

RIJKSINSTITUUT VOOR VOLKSGEZONDHEID EN MILIEUHYGIENE
BILTHOVEN

Rapportnr. 718818001

Literatuurstudie over dispersie en kolonisatie
van vrijlevende bodemnematoden: basis voor
een projectvoorstel in het kader van het
onderzoek "Ecologisch herstel van gereinigde
bodems".

Drs. M.A. Leopold

oktober 1989

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van de programmacommissie
Basiskennis Bodemonderzoek in het kader van het project 718818.

VERZENDLIJST

- 1 - 5 Directoraat-Generaal voor Milieubeheer, Directie
Drinkwater, Water en Bodem
- 6 Secretaris-Generaal van het Ministerie van Welzijn,
Volksgezondheid en Cultuur
- 7 Directeur-Generaal Milieubeheer
- 8 Plv. Directeur-Generaal Milieubeheer
- 9 Ir. J.G. Robberse, DGM/DWB/Bodem
- 10 Dr. C.J. van Leeuwen, DGM/SR
- 11 Dr. J. Vegter, TCB, Leidschendam
- 12 Dr. ir. A.M.T. Bongers, LU, Wageningen
- 13 Prof. dr. L. Brussaard, LU, Wageningen
- 14 Dr. J. Bakker, LU, Wageningen
- 15 Prof. dr. H.A. Udo de Haes, CML, Leiden
- 16 Dr. H. Eysackers, PCBB, Wageningen
- 17 Ir. H. Rogaar, PCBB, Wageningen
- 18 Prof. dr. E.N.G. Joosse - van Damme, VU, Amsterdam
- 19 Drs. J. Muilwijk, HVA, Bilthoven
- 20 Drs. R.G.M. de Goede, LU, Wageningen
- 21 Drs. W. Thamis, CML, Leiden
- 22 Bibliotheek vakgroep Nematologie LU, Wageningen
- 23 Bibliotheek vakgroep Dieroecologie VU, Amsterdam
- 24 Bibliotheek RIN, Arnhem
- 25 Bibliotheek TNO-SCMO, Delft
- 26 Bibliotheek IB, Haren
- 27 Bibliotheek CML, Leiden
- 28 Drs. W.P. van Stockum, N.V. Vuilafvoer Maatschappij VAM
- 29 Directie van het Rijksinstituut voor Volksgezondheid en
Milieuhygiëne
- 30 Dr. W. Admiraal
- 31 Dr. ir. C. v.d. Akker
- 32 Drs. T. Aldenberg
- 33 K.K.M. Arp
- 34 Dr. P. van Beelen
- 35 Ir. R. v.d. Berg
- 36 M.L.P. van Esbroek
- 37 A.K. Fleuren-Kemilä
- 38 Ir. C.A.M. van Gestel
- 39 Drs. J.A. Hoekstra
- 40 Drs. E.M. Hulzebos
- 41 - 43 Dr. F.I. Kappers
- 44 Dr. H.A.M. de Kruijf
- 45 Dr. ir. J.P.G. Loch
- 46 R. Manger
- 47 N. Masselink
- 48 Ir. J. Notenboom
- 49 Drs. A.J. Schouten
- 50 Ir. E.R. Soczo
- 51 Ir. W.J.F. Visser
- 52 J.A.A.M. Wondergem - van Eyk
- 53 Dr. H. de Boois
- 54 - 55 Auteur
- 56 - 57 Bureau Projecten en rapportenregistratie
- 58 - 59 Bibliotheek RIVM
- 60 Depot EMD
- 61 - 65 Reserve exemplaren

Voorwoord:

De algemene doelstelling van het onderzoeksprogramma van het project EHGB is het verkrijgen van inzicht in de mogelijkheden van ecologisch herstel van gereinigde gronden, in afhankelijkheid van de toegepaste reinigingsvorm en de eventuele corrigerende behandeling van de gereinigde grond (Visser 1986). Voor een meer uitgebreide beschrijving van het onderzoeksprogramma wordt verwezen naar de algemene projectbeschrijving.

Het vóór u liggende literatuuronderzoek is uitgevoerd in het kader van het deelproject "de kolonisatie van gesaneerde grond door nematoden en de daarop volgende successie". Dit deelproject is primair gericht op onderzoek naar kolonisatie en successie aan bestaande locaties, waarop gereinigde grond is teruggestort. De grond is gereinigd door middel van één van de volgende technieken: thermische, chemische of biologische reiniging. Visser (1986) gaat verder in op deze verschillende technieken. De aard van de te onderzoeken locaties is beschreven door Tamis (1988). Tot nu toe wordt in de onderzoeksopzet, wegens gebrek aan beschikbare capaciteit, alleen een inventarisatie gemaakt van de aanwezige nematoden, zonder te onderzoeken waar zij vandaan komen. Toch is kennis hieromtrent van belang om voorspellingen te kunnen doen over het kolonisatieproces en eventueel bepaalde beheersmaatregelen te kunnen nemen.

Uit vooronderzoek is gebleken dat dispersie door de lucht waarschijnlijk een veel belangrijker faktor in de verspreiding is dan door de bodem. De onderhavige literatuurstudie dient een basis te leggen voor eventueel alsnog uit te voeren onderzoek naar de vragen: hoe komen de nematoden in de gereinigde grond en hoe handhaven ze zich vervolgens?

De voorbereidingen van dit onderzoek zijn getroffen door Dr. F.I. Kappers; hierdoor kon het werk in een korte tijd (5 weken) uitgevoerd worden. Drs. P.H.A.M. Melis heeft een deel van de literatuur-recherche gedaan.

INHOUDSOPGAVE	Blz
Verzendlijst	ii
Voorwoord	iii
Inhoudsopgave	iv
Summary	v
Samenvatting	vi
1. Inleiding	1
2. Dispersie	5
2.1. Levensvorm/levensstadium	5
2.1.1. In actieve staat	5
2.1.2. In inactieve staat	5
2.2. Wijze van verspreiding	10
2.2.1. Phorese	10
2.2.2. Wind	12
2.2.3. Hogere luchtlagen	14
2.2.4. Anthropogeen transport	15
2.2.5. Transport door/over de bodem	15
3. (Re)kolonisatie/successie	18
4. Onderzoeksmethoden	24
4.1. Nematoden uit de lucht	24
4.2. Nematoden uit de bodem	24
4.3. Luchtmonsteringsmethoden uit de aerobiologie	26
4.4. Luchtmonsteringsmethoden uit de entomologie	27
5. Conclusies	28
6. Voorstellen voor onderzoek in het kader van EHGB.	30
Literatuur	31
Bijlagen	
a. Voorlopige indeling nematodensoorten in 'Maturity Index'	34
b. Successie van nematodensoorten in koeievlaaien.	37
c. Rothamsted suction trap.	38

SUMMARY

The present literature survey was carried out in the context of the project "Ecological recovery of decontaminated soils". Preliminary experiments aimed at elucidating the role of nematodes in this recovery process, revealed that the addition of fertiliser greatly increased the rate of colonisation of cleaned soil by nematodes, and that the colonisers must have arrived by air.

This survey is aimed firstly at testing this hypothesis with the available literature, and secondly at finding out which factors may influence speed and direction of colonisation with special reference to decontaminated soils, possibly improved on by introducing organic material, such as compost or manure.

The third aim of this report was to formulate ideas which may lead to a project proposal, to investigate dispersal in nematodes and its possible relevance to colonisation of decontaminated soil.

The main conclusions can be summarised as follows:

- . Nematodes are dispersed primarily through the air. They may be transported by the wind in anhydrobiotic form, however the connection between anhydrobiosis and dispersal has seldom been made.
- . Phoresia is another significant means of dispersal. Although this mechanism is not restricted to free living nematodes, it is a common means of dispersal for pioneers.
- . There is considerable consistency in the species that colonise new areas such as cow pats and biologically cleaned sludge. No literature is available on the colonisation by nematodes of completely sterile soils. Many factors are known which generally influence colonisation rate and direction.
- . No sophisticated methods have been developed to catch wind blown nematodes. The simplest devices seem to suffice. Possibly relevant sampling methods can be 'borrowed' from neighbouring disciplines, such as aerobiology and entomology. There is a reliable method for extraction of both active and inactive nematodes from soil: the flotation technique using MgSO_4 .
- . Many questions remain to be answered with respect to dispersal and colonisation by nematodes of decontaminated soils.

SAMENVATTING

De huidige literatuurstudie is uitgevoerd in het kader van het projekt "Ecologisch herstel van gesaneerde bodems". Vooronderzoek naar de rol van nematoden in dit herstelproces heeft uitgewezen dat toevoeging van organische mest de kolonisationsnelheid (d.w.z. vermeerdering na aankomst in het nieuwe terrein) van een stukje gereinigde grond aanzienlijk versnelt, en dat de arriverende kolonisten voornamelijk uit de lucht moeten komen.

Dit onderzoek is er in eerste instantie op gericht om deze hypothese te bevestigen. Ten tweede wordt nagegaan welke invloeden een rol spelen bij snelheid en richting van kolonisatie van gereinigde bodems, die mogelijk verbeterd zijn door toevoeging van organische stoffen.

Het derde doel van dit rapport is om ideeën te formuleren die kunnen leiden tot een projektvoorstel voor onderzoek naar de dispersie van nematoden en relevantie hiervan voor de kolonisatie van verschillende typen gereinigde grond.

De belangrijkste conclusies kunnen als volgt worden samengevat:

- . Nematoden worden voornamelijk door de lucht verspreid. Dit kan in anhydrobiotische staat gebeuren. In de literatuur wordt echter zelden het verband gelegd tussen anhydrobiose en dispersie.
- . Phorese is een ander belangrijke wijze van transport; hoewel het een veel voorkomend dispersiemechanisme onder vrijlevende pioniersoorten is, komt het ook bij b.v. plante-etende nematoden voor.
- . Er is veel consistentie in de soorten die gevonden worden bij de kolonisatie van nieuwe habitats als koeievlaaien en gereinigd havenslib. Er was geen literatuur beschikbaar over de kolonisatie van gereinigde (steriele) bodems. Wel is veel bekend over factoren die in het algemeen snelheid en richting van kolonisatie beïnvloeden.
- . Voor het vangen van windgeblazen nematoden zijn in de literatuur een aantal eenvoudige methoden beschreven. Wellicht dat ook enige relevante technieken uit resp. de aerobiologie en de entomologie 'geleend' kunnen worden. Wel is er een betrouwbare techniek voor de extractie van zowel actieve als niet-actieve nematoden vormen, de z.g. "flotation" techniek die gebruik maakt van $MgSO_4$.
- . Vele vragen blijven bestaan over dispersie van nematoden en kolonisatie door deze organismen van gereinigde bodems. Verwacht wordt dat onderzoek hiernaar dan ook zeer lonend zal zijn.

1 INLEIDING

Vrijlevende nematoden zijn vertegenwoordigers van de bodemmesofauna die, in het functioneren van het bodemoecosysteem, een belangrijke rol spelen. Nematoden breken zelf geen grof organisch materiaal af, maar hebben een positief effect op de afgifte van nutriënten en de respiratieactiviteit in de bodem door het actief groeiend houden van de bacterie- en schimmelflora (Bongers, 1988; Coleman et al, 1978 in Visser, 1986). De pionierssoorten in de mesofauna, waaronder vrijlevende nematodesoorten, rotatoria, tardigrada, protozoa, spelen daarom ook een belangrijke rol in het beschikbaar maken van organisch materiaal als voedingsbasis voor latere kolonisten (Rusek, 1978).

Achtergrond van het probleem

In het kader van het deelproject "Kolonisatie van gesaneerde grond door nematoden en daarop volgende successie", is door Kappers en van Esbroek (1988) een vooronderzoek gedaan in omheinde stukken grond, bestaande uit thermisch gereinigde grond om een kern weidegrond, naar kolonisatie door nematoden. In sommige proefveldjes was organische meststof aan de gereinigde bodem toegevoegd, om de omstandigheden gunstiger te maken. Uit de resultaten bleek dat na een jaar de dichtheid van nematoden in de grond met meststof weliswaar twee maal zo hoog was als die in grond zonder meststof, maar dat de dichtheid van nematoden nog aanzienlijk lager was dan in de weidegrond-kern. Deze resultaten suggereren dat de nematoden uit de lucht zijn gekomen en niet vanuit de aangrenzende weidekernen naar de gereinigde grond zijn gemigreerd.

Probleemstelling

In dit onderzoek wordt weergegeven wat er in de literatuur bekend is over de wijze waarop nematoden nieuwe gebieden kunnen bereiken en hoe zij deze vervolgens koloniseren. De volgende vragen komen daarbij aan de orde.

1. Hoe kan dispersie plaatsvinden bij vrijlevende nematoden en welke factoren spelen in de dispersie een rol?
2.
 - a. Hoe vindt kolonisatie en successie door nematoden in verschillende bodemtypen plaats; is hierin vergelijking mogelijk met gereinigde bodems.
 - b. welke factoren zijn van invloed op het bepalen van snelheid en richting van kolonisatie, respectievelijk successie, in het algemeen.
3. Welke methoden, relevant in het onderzoek naar dispersie en kolonisatie van nematoden zijn er toegepast in de nematologie of in aangrenzende vakgebieden, b.v. entomologie, aerobiologie?
4. Hoe is in het kader van het project "Ecologisch herstel van gereinigde bodems" onderzoek te doen naar dispersie van nematoden en (her)kolonisatie en successie in verschillende typen gereinigde bodem?

Definitie van termen

In deze studie worden de termen dispersie en kolonisatie als twee aparte begrippen gehanteerd. Onder dispersie wordt verstaan het proces waarbij een organisme/groep organismen onder invloed van b.v. slechte milieuomstandigheden, hoge populatiedichtheden of voedseltekort, een bepaald stadium van de levenscyclus, vanaf de plek van oorsprong wordt verspreid. In tegenstelling tot migratie vindt dispersie niet in een bepaalde richting plaats. Afhankelijk van de omstandigheden op de plek van aankomst kan vestiging plaatsvinden of kan het organisme verder verspreid worden.

