toksies is vir die natuurlike vyande van nematode. Hieroor is eintlik nog min bekend, maar daar kan wel vermeld word dat Mankau (volgens Webster⁴⁸) sowel in die laboratorium as op mikroplote gevind het dat DBCP nie toksies is vir sewe spesies van nematofage swamme nie, dat EBD groei stopsit maar nie letaal is nie, terwyl DD, chloropikrien, 1-3-dichloropropeen en 'n mengsel van DD en metielisosianaat almal letaal is. Meer werk sal oor hierdie aspek gedoen moet word voordat geïntegreerde beheer op 'n wetenskaplike basis bedryf kan word.

VERWYSINGS

1. Anon (1971). Entomology, *Rep. Exp. Sta. S. Afr. Sugar Ass.*, 1970-1971 pp. 29-32.
2. Balan, J. & Gerber N.N. (1972). Attraction and killing of the nematodes *Panagrellus redivivus* by the predaceous fungus *Arthrobotrys dactyloides*, *Nematologica*, 18, 163-173.
3. Barron, G.L. (1977). *The nematode-destroying fungi*, Topics in Mycobiology no. 1. Canadian Biological Publications Ltd. Ontario, Canada. 140 pp.
4. Boosalis, M.G. & Mankau, R. (1965). Parasitism and predation of soil micro-organisms. In *Ecology of soil-borne plant pathogens*, Baker, K.F. & Snyder, W.C. eds. (Univ. Calif. Press, Berkeley). Pp. 374-389.
5. Cooke, R.C. (1962). Behaviour of nematode-trapping fungi during decomposition of organic matter in soil, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 45, 314-320.
6. Cooke, R.C. (1963). Succession of nematophagous fungi during decomposition of organic matter in the soil, *Nature* (Londen), 197, 205.
7. Cooke, R.C. (1968). Relationships between nematode-destroying fungi and soil-borne phytonematodes, *Phytopathology*, 58, 909-913.
8. Dick, J. (1966). The sugarcane nematode problem, *Proc. S. Afr. Sugar Tech. Ass.* March 1966, 40, 328-332.
9. Dick, J. & Harris, R.H.G. (1971). Recent investigations on nematodes in sugarcane fields, *Proc. S. Afr. Sugar Tech. Ass.* June 1971, 1-5.
10. Dick, J. & Harris, R.H.G. (1975). Nematodes and sugarcane, *S. Afr. Sugar J.*, 59, 397-410.
11. Dick, J. & Spaul, V.W. (In druk). Nematode pests of sugarcane. In *Nematology in Southern Africa*. Keetch, D.P. & Heyns, J. eds. (Staatsdrukker, Pretoria).
12. Doncaster, C.C. & Hooper, D.J. (1961). Nematodes attacked by protozoa and tardigrades, *Nematologica*, 6, 333-335.
13. Duddington, C.L. (1957). *The friendly fungi*, (Faber & Faber, Londen) 188 pp.
14. Esser, R.P. & Sobers, E.K. (1964). Natural enemies of nematodes, *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla.*, 24, 326-353.