Kolonisatie is het proces van handhaving, vestiging en vermeerderen van organismen na aankomst in een nieuw gebied. Het staat aan het begin van een successiereeks. Het succes van kolonisatie hangt af van verschillende factoren, waaronder : reeds aanwezige voedselvoorraad, bodemeigenschappen, aanpassingsvermogen van de kolonist, enz., enz.

Ontwikkelingen in het onderzoek

Bacterie-etende nematoden komen overal voor waar zij voedsel vinden (Poinar, 1983). Het zullen dan ook vertegenwoordigers van deze groep en schimmel- en algenetende nematoden zijn die zich in eerste instantie in gereinigde bodems weten te handhaven. Pas wanneer zich een zekere bodemstructuur heeft kunnen ontwikkelen, waarin planten kunnen groeien, zullen nematoden die hogere planten eten zich kunnen vestigen. Om deze reden zal voor zover mogelijk gerefereerd worden naar literatuur over bacteriovore en fungivore nematoden. Onderzoek naar dispersie van nematoden heeft zich echter tot voor kort voornamelijk beperkt tot planteparasitaire vormen, vanwege hun economisch belang (White , 1953; Orr & Newton, 1971; Wallace 1963; Kuiper, 1977 e.a.). De laatste 15 jaar, echter neemt het onderzoek naar overlevingsmechanismen, (Demeure et al, 1979; Freckman et al, 1975, 1977; Womersley, 1987; Riddle, 1987; Poinar, 1983) incidenteel in verband gebracht met verspreiding (Carroll & Viglierchio, 1981; Poinar, 1983; Gaur, 1988) toe, met het toenemend besef van de belangrijke rol die vrijlevende nematoden spelen in het bodemoecosysteem. Kolonisatie door nematoden wordt meestal besproken in het verband van kolonisatie door andere mesofauna of arthropoden (Huhta et al, 1979; Usher et al, 1982; Rusek, 1978). Enkele Nederlandse auteurs behandelen specifiek kolonisatie door nematoden (Bongers et al, 1989; Kappers & van Esbroek, 1988).

Toelichting en indeling literatuuronderzoek

Vraag 1: Alle nematoden zijn in feite aquatisch. Ook bodemnematoden hebben een dunne waterfilm nodig om actief te kunnen zijn (Nicholas, 1984, Bongers, 1988). Zij kunnen zich ook door deze waterfilms voortbewegen, aangetrokken b.v. door voedselbronnen (Andrew & Nicholas, 1976). In tijden van voedseltekort, droogte of andere suboptimale omstandigheden, zijn een aantal soorten echter in staat in cryptobiose te gaan of dauerlarven te vormen. Die vrijlevende nematoden die over het algemeen in de bovenste laag van de bodem voorkomen, worden in hoge mate blootgesteld aan deze slechte omstandigheden, maar kunnen ook gemakkelijk meegevoerd worden naar andere, meer geschikte habitats.

In hoofdstuk 2.1. wordt ingegaan op de verschillende stadia en levensvormen waarin nematoden verspreid kunnen worden.

In hoofdstuk 2.2., komen vervolgens verschillende mechanismen van verspreiding aan bod, waarvan wind, anthropogeen en phoretisch transport de belangrijkste zijn.

Vraag 2.: Van evenveel belang als de manier waarop nematoden een nieuw gebied bereiken, is hun kans op overleving in en mogelijkheid tot koloniseren van de nieuwe grond. Kappers & van Esbroek (1988) hebben in het vooronderzoek gevonden dat, in afwezigheid van corrigerende maatregelen, thermisch gereinigde grond, heel geleidelijk wordt gekoloniseerd door nematoden en andere mesofauna. Dit proces wordt aanzienlijk versneld door toevoeging van organische mest. In biologisch gesaneerde grond zal, naast kolonisatie van buiten af ook verspreiding vanuit bestaande kernen van organismen plaatsvinden.

In hoofdstuk 3 worden aan de hand van de literatuur enige voorbeelden besproken van hoe kolonisatie van verschillende bodemtypes plaats kan vinden en welke parallellen er mogelijk bestaan met kolonisatie van gesaneerde grond, afhankelijk van de toegepaste saneringstechniek en de eventuele corrigerende maatregelen. Hier wordt ook verwezen naar het rapport van Visser (1986), waarin het oorspronkelijke onderzoeksprogramma "Ecologische herstelbaarheid van gesaneerde bodems" wordt gepresenteerd.

Vraag 3: Hoofdstuk 4 behandelt enkele vang- en bemonsteringsmethoden van nematoden in de bodem en in de lucht die in de literatuur beschreven zijn. Onderzoek naar verspreiding van nematoden door de lucht is nog maar incidenteel uitgevoerd (Krnjaic & Krnjaic, 1970; Orr & Newton, 1971, Gaur, 1988). De methodieken voor het vangen of extraheren nematoden zijn tot nu toe voornamelijk gericht geweest op voorkomen in de bodem (Oostenbrink, 1960) en niet op verspreiding van nematoden. Extractie van gedroogde (anhydrobiotische) vormen, die relevant kunnen zijn in dispersie, is maar door enkele auteurs uitgevoerd (Freckman et al., 1977; Gaur, 1988).

Voor zover relevant, wordt kort ingegaan op methoden die in de aerobiologie worden toegepast zoals het bemonsteren van pollenkorrels en stofdeeltjes. Over het algemeen gaat het hier echter toch om veel kleinere deeltjes (max. 100 μ m i.p.v. $\pm$ 1mm lange nematoden). Ook worden enkele relevante methoden uit de entomologie behandeld.

Vraag 4: Tenslotte worden er in hoofdstuk 6 suggesties gedaan voor een projektvoorstel om, in het kader van het EHGB, onderzoek te doen naar de wijze waarop vrijlevende nematoden de gereinigde grond bereiken en hoe de kolonisatie en successie onder invloed van diverse factoren plaatsvindt. De bedoeling is dat gereinigde grond in de loop van de tijd weer multifunctioneel kan worden; in het bodembeschermingsbeleid is dit de maat voor een herstelde bodem (zie voor de uitgangspunten van het bodembeschermingsbeleid het Voorlopig Indicatief Meerjarenplan-programma Bodem (1984-1988)). Verwacht wordt dat resultaten van een onderzoek zoals hierboven is geschetst een bijdrage kunnen leveren tot het doen van een uitspraak over de mogelijkheid tot herstel van een gereinigde bodem. Aan het CML in Leiden wordt, met hetzelfde doel, momenteel onderzoek gedaan naar kolonisatie van gereinigde grond door arthropoden en andere macrofauna en door vegetatie.

Wanneer blijkt dat in gereinigde grond inderdaad herstel op kan treden, dan is de volgende vraag op welke termijn en met behulp van welke corrigerende maatregelen dit bereikt kan worden.

Eén kanttekening die moet worden geplaatst bij het herstel van multifunctionaliteit in gereinigde bodems, is dat de grond na reiniging vaak niet aan de referentiewaarden voldoet, daar restconcentraties van verontreinigde grond achterblijven (Visser, 1986; Adema et al. 1987). Hierop wordt in hoofdstuk 4 en 6 teruggekomen.

2. DISPERSIE

2.1. Levensvorm/levensstadium

2.1.1. In actieve staat

Juveniele/volwassen stadium.

Nematoden die in actieve staat verkeren kunnen beperkte afstanden afleggen door de bodem, afhankelijk van allerlei bodem-fysiologische factoren (zie Hoofdstuk 2.2.). Het meeste onderzoek naar migratie van nematoden in de bodem is gedaan aan planteparasieten (Wallace, 1963; e.a.). Bij planteparasitaire nematoden zal migratie vaak optreden in vroege juveniele stadia (Pinkerton et al, 1987), in reactie op aantrekkende stoffen afkomstig van de waardplant. Het is aannemelijk dat vrijlevende nematoden in alle levensstadia in beperkte mate zullen migreren, daar hun voedselbron zich kan verplaatsen.

Nematoden die in actieve staat door irrigatie of regenwater meegevoerd worden, zullen ook niet beperkt zijn tot een bepaald stadium.

Eitjes

Simons (1973) deed experimenten met eitjes van de plantenparasiet Tylenchus longidorus; hij liet eitjes in een druppel water langzaam uitdrogen, om te zien of deze meer of minder bestand zijn tegen uitdroging dan actieve volwassen nematoden. Hij concludeert dat de eitjes gevoeliger zijn voor uitdroging. Doorredenerend lijkt het niet waarschijnlijk dat onder droge omstandigheden eitjes die door de wind worden meegevoerd zullen kunnen overleven. Hier is echter nog heel weinig over bekend.

2.1.2 In inactieve staat

Veel nematoden maken perioden van inaktiviteit of gereduceerd metabolisme door, ofwel als deel van hun levenscyclus, ofwel in reactie op slechte externe omstandigheden. Veel parasitaire vormen van nematoden hebben een inactief stadium ingebouwd in hun levenscyclus, om zo energie te kunnen sparen voor het stadium waarin infectie optreedt en om zich beter te kunnen laten verspreiden. (Nicholas, 1983). Veel vrijlevende bodemnematoden kunnen perioden van extreme droogte, koude of hitte doorstaan waardoor zij in staat zijn b.v. woestijnen te bewonen. Aquatische nematoden worden soms blootgesteld aan condities van hypoxie en anaërobie.

Van Gundy (1965, in Nicholas, 1984) onderscheidt drie vormen van inaktiviteit: rust ('quiescence'), diapause en cryptobiose. In het huidige verband is vooral de rustvorm en cryptobiose van belang. Daar vrijlevende, bacterie-etende nematoden vaak op het raakvlak bodem/lucht, of in de humuslaag voorkomen (Womersley, 1987; Freckman & Mankau (1977)), zijn zij extra aangepast aan veranderingen in het milieu, want enerzijds is de noodzaak voor resistentie groot; anderzijds kunnen ze gemakkelijk door wind, water, mens, of op andere in hoofdstuk 2.2. te behandelen wijze, meegevoerd worden naar nieuwe habitats.

Rust-(dauer)larven

Veel Rhabditidae (een talrijke groep binnen de bacterie-etende nematoden) zijn in staat in tijden van voedseltekort of droogte een speciaal soort derde larvaal stadium in te gaan, een zogenaamde dauer- (van dauern, in het Duits: duren) of overlevingsjuвениel, (Poinar, 1983). Riddle et al. (1987) hebben veel onderzoek aan dit stadium gedaan bij Caenorhabditis elegans, een vrijlevende nematode.

Milieufactoren kunnen signalen geven in het eerste larvale stadium (L1) zodat fysiologie en ontwikkeling aangepast worden. De L2-nematode wordt dan smaller, het spijsverteringskanaal klapt in elkaar, en de mond sluit. Vaak blijft de cuticle van het tweede stadium nog als extra bescherming om de larve (fig 1).

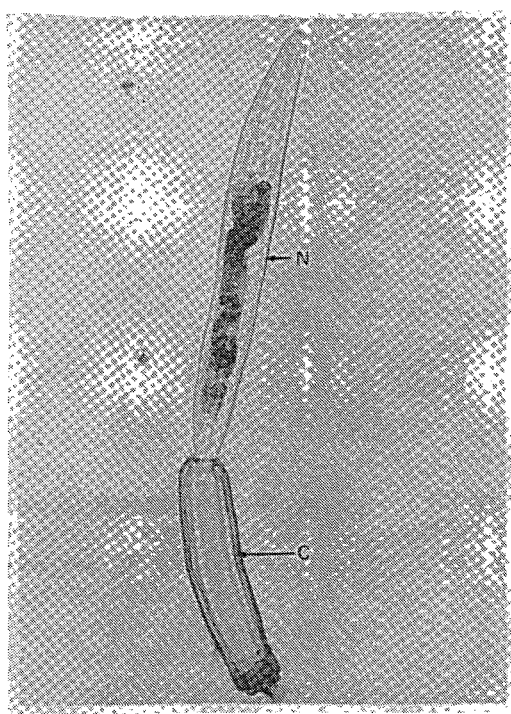


fig 1. Uit: Poinar, 1983.

A third-stage juvenile (N) of *Rhabditis coarctata* emerging from the second-stage protective cuticle (C).

De dauerlarve is speciaal aangepast aan overleving op lange termijn en, sommige vormen, aan dispersie. Er zijn veel typen dauerlarven: sommigen blijven immobiel in de bodem. Anderen zwaaien heen en weer op zoek naar evertrebraten om door meegevoerd te worden. Poinar (1983) past de term 'winking larvae' toe, voor deze actief bewegende vormen; Riddle et al. (1987) noemen dit 'nictation'. De dauerlarven worden dan in een proces van phorese naar andere (betere) habitats gevoerd (zie hoofdstuk 2.2.). Het zou goed kunnen dat er een parallel is tussen deze dauerlarven en diapause die in veel parasitaire vormen voorkomt, daar die ook vaak op dispersie gericht zijn.

Riddle et al. stellen dat dauerlarven vier tot acht maal zo lang kunnen overleven als gewone nematoden die geen dauerstadium vormen en die een levensduur van $\pm$ drie weken hebben. Omdat de lengte van het dauerstadium niet van invloed is op de postdauer levensduur, lijkt het alsof er in het dauerstadium geen veroudering optreedt. (Klass & Hirsh, 1976, in Riddle et al. 1987). Voor zover bekend is de energievoorraad de enige limiterende faktor in de overleving van de dauerlarve.

Het dauerstadium kan verlaten worden onder invloed van factoren die groei en reproductie bevorderen. Binnen een uur nadat de dauerlarve in een voedselrijke omgeving is gebracht, worden de ontwikkelingen om uit het dauerstadium te komen al op gang gebracht. Na 2-3 uur begint het zich weer te voeden, de ontwikkeling wordt vervolgd en na 8-10 uur vindt vervelling plaats naar het L4 stadium.

Milieufactoren die van invloed zijn op het intreden van het dauerstadium bij Caenorhabditis spp zijn o.a.:

- . een feromoon
- . de voedselvoorraad
- . de temperatuur.

(Golden & Riddle, 1982; Golden & Riddle, 1984a; Ohba & Ishibashi, 1982, in Riddle et al., 1987).

De concentratie van het dauer-inducerend feromoon werkt kennelijk als maat voor de populatiedichtheid. Onder invloed van hoge concentraties feromoon neemt dauervorming toe en neemt het verlaten van het dauerstadium af in de populatie.

Het voedsel signaal (o.a. geproduceerd door E.coli) heeft een effect tegengesteld aan het feromoon. De verhouding van feromoon- staat tot voedselsignaal is bepalend voor het intreden of aflopen van het dauerstadium.

Temperatuur heeft bij wildtype Caenorhabditis invloed op de respons op feromoon en voedsel aanwezig in het milieu. Bij hogere temperatuur, treedt bij een grotere fractie larven het dauerstadium in.

Anabiotische vormen

Dit is een staat waarin metabolisme geheel stil wordt gelegd (voor zover meetbaar!) (Wharton, 1986). Daar deze staat vaak gepaard gaat met verlies van water en daardoor van gewicht, ligt het voor de hand dat deze vormen makkelijk door de wind verspreid worden.

Men onderscheidt anhydrobiose, cryobiose, osmobiose, en anaerobiose, in reactie op respectievelijk uitdroging, lage temperaturen, osmotische stress en zuurstofgebrek (Keilin, 1959 in Wharton, 1986).

Anhydrobiose

Deze vorm van cryptobiose is door veel auteurs onderzocht (Demeure et al, 1979; Demeure & Freckman, 1981; Glazer & Orion, 1983; Womersley, 1987 om een paar voorbeelden te noemen).

Womersley (1987) stelt dat de meest succesvolle anhydrobiotische dieren waar we momenteel van weten binnen de Nematoden te vinden zijn. De overleving van anhydrobiotische vormen van de fungivore nematode Aphelenchus avenae is sterk afhankelijk van de snelheid waarmee uitdroging heeft plaatsgevonden (Crowe & Madin 1974); wanneer ze n.l. langzaam kunnen indrogen, kunnen ze een soort spiraal vormen, waardoor de overlevingskans verhoogd wordt (Demeure et al. 1979), in sommige soorten tot 40 jaar.

In fig. 2 is een voorbeeld van zo'n spiraalvormige anhydrobiotische nematode (Aphelenchus avenae) weergegeven.

Freckman et al. (1977) constateren dat anhydrobiose gevonden in de spiraalvormige nematoden in woestijnbodems, voorkomt bij alle levensstadia en trofische groepen. Gaur (1988) vindt echter in windgeblazen Rhabditida, waarvan 1/3 deel in anhydrobiotische vorm, voornamelijk juvenielen.

Van dauerlarven van Rhabditidae is ook bekend dat zij uitdroging kunnen overleven (Evans & Womersley, 1980). Het voert te ver om hier uitgebreid in te gaan op het proces van indrogen. Hiervoor wordt verwezen naar o.a. Demeure et al. (1979), Demeure & Freckman (1981); Freckman et al. (1977), e.a.

Opvallend is dat er in de literatuur over anhydrobiose zelden een verband wordt gelegd met dispersie. Twee uitzonderingen zijn Carroll & Viglierchio (1981) en Gaur (1988). Nicholas (1984) noemt alleen zijdelings het belang van inaktiviteit of gereduceerd metabolisme voor de verspreiding van planteparasitaire nematoden.

Carroll en Viglierchio (1981) bespreken transport van nematoden onder stof-droge omstandigheden door wind, maar gaan verder niet in op anhydrobiose. Toch zullen deze gedehydrateerde vormen, die veel lichter zijn dan actieve nematoden, wanneer zij aan de oppervlakte van de bodem liggen gemakkelijk meegevoerd worden door de wind. Gaur (1988) vindt in stof 5 m boven de grond verzameld in een woonwijk, dat 1/3 van de Rhabditida en bijna alle Tylenchida in spiraalvorm aanwezig zijn. Van de Rhabditida herstelt zich 60% en van de Tylenchida 40%, na behandeling in sucrose-oplossing (zie voor details van deze methode hoofdstuk 4.). De vrijlevende Rhabditidae zijn bekende pioniers onder de nematoden (Poinar, 1983; Sudhaus et al. 1988; Bongers, 1988). Tylenchida zijn over het algemeen planteparasieten of dier- en schimmelters.

Coomans & de Grisse (1963, in Freckman et al. 1977) suggereren dat droge nematoden in bodemdeeltjes zouden kunnen worden gesloten, die zich vasthechten aan de lipidelaag van het nematode-cuticula. Dit zou ook een manier kunnen zijn waarop nematoden verspreid worden.

Er is nog maar heel weinig bekend over de soorten die, in meer gematigde klimaten, respectievelijk in de bovenste laag van de bodem en aan het bodem-lucht raakvlak voorkomen. (Womersley, 1987).

In de bovenste bodemlaag is waterverlies is iets geleidelijker dan op het raakvlak bodem/lucht en sterk afhankelijk van de eigenschappen van de bodem. Wanneer ze langzaam kunnen indrogen zijn veel nematoden in deze streek in staat om in anhydrobiose te gaan. Onderzoek naar vrijlevende nematoden die deze bodemlaag bewonen heeft zich tot nu toe voornamelijk beperkt tot de schimmelster Aphelenchus avenae (Womersley, 1987; Demeure et al. 1979) en de bacterie-eter Acrobeloides (Demeure et al., 1979). Meer nog dan in de bovenste bodemlaag, zullen nematoden die in het raakvlak bodem-lucht voorkomen, bestand moeten zijn tegen waterverlies, door snel in anhydrobiose te gaan, in welke staat zij dan verder geblazen kunnen worden. Het ligt voor de hand dat deze nematoden dan ook veelal pioniers zijn. Het is echter niet duidelijk of er in deze bodemlaag een sterk aangepaste fauna voorkomt, of dat het gaat om een willekeurige samenstelling van nematodensoorten.

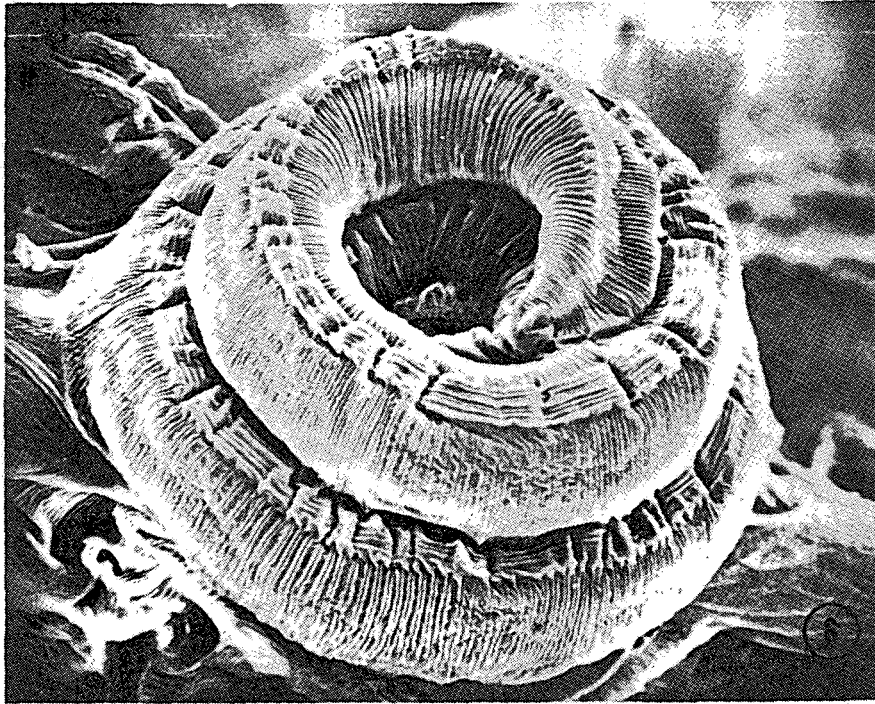


Fig. 2. (Uit: Crowe & Clegg, 1978). Een Scanning Electron Microscope foto van A.avenae, na blootstelling aan 97% Rel. vocht. gedurende 72 uur. (X730)

Anaerobiose

Dit zou eveneens een staat kunnen zijn waarin nematoden via zuurstofarme of -loze milieus (b.v. in grondwater) verspreid worden. (zie ook hoofdstuk 2.2.) Atkinson (1976, in Wharton, 1986) heeft b.v. nematoden gevonden in de zuurstofarme omstandigheden van zout- en zoetwater modder. Nematoden kunnen in een inaktieve, anabiotische staat perioden van zuurstofarmoede doorstaan. Bekend is van Aphelenchus avenae dat deze 30 dagen of langer zonder zuurstof kan (Cooper & Van Gundy, 1971, in Wharton 1986). Over de mechanismen van anoxybiotische overleving is weinig bekend.

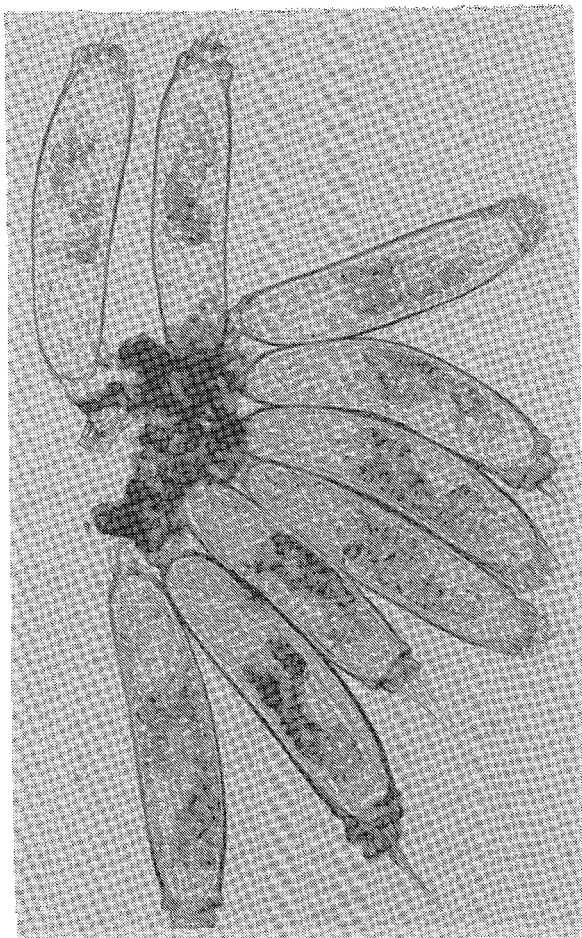
Superkoeling

Het vermogen van nematoden om zeer lage temperaturen te doorstaan zou relevant kunnen zijn bij hun verspreiding in hogere luchtlagen. Nematoden zijn gevoelig voor bevriezen, maar door 'superkoeling' kunnen zij hieraan ontkomen. Het verschijnsel is nog maar in een paar nematodensoorten onderzocht. Van Panagrellus silusae (een vrijlevende nematode) is bekend dat het volwassen stadium tot een temperatuur van -20°C kan superkoelen (Wharton et al. 1984, in Wharton, 1986).

2.2. Wijze van verspreiding

2.2.1. Phorese

In deze vorm van transport worden dauerlarven (zie hoofdstuk 2.1.2.) van nematoden op of in evertebraten meegevoerd met de bedoeling om van directe omgeving te veranderen. Dit is het enige 'doelbewuste' verspreidingsmechanisme dat in de literatuur beschreven wordt (Poinar, 1983, Riddle, 1987). Een klassiek voorbeeld van phorese, behandeld door Poinar komt voor bij Rhabditis coarctata die zich op de schild van kevers laat meevoeren. De, onder invloed van droogte ontwikkelde, dauerlarven hechten zich (op een nog onbekende manier) vast aan arthropoden die in dezelfde habitat voorkomen (zie fig. 3). R. coarctata hecht zich bij voorkeur vast aan een lichaamsdeel van de mestkevers van het genus Aphodius. Wanneer de drager eenmaal op de koeievlaai beland is, wordt de nematode door middel van een secretie bevrijd uit het verdikte cuticulum van de L2 larve. (zie fig 1.) Zij maken in de verse koeievlaai een normale ontwikkeling door en tegelijk met het uitdrogen van de koeievlaai verschijnen er jonge kevers, waarvan de aktievere individuen worden uitgezocht om aan te hechten. Ook van enkele belangrijke schimmeleters zoals Rhadinaphilenchus cocophilus en Bursaphilenchus xylophilus is bekend dat zij door kevers worden overgebracht.



A group of encysted third-stage dauer juveniles of Rhabditis coarctata removed from the elytra of a dung beetle.

Soms is een phoretische relatie ook mutualistisch, zoals bij Pelodera acarambates die meerijdt met bodemmijten en tevens als voedsel dient. Drosophila dragen ook vaak nematoden met zich mee. (fig 4). In onderzoek van Sudhaus et al. (1988) aan kolonisatie en successie in koeievlaaien, blijken alle nematoden phoretisch aangedragen te worden. In tabel 1. staan enkele van de gevonden associaties.

Tabel 1. Enkele gevonden phoretische associaties tussen Dipteren en Nematoden tijdens de kolonisatie van koeievlaaien (uit Sudhaus et al., 1988).

Insekt	Nematode
<u>Copropsychoda</u> sp.	<u>Rhabditis dubia</u>
<u>Sepsis cynipsea</u>	<u>Rhabditis helversenorum</u>
<u>Coprophila lugubris</u>	<u>Panagrolaimus</u> sp.
<u>Lycoria</u> sp.	<u>Diplogaster</u> sp.