15. Furstenberg, J.P. (1972). *Bevolkingsdinamika van nematodes onder verbouing van sekere gewasse*, Proefskrif, P.U. vir C.H.O. 226 pp.
16. Incer, A.A. & Lopez, C.R. (1979). Evaluacion de practicas selectas para el combate integrado de *Meloidogyne incognita* en apio, *Nematologica*, 9, 140-146.
17. Jansson, H. & Nordbring-Hertz, B. (1981). Interactions between nematophagous fungi and plant-parasitic nematodes: Attraction, induction of trap formation and capture, *Nematologica*, 26, (1980, uitgegee 1981), 383-389.
18. Keetch, D.P. & Milne, D.L. (In druk). The control of plant-parasitic nematodes. In *Nematology in Southern Africa*, Keetch, D.P. & Heyns, J. reds. (Staatsdrukker, Pretoria).
19. Linford, M.B. (1937). Stimulated activity of natural enemies of nematodes. *Science*, 85, 123-124.
20. Linford, M.B. & Oliveira, J.M. (1937). The feeding of hollow-spear nematodes on other nematodes, *Science*, 85, 295-297.
21. Linford, M.B. & Yapp, F. (1938). Root-knot injury restricted by a nematode-trapping fungus, *Phytopathology*, 28, 14-15.
22. Linford, M.B. & Yapp, F. (1939). Root-knot nematode injury restricted by a fungus, *Phytopathology*, 29, 596-609.
23. Linford, M.B., Yapp, F. & Oliveira, J.M. (1938). Reduction of soil populations of the root-knot nematode during decomposition of organic matter, *Soil. Sci.*, 45, 127-141.
24. Loewenberg, J.R., Sullivan, T. & Schuster, M.L. (1958). A virus disease of *Meloidogyne incognita incognita*, the southern root-knot nematode, *Nature* (London), 184, 1896.
25. Mankau, R. (1962). Soil fungistasis and nematophagous fungi, *Phytopathology*, 52, 611-615.
26. Mankau, R. (1980). Biological control of nematode pests by natural enemies, *Ann. Rev. Phytopathol.*, 18, 415-440.
27. Mankau, R. (1980). Biocontrol: Fungi as nematode control agents, *J. Nematol.*, 12, 244-252.
28. Martin, G.C. (1967). Plant parasitic nematodes associated with sugarcane production in Rhodesia, *F.A.O. Plant Protection Bulletin*, 15, 45-58.
29. Moberly, P.K. & Meyer, J.H. (1978). Filter cake – a field and glasshouse evaluation, *Proc. S. Afr. Sugar Technol. Ass.*, June, 1978, 131-136.
30. Moberly, P.K. & Stevenson, D.W.A. (1971). An evaluation of poultry manure as a sugarcane fertilizer, *Proc. S. Afr. Sugar Tech. Ass.*, June 1971. 136-140.
31. Moore-Landecker, E. (1972). *Fundamentals of the Fungi*. (Prentice-Hall, New York) 482 pp.
32. Murphy, P.W. & Doncaster, C.C. (1957). A culture method for soil meiofauna and its application to the study of nematode predators, *Nematologica*, 2, 202-214.
33. Nelmes, A.J. (1974). Evaluation of the feeding behaviour of *Prionchulus punctatus* (Cobb), a nematode predator, *J. Anim. Ecol.*, 43, 553-565.
34. Nordbring-Hertz, B. (1978). Nematode-induced morphogenesis in the predaceous fungus *Arthrobotrys oligospora*, *Nematologica*, 23, 443-451.
35. Olthof, T.H. & Estey, R.H. (1963). A nematoxin produced by the nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius, *Nature* (London), 197, 514-515.
36. Olthof, T.H. & Estey, R.H. (1966). Carbon and nitrogen levels of a medium in relation to growth and nematophagous activity of *Arthrobotrys oligospora* Fresenius, *Nature* (London), 209, 1158.
37. Patrick, Z.A., Sayre, R.M. & Thorpe, H.J. (1965). Nematicidal substances selective for plant parasitic nematodes in extracts of decomposing rye, *Phytopathology*, 55, 702-704.
38. Pramer, D. & Stoll, N.R. (1959). Nemin: A morphogenic substance causing trap formation by predacious fungi, *Science*, 129, 966-967.
39. Rodrigues-Kabana, R., Jordan, J.W. & Hollis, J.P. (1965). Nematodes: biological control in rice fields: role of hydrogen sulfide, *Science*, 148, 524-526.
40. Sayre, R.M. (1971). Biotic influences in soil environment. In *Plant Parasitic Nematodes*, Vol. I Red. Zuckermann, B.M., Mai, W.F. & Rohde, R.A. (Academic Press, New York) pp. 235-256.
41. Sayre, R.M. Patrick, Z.A. & Thorpe, H.J. (1965). Identification of a selective nematicidal component in extracts of plant residues decomposing in soil, *Nematologica*, 11, 263-268.
42. Sayre, R.M. & Powers, E.M. (1966). A predacious soil turbellarian that feeds on free-living and plantparasitic nematodes, *Nematologica*, 12, 619-629.
43. Thorne, G. (1927). The life history, habits and economic importance of some Mononchs, *J. Agric. Res.*, 34, 265-286.
44. Thorne, G. (1940). *Duboscqia penetrans* n.sp. (Sporozoa Microsporidia Nosematidae), a parasite of the nematode *Pratylenchus penetrans* (de Man) Filipjev. *Proc. helm. Soc. Wash.*, 7, 51-53.
45. Tribe, H.T. (1980). Prospects for the biological control of plant-parasitic nematodes, *Parasitology*, 81, 619-639.
46. Van der Laan, P.A. (1956). The influence of organic manuring on the development of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica*, 1, 112-125.
47. Wallace, H.R. (1956). Bespreking van: Van der Laan, P.A.: The influence of organic manuring on the development of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica*, 1, 112-125.
48. Webster, J.M. (1972). Nematodes and biological control. In *Economic Nematology*, Webster, J.M. red. (Academic Press, London) pp. 469-496.