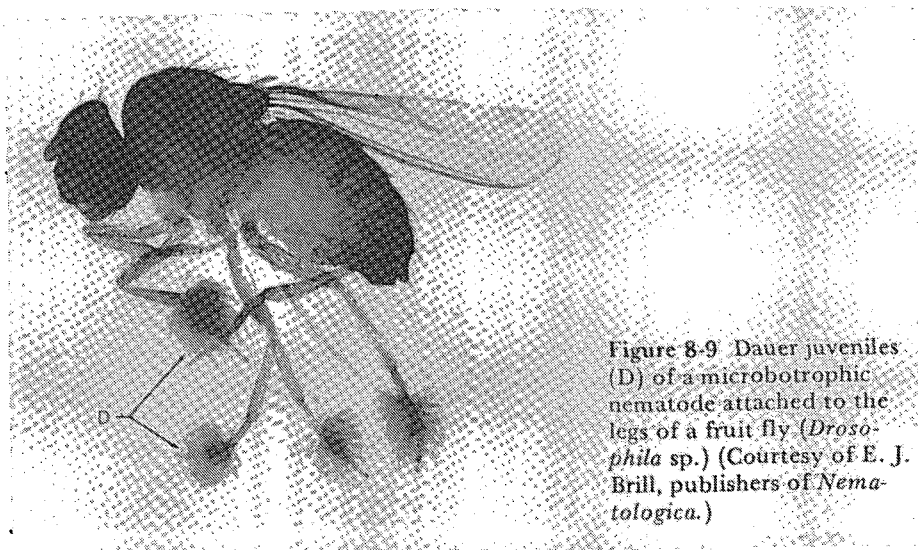


fig 4. Uit Poinar, 1983.

Er zijn ook vele vormen van interne phorese (Poinar 1983). Sommige Rhabditidae kunnen, met behoud van een bacteriotrofe voedingswijze, gaan van een vrijlevend bestaan naar een gespecialiseerde habitat binnen in de evertebraat. Verschillende soorten worden aangetroffen in de kopklieren van mieren. De nematoden ontwikkelen zich in mierennesten en onder ongunstige omstandigheden kruipen dauerlarven in de kopklieren van de mieren.

Hier ontwikkelen ze zich niet, en keren uiteindelijk naar de bodem terug. Wanneer de mier echter sterft, kan de nematoden zich ontwikkelen van de bacteriën in het lichaam.

Er zijn nog meer van dit soort phoretische relaties bekend, maar niet altijd is het onderscheid tussen phoresie en parasitisme even duidelijk.

Overigens kunnen bepaalde niet-parasitaire relaties met vertebraten, (door hechten aan de vacht of in het darmkanaal) of planten ook tot incidentele verspreiding leiden.

2.2.2. Wind

In hoofdstuk 2.1. is besproken dat vooral anhydrobiotische vormen in aanmerking zullen komen voor transport door de wind, maar dat hier nog heel weinig onderzoek naar gedaan is. Wel is er onderzoek gedaan naar de rol van wind in de dispersie van planteparasieten (b.v. cysten) (Chitwood, 1951, in Orr & Newton, 1971; White, 1953; Orr & Newton, 1971; Kuiper, 1973 e.a). Veel is bekend over de dispersie van cysten van Heterodera-soorten in stofstormen.

Krnjaic & Krnjaic (1970) hebben dispersie van nematoden door de wind onderzocht in 'levende' zandvlakten in Joegoslavië, waar wind-activiteit een belangrijke rol speelt. In een periode van een jaar maten zij windsnelheden van 1,94 tot 6,17 ms⁻¹. Zij namen monsters uit het duinzand en uit, op 2m hoog opgestelde, vangnetten. Uit hun resultaten blijkt dat er het hele jaar door bij verschillende windsnelheden nematoden door de wind werden getransporteerd, maar dat zij in juli en augustus niet in het duinzand overleefden. Daar bij de extractie gebruik is gemaakt van de Oostenbrink methode (Oostenbrink 1954, 1960) zullen anhydrobiotische nematoden en eitjes niet opgemerkt zijn. Ook blijkt uit de tabel dat er geen toename in aantallen getransporteerde nematoden is met toename in windsnelheid.

De gevonden nematoden behoorden tot de families Tylenchidae (plante-parasitair); Rhabditidae (vrijlevende r-strategen); Teratocephalidae (vrijlevend); Aulolaimidae (vrijlevende K-strategen) en Dorylaimida (plante-eters en omnivoren).

Carroll & Viglierchio (1981) gaan in op de kwantitatieve aspecten van transport van nematoden door de wind, aan de hand van modellen voor het bepalen van de valsnelheid van nematoden in stilstaande lucht (naar Gillette et al., 1974) en een dispersiemodel voor het schatten van de concentratie van deeltjes (waaronder nematoden) afhankelijk van de afstand van de bron en atmosferische omstandigheden. Deze concentratie kan dan geïnterpreteerd worden als de kans (per 1 miljoen opgetilde deeltjes) dat de nematoden op die afstand van de bron terecht komen.

Het voert te ver om hier in te gaan op de technische details van het model. Wel zal getracht worden de implicaties van en de kanttekeningen bij hun berekeningen te geven.

Volgens de auteurs zijn er twee processen die nematoden van het bodemoppervlak kunnen tillen:

- a. natuurlijke winderosie processen (windsnelheid is hoger dan 3 m/s; de auteurs onderscheiden een plaatselijke wervelwind en een regionale wind die onder invloed van drukgradiënten over grote oppervlakten blaast.
- b. aktiviteit van landbouwmachines en andere voertuigen.

Op b. wordt verder ingegaan in hoofdstuk 2.2.4.

- ad a. Het in de lucht raken van nematoden onder invloed van de wind gebeurt wanneer de windsnelheid zodanig is dat de kracht op de deeltjes een drempelwaarde overtreft. De deeltjes onder een kritische grootte raken dan los en zullen, wanneer zij een lage terminale snelheid hebben, meegevoerd worden. De terminale snelheid is dus medebepalend voor het al of niet in de lucht raken van een deeltje. Hoe lager de terminale snelheid, hoe eerder deze overwonnen zal worden door de opwaarts gerichte component van de luchtturbulentie.

Bij vergelijking van terminale snelheden van bodemdeeltjes met die van verschillende soorten van gedroogde nematoden en eitjes, blijkt dat de laatsten terminale snelheden van 0,1, 0,3 en 0,6 m/s hebben, terwijl die van bodemdeeltjes variëren van 0,74 tot 1,72 m/s. Dit betekent dat nematoden veel makkelijker meegevoerd zullen worden dan bodemdeeltjes. Die van cysten komen overeen met die van bodemdeeltjes (1,06 m/s). In tabel 1 staan valtijd (over 2 m), terminale snelheid en gewicht van verschillende nematode vormen weergegeven. (gemeten in een 3,5 m lange plexiglas buis, 10 cm in dm.; het gewicht van de stadia is bepaald door totale gewicht van het monster te delen door het aantal individuen).

tabel 1. uit: Carroll & Viglierchio, 1981.

Measured time for 2-m fall (T), terminal velocity (W_s), and weight (M) of one nematode larva, cyst, or egg mass. Averages of 40 trials.

Nematode	T (sec)	W_s (m/sec)	M (μ g)
<i>Pratylenchus vulnus</i>	6.43	0.311	0.242
<i>Ditylenchus destructor</i>	6.19	0.323	1.67
<i>Ditylenchus dipsaci</i> (L ₄)	6.25	0.320	1.39
<i>Meloidogyne hapla</i> (L ₂)	18.84	0.106	0.152
<i>Meloidogyne hapla</i> egg mass	3.25	0.615	0.1203
<i>Meloidogyne hapla</i> single egg	3.40	0.588	0.0014
<i>Heterodera schachtii</i> cysts	1.88	1.06	23.81
<i>Aphelenchus avenae</i>	7.06	0.283	0.708
<i>Cephalobus</i>	7.00	0.286	1.70
<i>P. silusiae</i>	7.74	0.258	1.79
<i>Xiphinema index</i>	6.11	0.327	2.10
<i>Cricemoides xenoplax</i>	6.22	0.322	1.34

Uit de tekst blijkt niet duidelijk dat het hier om anhydrobiotische vormen gaat. Vergelijking met andere literatuur geeft geen opheldering. Nicholas (1984) geeft een gemiddeld nat gewicht van 50 niet-marine nematoden van 1,628 g, met een variatie van 0,025-15,001 g!

Bij een windsnelheid van 3 m/s of hoger zullen de nematoden meegevoerd kunnen worden (wanneer aanwezig aan het oppervlak).

Wanneer de nematoden eenmaal in de lucht zijn, kan m.b.v. dispersie-modellen een schatting worden gemaakt van de afstand waarover de deeltjes meegevoerd kunnen worden.

Voor juveniele stadia (valsnelheid is tussen 0,1 en 0,3 m/s) geldt dat bij een plaatselijke stofstorm een significant deel van de nematoden binnen 0,5-1,5 km van de bron gedeponeerd worden. Er is een eindige kans dat individuen 13-40 km van de bron terecht komen. In wind die veroorzaakt wordt door sterke drukgradienten en over grote oppervlakten waait, zullen de nematoden niet verder komen dan 0,2 km van de bron.

Ondanks de ideale omstandigheden waar, in de modellen gehanteerd door Carroll & Viglierchio, vanuit wordt gegaan, kan uit hun berekeningen toch worden opgemaakt dat, wanneer droge nematoden en eitjes aan het bodemoppervlak aanwezig zijn, de kans dat zij in de lucht raken groot is. Hoewel de kans klein is dat ze in één keer over tientallen kilometers vervoerd zullen worden, zal wind die gedurende enkele uren over een oppervlakte blaast individuen meerder malen meevoeren, waardoor de totale afstand van de bron ook aanzienlijk kan zijn.

Eén belangrijke kanttekening bij de conclusies van de twee auteurs is dat de resultaten gebaseerd zijn op berekeningen en niet met proeven onderbouwd zijn (met uitzondering van de terminale snelheid bepalingen). Uit de praktijk blijkt bovendien dat woestijn stof uit de Sahara zover als Nederland kan waaien. In hoeverre in dit stof ook nematoden voorkomen is nog niet onderzocht.

2.2.3. Hogere luchtlagen

Edwards (1988) beschrijft alpine arthropoden die in de eolische zone leven en afhankelijk zijn voor hun voedsel van door de wind meegevoerde organismen. Hoewel in de literatuur alleen gesproken wordt over diptera, aphidae, coleoptera, hymenoptera en "ballooning" spinnen, als componenten van deze 'fallout', is er geen reden om aan te nemen dat in deze zones geen (anabiotische) nematoden zweven, die vast lopen op de sneeuwvlakten, op hun dispersieroute. Dat nematoden niet gevonden zijn in deze eolische luchtlagen, kan een gevolg zijn van de onderzoeksmethoden. Er komen veel insectensoorten zoals vlinders, langpootmuggen en kevertjes voor op sneeuwvlakten in de Alpen (mond. med. R. de Goede), die daar leven, of passief in hogere luchtlagen meegevoerd zijn en hier gestrand. Of op sneeuwvlakten ook nematoden voorkomen is niet bekend. In ieder geval lijkt een winterexpeditie naar de Alpen geoorloofd om dit uit te zoeken!!

2.2.4. Anthropogeen transport

Kuiper (1977) noemt dispersie van aaltjes door transportmiddelen als niet onderzochte bron voor infectie door planteparasitaire nematoden. Ook vrij-levende nematoden die aan de oppervlakte van de bodem voorkomen zullen door landbouw- en andere voertuigen gemakkelijk verspreid kunnen worden. Grazend vee zal wellicht ook een rol in de dispersie spelen.

Zoals hierboven al vermeld, zijn volgens Carroll & Viglierchio (1981) landbouwmachines te vergelijken in hun opstuivend effect op bodemdeeltjes met wind die over grote gebieden blaast, alleen is die wind niet meer nodig. Volgens hun berekeningen kunnen lichte juveniele stadia tot 3 km, zware vormen tot 1 km en eitjes tot 0,6 km van de bron gedeponneerd worden. Ook hier geldt dat de resultaten alleen door berekeningen en niet proefondervindelijk zijn vastgesteld.

2.2.5. Transport door/over de bodem

Zoals al in de inleiding naar voren is gekomen kon uit het onderzoek van Kappers en van Esbroek geconcludeerd worden dat nematoden waarschijnlijk uit de lucht kwamen en niet door de bodem waren gemigreerd vanuit de weidegrond-kern. Deze conclusie wordt versterkt door onderzoek Alphey & Boag (1987) aan plantenparasieten. De laatste auteurs vinden na fumigatie geen laterale of verticale migratie, maar vermenigvuldiging vanuit bestaande residuele nematoden-populaties. Hierboven zijn verschillende manieren beschreven hoe nematoden zich door de lucht kunnen verspreiden. In de volgende twee paragrafen zal kort ingegaan worden op relevantie van, en de factoren van invloed op transport in de bodem.

Aktief

Nematoden kunnen zich door de bodem verplaatsen door een dunne waterfilm die bodemdeeltjes bekleedt. Zij leggen dan 1-2 m per jaar af (Wallace, 1963). Deze afstanden zijn niet relevant in het migreren naar een andere habitat.

Er zijn een aantal situaties denkbaar waarin actieve beweging door de bodem van belang kan zijn in het kolonisatiesucces van gereinigde grond door nematoden, b.v.:

- . In een steriele bodem zullen binnen zeer korte tijd (enkele uren) bacteriën en schimmels terechtkomen, die koloniën vormen en als voedsel kunnen dienen voor de eerste pioniernematoden. Omdat de bacteriekoloniën echter in het begin in lage concentraties voor zullen komen, is het van belang dat de nematoden, aangetrokken door de bacteriën (Andrew & Nicholas, 1977) goed door de bodem kunnen bewegen.
- . Wanneer gereinigde grond wordt aangebracht bovenop een bestaande bodem, waar in de bovenlaag al nematoden voorkwamen, is het van belang dat de nematoden zich door de gereinigde grond naar boven kunnen bewegen, om uiteindelijk de nieuwe bovenlaag te bezetten. Dit geldt ook voor de situatie waarin gereinigde grond gemengd wordt met op de lokatie aanwezige grond. Pinkerton et al. (1987) heeft het vertikale migratie gedrag van enkele Meloidogyne soorten

heeft het vertikale migratie gedrag van enkele Meloidogyne soorten onderzocht na fumigatie. Dergelijk migratieonderzoek aan vrijlevende bodemnematoden is niet gevonden.

Factoren van invloed op beweging van nematoden door de bodem: Wallace (1963) geeft een aantal factoren aan die bepalend zijn voor de mobiliteit van plante-parasitaire nematoden in de bodem:

- **temperatuur** (varieert tussen 10°C en 30°C afhankelijk van de soort).
- **vochtgehalte** in relatie tot poriegrootte en zuigkracht. Nematoden zijn aangewezen op water voor beweging. (Wallace, 1958a en Nielsen, 1949, in Wallace, 1963). Poriëngrootte is echter ook van belang, want zij moeten groot genoeg zijn voor de breedte van de nematode; in de praktijk komt dit erop neer dat de optimale deeltjesgrootte 1/3 van de lengte van de nematode is. Uit fig. 5 blijkt dat Heterodera schachtii in drie bodems met verschillende poriegrootte het verste beweegt in de bodem met fractie 150-250 μ , terwijl Ditylenchus dipsaci grotere mobiliteit vertoont in de 250-500 μ fractie. Dit verschil in optimale deeltjesgrootte tussende soorten ligt waarschijnlijk aan de lengte van de nematoden. D. dipsaci is 1mm lang en H. schachtii is 0,5 mm lang.

Fig. 5. Uit Wallace, 1963.

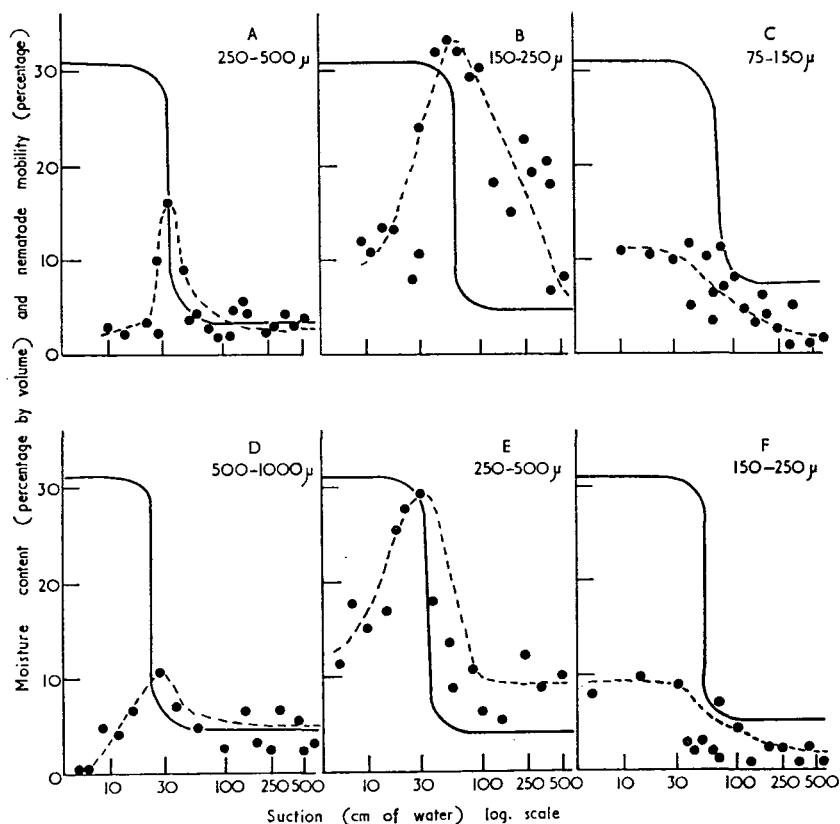


FIG. 42. Horizontal migration of *Heterodera schachtii* (a, b and c) and *Ditylenchus dipsaci* (d, e and f) through different fractions of Woburn soil at different suctions. Values on the ordinates refer both to moisture content and mobility. Each point is the mean of two replicates. (After Wallace, 1958b.)

De zuigkracht moet niet te laag zijn, omdat anders de poriën vollopen met water, waardoor er te weinig zuurstof beschikbaar is; hierdoor neemt de aktiviteit van de nematoden af.

In fig 5 zijn voor verschillende bodemfracties vochtgehalte en mobiliteit van nematoden uitgezet tegen de zuigkracht in de bodem. In A, B, D en E treedt maximale mobiliteit op op het buigpunt van de vochtlijn. Alleen in C en F blijkt de poriegrootte limiterend te zijn. Op het buigpunt is er geen water in de poriën en alleen een dunne waterfilm waar de deeltjes elkaar raken. Wanneer de zuigkracht te hoog is, is de film te dun voor beweging. Het vochtgehalte moet daarom tussen verzadigd en droog in liggen om optimale beweging mogelijk te maken. Waternematoden kunnen zich echter ook redelijk goed verplaatsen.

- . bodemtype is natuurlijk medebepalend voor de bovengenoemde factoren. Van belang zijn v.n.l. deeltjes- en poriegrootte. Soms spelen chemische factoren ook een rol in de beweging.
- . percolatie van water door de bodem kan in sommige gevallen ook migratie beïnvloeden. Pinkerton et al. (1987) vinden dat opwaartse migratie van juveniele stadia van Melodiogyne spp toeneemt met neergaande percolatie van water.

Passief

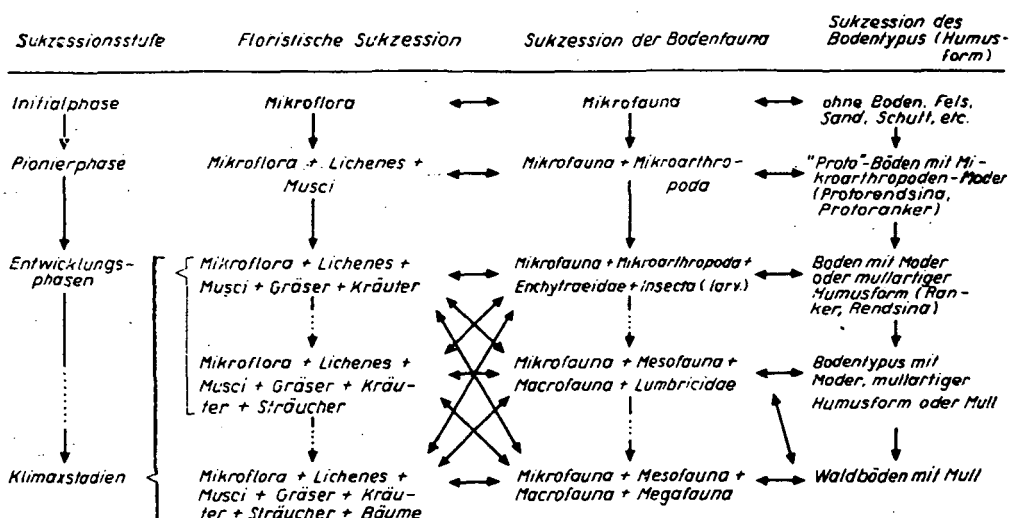
Nematoden kunnen meegevoerd worden door wegstromend regenwater, of door afspoeling van bladeren, met irrigatie water, (Wallace, 1963; Kuiper, 1977; Bongers, 1987 e.a.); met percolerend water (Wallace, 1963). Van algen, bacteriën en schimmelsporen is bekend dat zij naar diepere lagen kunnen worden gevoerd door percolerend water (Burgess, 1958, in Wallace, 1963). Hoewel nematoden groter zijn is er toch reden om aan te nemen dat zij ook meegevoerd worden (Peters, 1953, in Wallace, 1963). De nematode moet zich wel actief oriënteren in de stroom, om niet achter bodemdeeltjes te blijven steken. Nematoden komen ook in grondwater voor. Dit wordt ook door waarnemingen bevestigd (mond. med. J. Noteboom). Ook kunnen nematoden lange tijd in anaerobiose gaan, waarbij het metabolisme bijna stopgezet wordt (Wharton, 1986). Dit geeft de betreffende soorten de mogelijkheid om dit milieu te overleven.

3. (RE)KOLONISATIE EN SUCCESSIE

3.1. Steriele bodem

De snelheid waarmee kolonisatie plaatsvindt en de richting van de successie die erop volgt is afhankelijk van vele factoren (b.v. aanwezigheid organisch stofgehalte, abiotische factoren in de bodem, enz). Rusek (1978) geeft in schema weer de samenhang tussen de ontwikkelingen in de bodem en biotische successie die plaatsvindt in de ontwikkeling van een terrestrisch ecosysteem. Het schema is hieronder gepresenteerd.

Schema 1



Schematische Darstellung der Zusammenhänge zwischen der sukzessiven Bodenentwicklung und den biotischen Sukzessionen während der Entwicklung der Ökosysteme.

In afwezigheid van voldoende organisch materiaal, zullen algen, cyanobacteriën, en later in de pioniersfase mossen en korstmossen kunnen groeien. Deze organismen zijn in staat de stikstof die via regenwater neervalt te binden. In het eerste successiestadium kan het inmiddels ontstane mineraalsubstraat gekoloniseerd worden door micro- en meioflora en -fauna. Hiertoe behoren o.a. de aquatische bodemdieren als protozoën, nematoden, rotatoria en tardigrada. Daar in een open systeem, zonder begroeiing, de temperatuur sterk kan schommelen, moeten deze vroege kolonisten hier goed aan aangepast zijn. De organismen in deze fase kenmerken zich door een korte levenscyclus en veel nakomelingen (z.g.n. r-strategen).

Hoewel door deze eerste organismen de bodem (micro)structuur nog niet echt beïnvloed wordt, komen er wel veranderingen in het milieu waardoor de overlevingskansen van minder opportunistische soorten toeneemt.

Ook zal het gehalte aan beschikbare nutriënten toenemen door sterfte. Hierdoor kunnen arthropoden zich gaan vestigen en zaadjes gaan kiemen. Uiteindelijk ontwikkelt zich een humuslaag, worden de klimaatswisselingen minder groot en kunnen K-strategen (met een langere levenscyclus) zich handhaven.

Het hierboven en in schema 1 geschetste, theoretische successieproces gaat uit van een steriele bodem, zonder enige structuur en organisch stofgehalte. Dit is in zekere zin vergelijkbaar met een thermisch gereinigde bodem. Deze grond is immers aan zulke hoge temperaturen blootgesteld dat er geen organisme meer in voor kan komen en de bodemstructuur verdwenen is. In de praktijk bereiken de organismen uit de verschillende stadia natuurlijk niet in die volgorde het nieuwe terrein zullen bereiken. Binnen enkele dagen na opbrengen van steriele grond zullen organismen als collembolen, mijten en nematoden door de lucht aangedragen worden (Huhta et al., 1979; Hutson, 1980; Visser, 1986). Toch zal hun kolonisatiesucces afhangen van het stadium waarin de bodem zich bevindt en van hun mate van ecofysiologische aanpassing daaraan (Rusek, 1978; Edwards, 1988).

Corrigerende maatregelen

Onder natuurlijke omstandigheden vindt de ontwikkeling van het ecosysteem plaats door de zeer geleidelijke opbouw van een nutriëntencyclus. Dit systeem kan ook versneld op gang gebracht worden door het te 'motiveren'. Er zijn verschillende corrigerende maatregelen die kunnen worden getroffen om een steriele bodem sneller tot ontwikkeling te laten komen.

Een voorbeeld hiervan is toevoeging van organische mest aan thermisch gereinigde grond (Kappers en van Esbroek, 1988; van Beelen et al, 1988). In de proefopstelling beschreven in de inleiding van dit rapport, is door Kappers en van Esbroek gekeken naar de toename van nematoden in de gereinigde grond t.o.v. de 'gezonde' weide grond. In figuur 6 staan de resultaten van de nematoden tellingen: links zonder en rechts met culterra korrels. De 'core' is de kern met weidegrond; in concentrische ringen hier omheen zijn respectievelijk zone 1, 2 en 3 onderscheiden.

Uit fig 6 blijkt dat de hoeveelheid nematoden in zone 2 en 3 met culterra korrels veel hoger is dan de nematoden-dichtheid in zone 2 en 3 zonder korrels.

Waarschijnlijk konden de nematoden in gereinigde grond zich zonder korrels door voedselgebrek minder goed handhaven en vermenigvuldigen.

Door van Beelen et al. (1988) is gekeken naar het verloop van bacterieaantallen in de proefopstelling van Kappers & van Esbroek, (1988). Zij vinden dat de gereinigde grond in omheiningen met weidegrondkernen meer bacteriën bevat dan de omheiningen met alleen maar gereinigde grond. Verder heeft toevoeging van culterra korrels nauwelijks invloed op de bacterie-aantallen. Wellicht hadden de bacteriën genoeg aan de geringe hoeveelheid organische stof in de gereinigde grond en konden de bestaande kolonies in de weidegrond zich lateraal verspreiden naar de gereinigde grond.

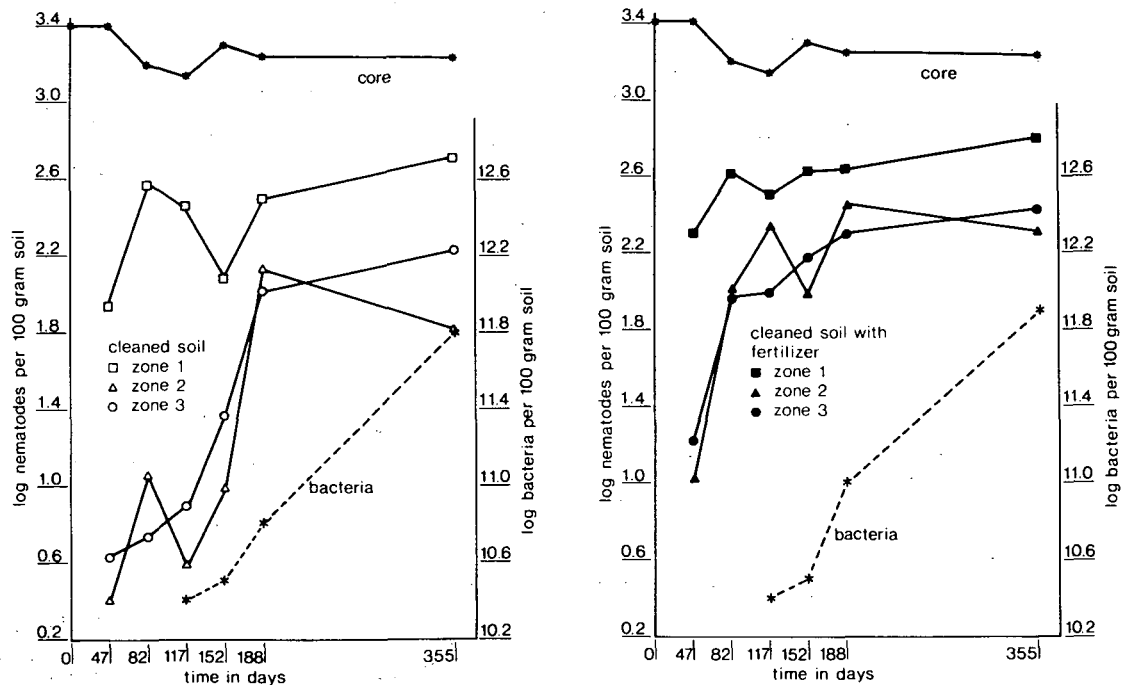


fig 6. Toename in dichtheid van nematoden in thermisch gereinigde grond (per 100g gedroogde grond), naar Kappers & van Esbroek, 1988.

Over de invloed van opmenging van steriele grond met bodemverbeterende middelen op kolonisatie door nematoden, is verder geen literatuur gevonden. Het ligt echter voor de hand dat wanneer de grond opgemengd wordt met dierlijke mest of compost van plantaardige oorsprong dat kolonisatie aanzienlijk versneld zal worden.

In beide gevallen zullen uit de lucht aangevoerde organismen zich beter kunnen vestigen, door het reeds aanwezige organische materiaal; ook zullen de aanwezige bacteriën een bron van voeding zijn. Met dierlijke mest zouden ook al enkele nematodensoorten in de bodem geïntroduceerd kunnen worden. Bij composteren lopen de temperaturen zo hoog op dat de kans klein is dat hierin nog andere levende organismen dan bacteriën voorkomen.

Nematoden soortensamenstelling

In het onderzoek van Kappers & van Esbroek (1988) zijn op verschillende momenten gedurende het jaar dat de proef in heeft gestaan, monsters genomen. De soortensamenstelling van nematoden wordt momenteel bepaald.

De tot nu toe gevonden soorten lijken overeen te komen met de soorten die volgens de z.g.n. 'Maturity Index' (door Bongers et al., 1989 genoemd) in het eerste stadium van kolonisatie verwacht worden (Kappers, mond. med.).

De betekenis van de 'Maturity Index' is als volgt. Wanneer het mogelijk zou zijn een indicator-waarde aan afzonderlijke soorten of geslachten toe te kennen, zou wellicht door een gewogen gemiddelde van aanwezige soorten en geslachten in een bepaalde bodem te berekenen, een uitspraak gedaan kunnen worden over de mate van rijpheid of 'maturity' van een (herstellende) bodem. Het kan hier a) een, door thermische reiniging geheel gesteriliseerde, bodem betreffen of b) een door biologische reiniging of grondontsmetting verstoorde bodem.

Een belangrijk verschil tussen a) en b) is de afwezigheid in a) van iedere vorm van leven. In b) kan het organisch stofgehalte of het bacteriegehalte nog hoog zijn; ook kunnen er nog populaties van nematoden in aanwezig zijn. Herstel in thermisch gereinigde grond zal derhalve veel langer duren (in de orde van 3 jaar, volgens Bongers et al., 1989) dan in biologisch gereinigde of ontsmette grond ($\pm$ een jaar).

Wellicht dat door toevoeging van bodemverbeterende middelen aan thermisch gereinigde grond herstel hierin aanzienlijk versneld kan worden.

In bijlage A is een voorlopige lijst van nematoden gegeven ingedeeld in 5 indicator groepen van 1, 'colonisers' tot 5, 'persisters', zoals weergegeven in Bongers et al (1989).

In tabel 2 staan de belangrijkste kenmerken van colonisers tegenover die van persisters.

Tabel 2.

Kenmerk	colonisers	persisters
reproductie const. levenscyclus	hoog kort	laag lang
gevoeligh. voor fys./chem. versto- ringen	gering	groot
droogte resistent	wel	niet
voorkomen	kortstondige habitats	stabiele habitats

Uit de tabel in bijlage A blijkt dat de meeste 'colonisers' te vinden zijn onder de families Rhabditidae, Panagrolaimidae, Buronematidae en Monhysteridae. Hiervan zijn de Rhabditidae de meest bekende pioniers (Poinar, 1983, e.a.). Het onderzoek van Gaur (1988) wijst erop dat Rhabditidae goed in staat zijn snel gereactiveerd te raken, na anhydrobiose, en lang levensvatbaar te blijven; dit is een essentiële eigenschap voor pioniersoorten, zoals ook blijkt uit tabel 3.

Hoewel de lijst van Bongers et al. maar een eerste aanzet is tot het indelen van soorten volgens het successiestadium waarin zij te verwachten zijn, geeft het een raamwerk van waaruit onderzoeken van verschillende auteurs naar kolonisatie door nematoden beschouwd kunnen worden. Een herziening van deze indeling is momenteel in voorbereiding (Bongers, in press).

Hieronder worden enkele onderzoeken aangehaald naar kolonisatie van bodem/substraat dat levende organismen bevat.

Een extreem voorbeeld van kortstondige habitats zijn koeievlaaien. Sudhaus, (1981); Sudhaus et al, (1987); Poinar (1983) behandelen het kolonisatieproces van deze voedselrijke habitats en benadrukken daarbij vooral de rol van phoresie in de aanvoer van nematoden.

Sudhaus et al. (1988) vinden in de loop van 24 dagen na ontstaan van koeievlaaien, de meeste individuen in de genera *Diplogaster* (familie *Diplogasteridae*) en met name *Diplogaster faecalis*; *Panagrolaimus* sp (familie *Panagrolaimidae*); *Protorhabditis oxyuroides* (familie *Rhabditidae*). De *Diplogasteridae* worden in de tabel van Bongers (in press) ingedeeld met een 1.

De nematoden komen allen via phorese aan (zie hoofdstuk 2.2.1.). De successie van soorten (door Sudhaus et al geïnterpreteerd als "Strategie der Konkurrenzvermeidung"), was binnen enkele genera duidelijk. (zie bijlage b).

Huhta et al (1979) onderzochten kolonisatie en successie in verschillende mengsels van zuiveringsslib, rijk aan bacteriën en boomschors. De aantallen nematoden namen in de eerste week al sterk toe, maar namen later weer af; ze bleven echter hoger dan in de controle 'gezonde' bodems. Na controle bleek dat grote aantallen nematoden al aanwezig waren in het slib voor zuivering. Het blijkt dat eitjes van sommige soorten nematoden het zuiveringsproces kunnen overleven, hoewel niet wordt uitgesloten dat zij tijdens het drogen in het slib gekomen zijn.

De volgende soorten werden als de eerste bewoners van de lokaties gevonden: *Rhabditis* cf. *inermis*; *Pelodera* cf. *chitwoodii*; *Pelodera* sp; *Diploscapter coronata*; en verschillende soorten *Diplogasteridae*. Een soort die tot drie jaar na ontstaan van de locaties bleef voorkomen is *Rhabdita oxycera* (in de tabel van Bongers et al (1989) ingedeeld met een 1). In de latere stadia van successie werden gevonden: *Acrobeloides* cf. *nanus*, *Aphelenchoidae*, spp en *Cephalobus persegnis*. Deze genera zijn in de tabel van Bongers et al (1989) met een 2 ingedeeld.

Volgens verschillende auteurs geciteerd door Huhta et al. (1979) zijn de soorten die als eerste bewoners in het slib werden aangetroffen, niet algemeen in normale bodems, maar komen ze vooral voor in dierlijke en compost.

De door Sudhaus et al, (1987) en Huhta et al (1979) gevonden kolonisten, die alleen (m.u.v. de *Diplogasteridae*) ook in de tabel van Bongers et al. ook als 'colonisers' aangegeven staan, zouden wel eens resistent kunnen zijn niet allen tegen uitdroging, maar ook tegen de gehalten aan toxische stoffen die voorkomen in verse koeievlaaien respektievelijk voor de gasen als CO₂, NH₂ en H₂S die door de aktiviteit van slibbewonende bacteriën worden geproduceerd. (zie ook van Esbroek, 1988).

In de inleiding is al naar voren gebracht dat in thermische gereinigde grond vaak nog zware metalen in beschikbare vorm aanwezig zijn (Adema et al, 1988). Voor een aantal pioniersoorten hoeft dit dus geen probleem te zijn. Hoe de successie verder verloopt hangt in zekere mate af van het verloop van de beschikbaarheid van de zware metalen. Hoewel de voorgaande redenering speculatief is, mag de rol van contaminanten in het verloop van het kolonisatieproces van thermisch gereinigde gronden niet over het hoofd gezien worden.

Uit het, in dit hoofdstuk gegeven, literatuuroverzicht moge blijken dat er toch enige consistentie lijkt te zijn in de genera die als eerste in een nieuwe habitat verschijnen. Overigens staat het onderzoek naar kolonisatie en herstel van steriele respektievelijk herstellende bodems nog maar aan het begin.

4 ONDERZOEKSMETHODEN

In dit hoofdstuk worden een aantal, in de literatuur beschreven, methoden gepresenteerd die relevant zijn in het onderzoek naar dispersie van en kolonisatie door nematoden. In 4.3. en 4.4. worden ook enkele methoden behandeld die respectievelijk in de aerobiologie en de entomologie worden gebruikt.

4.1. Nematoden uit de lucht

In het onderzoek naar met de wind meegevoerde nematoden zijn door een aantal auteurs verschillende, zeer eenvoudige methoden beschreven. Orr & Newton (1971) gebruikten metalen buizen, 15 cm in diameter gesmeed in grote holle vaten. De twee buizen overlappen elkaar in het midden. Stofmonsters werden verzameld in glazen potten of plastic zakken, onderaan het vat. De ingangen van de buizen bevonden zich 2 meter boven de grond. Door een windvaan aan de opstelling te bevestigen werd gezorgd dat de val steeds in de windrichting stond. Monsters uit de vallen werden geïncubeerd bij kamertemperatuur voor vier weken. Nematoden werden door centrifugeren verzameld.

Krnjaic & Krnjaic (1970) gebruikten vallen bestaande uit een metalen lijst (straal 10 cm) met een nylon zak eromheen, op een houten paal (0,5 - 1,5 m hoog) die in het zand gestoken werd. Gezorgd werd dat de zak steeds in de richting van de wind hing. Met behulp van de Oostenbrink methode werden de nematoden gescheiden van het stof.

Gaur (1988) beschrijft niet de methode die hij toepast om de nematoden te vangen; het enige dat hij vermeldt is dat de vallen 5 meter boven de grond geïnstalleerd werden.

4.2. Nematoden uit de bodem

In het onderzoek naar dispersie van nematoden moet een extractiemethode toegepast worden die alle vormen, waarin nematoden zich kunnen verspreiden, doorlaat. Oostenbrink (1971) pleit voor de ontwikkeling van een universele methode van extractie van allerlei soorten en stadia van actieve en inactieve nematoden.

De extractiemethode die o.a. op het RIVM wordt gebruikt, bestaat uit een trechter, een aantal zeven van verschillende fijnheid en een filter. Het nadeel van deze methode is dat hij niet kwantitatief is (deze bestaat niet) en dat gedroogde nematoden en eitjes niet teruggevonden worden. Op de Vakgroep Nematologie in Wageningen worden verschillende extractiemethoden toegepast, waaronder de hierboven methode en een flotation-methode met MgSO_4 (voornamelijk gebruikt voor zoetwaternematoden en inactieve stadia).

Gooris & d'Herde (1972, in 's Jacob & van Bezooijen, 1984) hebben een methode ontwikkeld voor extractie van actieve en niet-actieve vormen. Deze heet 'centrifugal flotation'. Na extractie volgens b.v. de Oostenbrink methode, wordt het monster gecentrifugeerd; vervolgens wordt MgSO_4 toegevoegd en opnieuw gecentrifugeerd. Het supernatans wordt dan over een beker met water gehouden en door een 10 m-zeef gegoten.

Door Freckmann et al (1975) is een standaard extractiemethode ontwikkeld gebaseerd op de 'sugar floatation technique' van Byrd et al, (1966 in Freckman et al, 1975).

Deze bestaat uit het extractie van in suikeroplossing geplaatste monsters. Na roeren van de monsters worden zij meerder malen door zeven van verschillende fijnheid gehaald. Het belangrijke voordeel van deze methode boven b.v. de Baermann-trechter methode ('s Jacob & van Bezooijen, 1984) is dat anhydrobiotische vormen geextraheerd worden; nematoden van alle grootte-klassen en trofische niveaus worden teruggevonden. In een latere publicatie (Freckman et al, 1977) werden i.p.v. suikeroplossing verschillende andere oplossingen getoetst op hun effect op de vorm van anhydrobiotische nematoden. Van de verschillende concentraties van sucrose, ethyleen glycol en KCl, bleek in 1,25 M sucrose de vorm en physiologische staat van de anhydrobiotische nematoden het beste bewaard te blijven (vergeleken met anhydrobioten uit monsters die vóór extractie gefixeerd waren met formaldehyde en glutaraldehyde). In fig. 7 zijn de vormen weergegeven, op verschillende tijdstippen na extractie in sucrose oplossing van 1,25 M. Rehydratie van nematoden na bewaren in 1,25 M sucrose bij 10°C voor 24 dagen, bleek na plaatsing in water 70% te bedragen. Zoals al in hoofdstuk 2.1. is vermeld werden alle levensstadia teruggevonden. Gaur (1988) maakt gebruik van een methode gebaseerd op die van Freckman et al (1977). De monsters werden gecentrifugeerd met een 1,5 M suiker oplossing en vervolgens gezeefd. Hierna werden de nematoden in water geplaatst om te kijken hoe zij gereactiveerd werden.

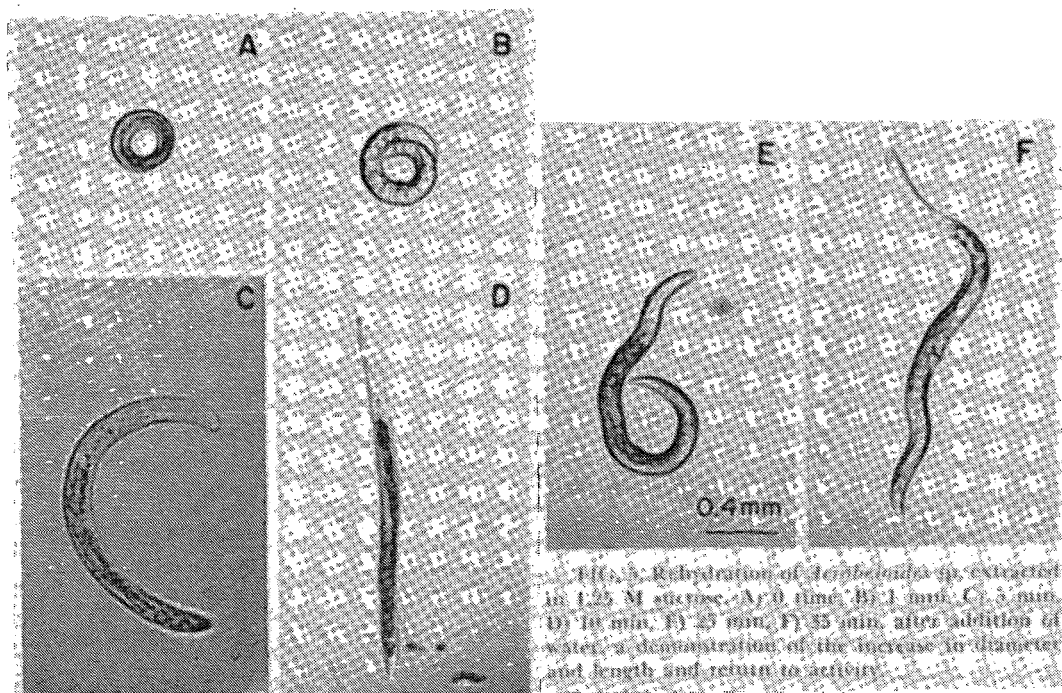


Fig. 7. Uit Freckman et al. 1977.

4.3. Luchtmonsteringsmethoden uit de aerobiologie.

Over het algemeen zijn aerobiologen geïnteresseerd in deeltjes die kleiner zijn dan nematoden, zoals sporen, pollen of microorganismen. Toch kunnen in apparaten ontworpen om pollen of sporen op te vangen ook nematoden terecht komen. Het is daarom relevant om een zo'n luchtval, de Burkard sporeval, hier te noemen. In fig. 8 staat het belangrijkste principe hiervan weergegeven. De val zuigt continu lucht aan met een snelheid van 10 l/min. De luchtsnelheid neemt toe bij doorgang van de kleine aanzuigopening. Hierna maakt de luchtstroom een draai. Alle deeltjes die een te grote traagheid hebben om de draai mee te maken, slaan neer op een cellofaanfilm. Deze is bedekt met een laagje vaseline en is aangebracht op een trommel die in de loop van een week helemaal ronddraait. Op de film kunnen, na kleuring, de pollenkorrels onder de microscoop geïdentificeerd worden (Driessen et al., 1988).

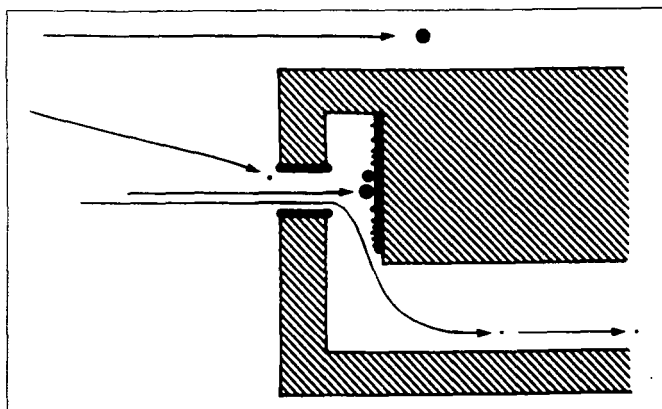


Fig. 8. Aspiratieprincipe zoals toegepast in de Burkard- en Hirst-spore-val. De partikels met een te groot moment slaan neer op de vaselinefilm.
(Uit: Driessen et al., 1988)

4.4. Luchtmonsteringsmethoden uit de entomologie

Er zijn talrijke voorbeelden van vallen die in de entomologie gebruikt voor het vangen van vliegende en niet-vliegende arthropoden. Southwood (1978) behandelt verschillende typen zuigvallen en vallen. Drie factoren van invloed op de keuze van het type zuigval dat gebruikt wordt zijn:

- . de weerstand van het te onderzoeken insect.
- . de heersende windsnelheden
- . de periodiciteit van voorkomen van het insect.

De zuigval die bij het IPO in Wageningen wordt gebruikt is de Rothamsted suction trap (Macaulay et al, 1988). (zie bijlage c).

Deze wordt gebruikt voor het monsteren van bladluizen.

Een andere techniek die door het IPO wordt toegepast is de Ashby trap, waarmee de lucht als het ware gezeefd wordt (Ashby, 1976). Door de Keuringsdienst in Wageningen worden de resten van de monsters uit deze vallen beoordeeld. (J. Prinsen, IPO, mond. med.)

Voor het vangen van 'balloonende' spinnen worden vaak plakvallen gebruikt (Yeargan, 1975).

5. CONCLUSIES VAN HET LITERATUURONDERZOEK

Bij het trekken van conclusies uit het, in hoofdstuk 2, 3 en 4 geïllustreerde literatuuronderzoek, moet in aanmerking worden genomen dat het onderzoek in korte tijd is uitgevoerd en derhalve belangrijke bronnen aan de aandacht kunnen zijn ontgleden.

Met deze slag om de arm kunnen vervolgens per, in de inleiding geformuleerde vraag, de volgende conclusies getrokken worden.

Conclusie 1. Dispersie.

Dispersie treedt voornamelijk op door de lucht. Onderzoek is gedaan naar de aard en soortensamenstelling van nematoden die door de wind worden getransporteerd. Door de wind getransporteerde nematoden zullen altijd in gedroogde, anhydrobiotische vorm meegevoerd worden; deze gedroogde vormen zijn ook bij uitstek geschikt om meegevoerd te worden door de wind. Hun vitaliteit na aankomst in een nieuw gebied zal echter wel afhankelijk zijn van de snelheid waarmee dehydratie heeft plaatsgevonden. Het is niet bekend welke soorten in anhydrobiose kunnen gaan; aangenomen wordt dat de pioniers hier het beste toe in staat zijn en soorten die voorkomen in substraten die vaak uitdrogen.

Wellicht worden nematoden ook in eolische luchtlagen (enkele kilometers hoog) meegevoerd. Hier is echter nog geen aanwijzing voor.

Een andere manier waarop nematoden door de lucht verspreid worden is door phoresie. Onderzoek naar dit transportmechanisme is voornamelijk m.b.t. de kolonisatie van koeievlaaien uitgevoerd. Het is bekend dat phoresie ook in andere habitats optreedt, bijvoorbeeld bij sommige schimmelingen. Phoresie treedt alleen op bij resistente 3e stadium larven: dauerlarven; bepaalde vormen van dauerlarven kunnen heen in weer zwaaien op zoek naar kevers of ander arthropoden om op mee te rijden.

Omdat nematoden maar beperkte afstanden af kunnen leggen door de bodem, kan deze wijze van verplaatsen geen belangrijke rol spelen in de dispersie. Wel kan passieve verplaatsing door of over de bodem een rol spelen, evenals door aanhangende modder aan landbouwmachines en vogels.

Conclusie 2. Kolonisatie.

Er is geen literatuur gevonden over kolonisatie van steriele bodems door nematoden. Wel is gevonden dat opmenging van thermisch gereinigde (steriele) grond de kolonisatie door nematoden doet toenemen.

De soortensamenstelling die onder kolonisten van respectievelijk gezuiverd havenslib en koeievlaaien voorkomen, vallen in de categorie 'colonisers' zoals die in een voorlopige 'maturity index' ingedeeld zijn.

Het is echter niet duidelijk of kolonisten van substraten waarin toxische stoffen voorkomen, hieraan specifiek zijn aangepast of dat zij resistent zijn tegen zowel fysische als chemische factoren.

Over de genera en soorten die de eerste kolonisten in de successie opvolgen is nog maar heel weinig bekend.

Conclusie 3. Onderzoeksmethoden.

De methoden die in de literatuur beschreven staan voor het vangen van nematoden uit de lucht, zijn zeer eenvoudig en zelf te bedenken. Onderzoek naar passieve verspreiding door of over de bodem met regenwater of irrigatiewater is veel onderzocht; hiervoor kunnen derhalve vermoedelijk bestaande onderzoeksmethoden gebruikt worden.

Er zijn vele extractietechnieken om actieve nematoden uit de bodem te halen; één techniek die gebruikt wordt is de 'sugar flotation'-methode'; een veelbelovender methode flotation met $MgSO_4$. Een voor dit onderzoek wellicht relevante vangtechniek die in de aerobiologie gebruikt wordt om pollen uit de lucht op te vangen, is de Burkard sporeval. In de entomologie worden zeer veel verschillende technieken gebruikt, waarvan de Ashby trap misschien te gebruiken is voor nematoden.

6. VOORSTELLEN VOOR ONDERZOEK IN HET KADER VAN EHBG

De volgende vragen kunnen nu, in voorbereiding op experimenteel onderzoek in het kader van het project "Ecologisch herstel van gereinigde bodems", gesteld worden.

1. Welke soorten nematoden worden door de lucht getransporteerd. Zijn dit over het algemeen pioniersoorten zo ja, welke soorten vormen een uitzondering.
2. Worden nematoden in hogere luchtlagen in een vorm van cryptobiose meegevoerd over grote afstanden, net als vele arthropoden in de eolische zone ?
3. Hoe algemeen is phorese. Is dit een transportmechanisme dat ontstaan is uit afhankelijkheid van bepaalde soorten nematoden van een milieu dat rijk is aan organische stof (koeievlaaien).
4. Wat is de invloed van verschillende typen bodemverbeterende middelen op snelheid en richting van kolonisatie door nematoden.
5. Wat is de invloed van contaminanten die in beschikbare vorm aanwezig blijven na reiniging op de kolonisatie door nematoden ?

ad 1. Naast verdergaand literatuuronderzoek, zou deze vraag beantwoord kunnen worden door te onderzoeken welke vormen en soorten nematoden in bestaande vangtechnieken worden gevonden. Dit houdt in de praktijk in:

- . Dr. Spijksma, aerobioloog in Leiden, kan wellicht enkele oude celofaan tapes afdragen. Deze kunnen dan m.b.v. elementanalyse onder de elektronenmicroscopie geanalyseerd worden; kontaktpersoon hiervoor is de Heer J. Dormans, afdeling Pathologie van het RIVM.
- . Van de keuringsdienst in Wageningen kunnen resten van monsters van in de lucht gevangen organismen verkregen worden om te onderzoeken.
- . Onderzoeken van bodemonsters verkrijgen door de afstroming van regenwater over de rand van een metalen plaat. De monsters worden in Groningen genomen en door de heer Lagas, LBG, onderzocht m.b.t. het lot van bestrijdingsmiddelen in de bodem.
- . Tegelijkertijd kunnen nieuw te storten gereinigde bodems vanaf het begin bemonsterd worden en behulp van de actieve isolatiemethode van Oostenbrink.

ad 2. Ad hoc onderzoek van overgewaaid woestijnstof en organismen die voorkomen op sneeuwvelden zou hier een antwoord op kunnen geven.

ad 3. Literatuuronderzoek zal deze vraag voor een belangrijk deel kunnen beantwoorden.

ad 4. Hiertoe kunnen proefveldjes ingericht worden met verschillende mengsels van gereinigde grond en bodemverbeterende middelen.

ad 5 Een proef moet ontworpen worden waarin het effect van verontreinigingen in gereinigde bodems gemeten kan worden.

De hierboven genoemde suggesties zijn voorstellen, die verder uitgewerkt kunnen worden.

LITERATUUR

- Alphey, T.J. & B. Boag, 1987. Observations on the reestablishment of nematodes in soil after fumigation. *Crop Research* 27 (2) 131-138.
- Andrew, P.A. & W.L. Nicholas, 1976. Effect of bacteria on dispersal of Caenorhabditis elegans (Rhabditidae). *Nematologica* 22 (4): 451-461.
- Anonymous, 1978. Air sampling instruments for evaluation of atmospheric contaminants. 5th edition. American conference of Governmental Industrial Hygienists., Cincinnati, Ohio.
- Anoniem, 1982. Voorlopig indicatief meerjarenplan bodem 1984-1988. Tweede Kamer, zitting 1982-1983, 17600 hoofdstuk XI, nr. 130.
- Ashby, 1976. An aphid trap used in citrus-vector studies. *The New Zealand Entomologist* 6: 187.
- Beelen, P. van, A.K. Fleuren Kemilä, M.J. 't Hart, M.L.P. van Esbroek, F.I. Kappers. The recolonisation by bacteria of thermically cleaned soil. In: K. Wolff, W.J. van den Brink, F.J. Colon (eds), *Contaminated Soil '88*: 853-856. Kluwer academic publ.
- Bongers, A.M.T., 1988. De nematoden van Nederland. Een identificatietabel voor de in Nederland aangetroffen zoetwater- en bodembewonende nematoden. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging.
- Bongers, A.M.T., R.G.M. de Goede, F.I. Kappers, R. Manger, 1989. Ecologische typologie van de Nederlandse bodem op basis van de vrijlevende nematodenfauna. Verslag van het project "het functioneren van nematoden in bodemecosystemen". RIVM rapport nr. 71862002.
- Bongers, A.M.T., in prep. The Maturity Index: An ecological measure of environmental disturbance nematode species composition.
- Brockmann, W., H. Koehler, T. Shiefer, 1980. Recultivation of refuse tips: soil ecological studies. In: D.L. Dindal (Ed). *Soil Biology as related to land use practices. Proceedings of the VII International Zoology Colloquium of the International Society of Soil Science (ISSS)*.
- Carroll, J.J. & D.R. Viglierchio, 1981. On the transport of nematodes by the wind. *J. of Nemat.* 13(4).
- Crofton, H.D., 1966. *Nematodes*. Hutchinson Univ. Lib., London.
- Crowe, J.H. & J.S. Clegg, (eds) 1978. *Dry Biological systems*. Academic Press.
- Crowe, J.H. & K.A. Madin, 1974. Anhydrobiosis in tardigrades and nematodes. *Transactions of the Am. Microscopical soc.* 93 (4): 513-524.
- Demeure, Y. & D.W. Freckman, 1981. Recent advances in the study of anhydrobiotic nematodes. In: B.M. Zuckerman & R.A. Rohde, *Plant Parasitic Nematodes*, 3:205-226.
- Demeure, Y., D.W. Freckman, S.D. van Gundy, 1979. Anhydrobiotic coiling of nematodes in soil. *J. of Nemat.* 11: 189-195.
- Driessen, M.N.B.M., J.W.M. Derksen, F.Th. M. Spieksma, E. Roetman, 1988. *Pollenatlas van de Nederlandse atmosfeer*. Drukkerij Onkenhout b.v., Hilversum.
- Edwards, J.S., 1988. *Life in the Biosphere*. Tree 3 (5).
- Esbroek, M.L.P. van, 1988. Voorkomen en successie van nematoden tijdens landfarming en rijping van havenslib. Rapportnr. 718602001. RIVM.
- Freckman, D.W., D.T. Kaplan, S.D. van Gundy, 1977. A comparison of techniques for extraction and study of anhydrobiotic nematodes from dry soils. *J. of Nemat.* 9(2).

- Freckman, D.W. & R.Mankau, 1977. Distribution and trophic structure in nematodes in desert soils. In: Lohm & Persson Eds). Ecol.bull. 25:511-514. "Soil Organisms as components of ecosystems".
- Freckman, D.W., R.Mankau, H.Ferris, 1975. Nematode community structure in desert soils: Nematode recovery. J.of Nemat., 7(4) 343-347.
- Gaur, H.S., 1988. Dissemination and mode of survival of nematodes in dust storms. Ind. J. of Nemat. 18 (1): 94-98.
- Hagvar, S., G. Abrahamsen, 1980. Colonisation by Enchytraeidae, Collembola, Acari in sterile soil samples with adjusted PH-levels. Oikos 34: 245-258.
- Huhta, V., E.Ikonen, P. Vilkkamaa, 1979. Succession of invertebrate populations in artificial soil made of sewage sludge and crushed bark. Annales zool. Fennici, 16(4): 223-270.
- Hutson, B.R., 1980. Colonisation of industrial reclamation sites by Acari, Collembola and other invertebrates. J. Appl. Ec. 17; 225-275.
- s'Jacob, J.J. & J. van Bezooijen, 1984. Manual for practical work in Nematology. Revised edition, L.H. Wageningen.
- Kappers, F.I., M.L.P. van Esbroek, 1988. Ecological recovery of decontaminated soil. In: K. Wolf, W.J. van den Brink, F.J. Colon (eds). Contaminated soil '88: 849-851. Kluwer academic publ.
- Krnjaic, D.J. & S. Krnjaic, 1970. Dispersion of nematodes by wind. Xth International symp. Nem. Eur. in Pescara.
- Kuiper, K., 1977. Introductie en vestiging van planteparasitaire aaltjes in nieuwe polders in het bijzonder Trichodorus teres. Proefschrift. H. Veenman, & Zonen b.v., Wageningen.
- Macaulay et al., 1988. The Rothamsted Insect Survey '12 metre' suction trap. Bull. ent. Res. 78: 121-129.
- Meijer, J., 1975. Carabid (Coleoptera: Carabidae) migration studied with Laboulbeniales (Ascomycetes) as biological tags. Oecologia 19: 99-103. In: Colonisation of the Lauwerszeepolder by some elements of the arthropod fauna. (thesis).
- Nicholas, W.L., 1984. The biology of free-living nematodes. Clarendon Press. Oxford: 95-99.
- Nielsen, C.O., 1969. Soil Biology : 198-211.
- Oostenbrink, M., 1971. Comparison of techniques for population estimation of soil and plant nematodes. In: IBP Handbook 18: 72-82.
- Orr, C.C. & O.H. Newton, 1971. Distribution of nematodes by the wind. Plant Disease report, 55(1): 61-63.
- Pinkerton, J.N., H. Mojtahedi, G.S. Santo, J.H. O'Bannon, 1987. Vertical migration of Meloidigyne chitwoodii and M. hapla under controlled temperature. J. of Nemat. 19(2): 152-157.
- Poinar, G.O., Jr., 1983. Natural History of Nematodes. Prentice Hall, Inc. New Jersey: 95-165.
- Riddle, D.L., J.W. Golden, P.S. Albert, 1987. Role of dauer larvae in survival of Caenorhabditis elegans. In: J.A. Vech & D.W. Dickson (eds). Vistas on Nematology. A commemoration of the 25th Anniversary of the society of nematologists. Soc. of Nem. Inc. Hyattsville, Maryland. 174-180.
- Rusek, J., 1978. Pedozootisch Sukzession während der Entwicklung van Okosystemen. Pedobiologia, 18: 426-433.
- Simons, W.S., 1973. Nematode survival in relation to soil moisture. Mededelingen Landbouw Hogeschool, Wageningen. 73 (3).
- Southwood, T.R.E., 1978. Ecological Methods, with particular reference to the study of insect populations. London, Chapman and Hall.
- Sudhaus, W. et al., 1988. Beziehungen zwischen Nematoden, Coleopteren und Dipteren in der Sukzession beim Abbau von Kuhfladen. Pedobiologia 31: 305-322.

- Tamis, W., 1988. Ecologische herstelbaarheid van gereinigde bodems. Een inventarisatie van veldlokaties en verkennend onderzoek naar het hergebruik van gesaneerde grond. CML Mededelingen, 42.
- Tilanus, R., 1988. Dispersie en kolonisatie van mijten, springstaarten, regenwormen en andere bodemmicrofauna: een literatuurstudie. Doct Scriptie CML-RUL.
- Usher, M.B., R.G. Boeth, K.E. Sparkes, 1982. A review of progress in understanding the organisation of communities of soil arthropods. *Pedobiologia*, 23: 126-144.
- Vaart, D. van der, H. van Vlisteren, 1988. Snelle transportmechanismen van bestrijdingsmiddelen naar het oppervlaktewater. Doct. Scr., Prof. van Hall Inst., Groningen.
- Visser, W.J.F., 1986. Ecologische herstelbaarheid van gereinigde bodems: voorsel voor een onderzoeksprogramma. CML-RUL.
- Wallace, H.R., 1963. *The Biology of Plant Parasitic nematodes*. London. Edward Arnold ltd.(publ.)
- Wharton, D., 1986. *A Functional biology of nematodes*. Croom Helm, London and Sydney.
- White, J.H., 1953. Windborne dispersal of Potato-root Eelworm. *Nature* 172: 686-687.
- Womersley, C., 1987. A reevaluation of strategies employed by nematode anhydrobiotes in relation to their natural environment. In: J.A. Veech & D.W. Dickson (eds). *Vistas on Nematology. A Commemoration of the 25 th anniversary of the Society of Nematologists*. pp 165-174. Soc. of Nem. Inc. Hyattsville, Maryland.
- Yeargan, K.V., 1975. Factors influencing the aerial dispersal of spiders. (Arachnida: Araneida). *J. of Kansas Ent Soc.* 48 (3).

BIJLAGEN

Bijlage A.

Voorlopige indeling van genera en soorten van nematoden in de 'maturity-index' opgesteld door Bongers et al. (1989). Momenteel wordt een nieuwe versie van deze indeling voorbereid (Bongers, in prep.)

ANGUINIDAE

- 1 Ditylenchus
- 1 Nothotylenchus
- 3 Pseudhalenchus

APHELENCHIDAE

- 1 Aphe'lenchus
- 2 Paraphelenchus

APHELENCHOIDIDAE

- 2 Anomyctus
- 2 Aprutides
- 1 Aphelenchoides
- 1 Bursaphelenchus
- 2 Laimaphelenchus
- 2 Seinura

RHABDITIDAE

- 1 Rhabditis
- 1 Pellioiditis
- 1 Phasmarhabditis
- 1 Curviditus
- 1 Cuticularia
- 1 Mesorhabditis
- 1 Bursilla
- 1 Pelodera
- 1 Coarctadera
- 1 Cruznema
- 1 Protorhabditis
- 1 Teratorhabditis
- 1 Dolichorhabditis
- 1 Rhabditoides

ALLOIONEMATIDAE

- 1 Rhabditophanes

DIPLOSCAPTERIDAE

- 1 Diploscapter

BUNONEMATIDAE

- 1 Bunonema
- 1 Rhodolaimus
- 1 Craspedonema

CEPHALOBIDAE

- 2 Cephalobus
- 2 Eucephalobus
- 2 Heterocephalobus
- 3 Acrobeles
- 2 Acrobeloides
- 3 Cervidellus
- 2 Chiloplacus
- 3 Acrolobus

OSSTELLIDAE

- ? Drilocephalobus

PANAGROLAIMIDAE

- 1 Panagrellus
- 1 Panagrolaimus

MYOLAIMIDAE

- 2 Myolaimus

TERATOCEPHALIDAE

- 3 Teratocephalus
- 3 Euteratocephalus
- 3 Metateratocephalus

DIPLOGASTERIDAE

- 2 Diplogasteritus
- 2 Demaniella
- 2 Butlerius
- 2 Monobutlerius
- 2 Metadiplogaster
- 2 Paroigolaimella
- 2 Diplogaster
- 2 Acrostichus

NEODIPLOGASTERIDAE

- 2 Diplenteron
- 2 Fictor
- 2 Pristionchus
- 2 Mononchoides
- 2 Pareudiplogaster
- 2 Glauxinema

TYLOPHARYNGIDAE

- 2 Tylopharynx

MONHYSTERIDAE

- 1 Monhystera
- 1 Eumonhystera
- 1 Geomonhystera

PLECTIDAE

- 2 Anaplectus
- 2 Plectus
- 2 Tylocephalus
- 2 Wilsonema

LEPTOLAIMIDAE

- 3 Chronogaster
- 3 Leptolaimus
- 3 Paraplectonema

HALAPHANOLAIMIDAE

- 3 Paraphanolaimus
- 3 Aphanolaimus

DIPLOPELTIDAE

- 3 Cyindrolaimus
- 3 Domorganus

RHABDOLAIMIDAE

- 3 Rhabdolaimus

CHROMADORIDAE

- 3 Chromadorina
- 3 Prochromadora
- 3 Punctodora

HYPODONTOLAIMIDAE

- 3 Chromadorita
- 3 Dichromadora

CHOANOLAIMIDAE

- 4 Choanolaimus

ACHROMADORIDAE

- 3 Achromadora

ETHMOLAIMIDAE

- 3 Ethmolaimus

CYATHOLAIMIDAE

- 3 Paracyatholaimus

DESMODORIDAE

- 3 Prodesmodora

MICROLAIMIDAE

- 2 Microlaimus

ODONTOLAIMIDAE

- 2 Odontolaimus

AULOLAIMIDAE

- 3 Aulolaimus
- 3 Pseudoaulolaimus

BASTIANIIDAE

- 3 Bastiania

PRISMATOLAIMIDAE

- 2 Prismatolaimus

IRONIDAE

- 4 Ironus

TOBRILIDAE

- 2 Tobrilus

TRIPYLIDAE

- 3 Tripyla
- 3 Trischistoma
- 3 Paratripyla

ALAIMIDAE

- 4 Alaimus
- 4 Amphidelus
- 4 Paramphidelus

BATHYDONTIDAE

- 4 Bathyodontus
- 4 Cryptonchus

MONONCHIDAE

- 4 Prionchulus
- 4 Clarkus
- 4 Mylonchulus
- 4 Granonchulus
- 4 Mononchus
- 4 Coomansus

ANATONCHIDAE

- 4 Anatonchus
- 4 Miconchus

NYGOLAIMIDAE

- 5 Aetholaimus
- 5 Nygolaimoides
- 5 Nygolaimus
- 5 Paravulvus

DORYLAIMIDAE

- 4 Dorylaimus

CHRYSONEMATIDAE

- 5 Chrysonemoides

THORNEMATIDAE

- 5 Prodorylaimium
- 5 Prodorylaimus
- 5 Mesodorylaimus
- 5 Laimydorus
- 5 Ecumenicus
- 5 Opisthodorylaimus

NORDIIDAE

- 3 Thornia
- 3 Pungentus
- 3 Longidorella
- 3 Enchodelus

QUDSIANEMATIDAE

- 4 Thonus
- 3 Eudorylaimus
- 3 Allodorylaimus
- 3 Epidorylaimus
- 2 Dorydorella
- 2 Microdorylaimus
- 5 Kochinema
- 4 Labronema

APORCELAIMIDAE

- 5 Paraxonchium
- 5 Torumanawa
- 3 Aporcelaimellus
- 5 Aporcelaimium
- 5 Aporcelaimus
- 5 Sectonema

BELONDIRIDAE

- 5 Axonchium
- 5 Dorylaimellus
- 5 Oxydirus

ACTINOLAIMIDAE

- 5 Paractinolaimus

DISCOLAIMIDAE

- 5 Carcharolaimus
- 5 Discolaimium
- 5 Discolaimus

LEPTONCHIDAE

- 3 Dorylaimoides
- 3 Leptonchus
- 3 Tylencholaimellus
- 3 Tylencholaimus
- 3 Doryllium

DIPHATHEROPHORIDAE

- 2 Diphtherophora
- 4 Tylolaimophorus

Bijlage B.

Successie binnen enkele genera van nematoden, die voorkomen in kolonisatieproces van koeievlaaien (Sudhaus et al., 1987).

Volgorde bij:

Diplogaster: Diplogaster levidentus D. stercorarius
D. similis D. faecalis.

en: Diplogaster bernensis D. gracilis D.
monhysteroides

Rhabditis : Rhabditis tretzeli Rh. coarctata
Rh. voelki Rh. buetschlii.

Bijlage C.

De 12,2 m lange Rothamsted suction trap, gebruikt bij het IPO, Wageningen. De figuur komt hier ook vandaan en is verstrekt door J. Prinsen.

