



# Påverkan av temperatur och fuktighet på växtparasitära nematoder

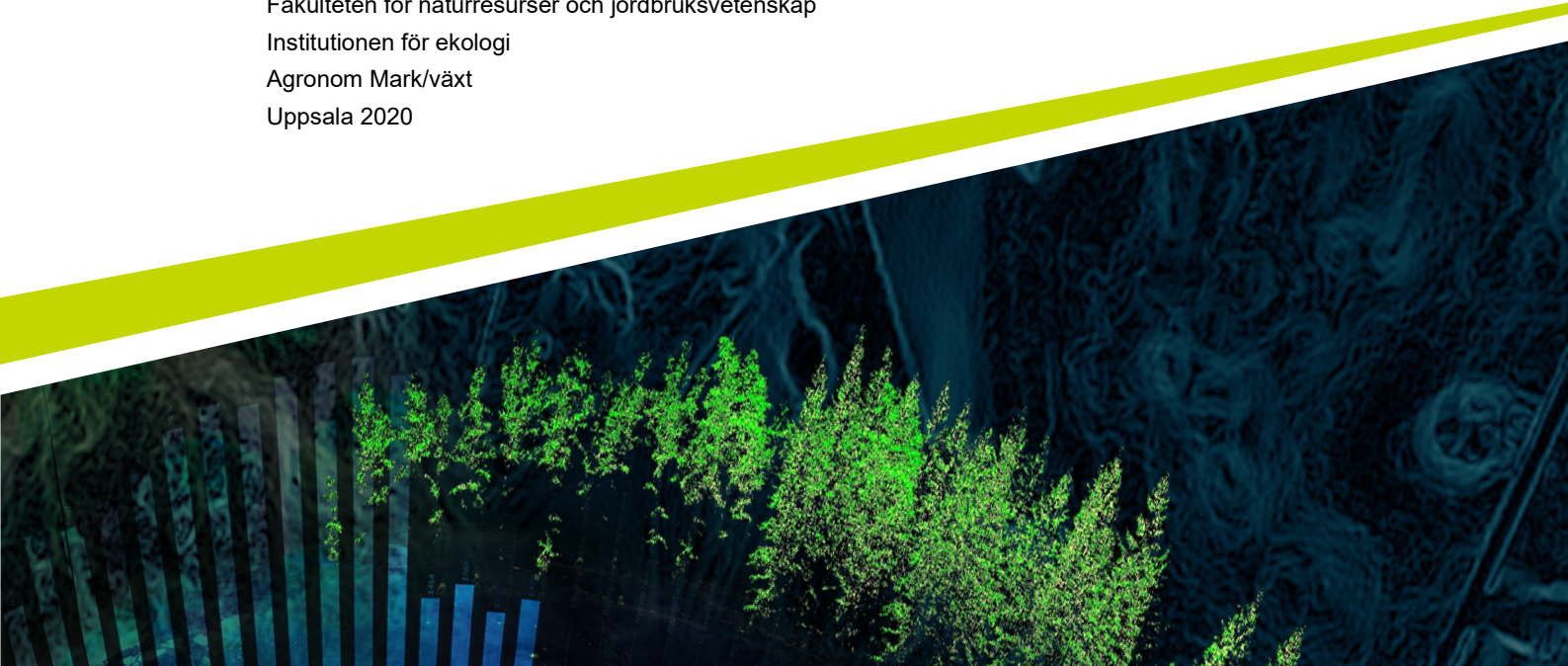
– förväntade effekter av pågående klimatförändringar

---

*Effects of temperature and moisture on plant-parasitic nematodes – expected effects of current climate change*

Bina Johansson

Självständigt arbete • 15 hp  
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU  
Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap  
Institutionen för ekologi  
Agronom Mark/växt  
Uppsala 2020





# Påverkan av temperatur och fuktighet på växtparasitära nematoder – förväntade effekter av pågående klimatförändringar

*Effect of temperature and moisture on plant-parasitic nematodes – expected effects of current climate change*

Bina Johansson

**Handledare:** Maria Viketoft, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi

**Examinator:** Astrid Taylor, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för ekologi

**Omfattning:** 15hp

**Nivå och fördjupning:** G2E

**Kurstitel:** Självständigt arbete i biologi

**Kurskod:** EX0894

**Program/utbildning:** Agronom Mark/växt

**Kursansvarig inst.:** Institutionen för vatten och miljö

**Utgivningsort:** Uppsala

**Utgivningsår:** 2020

**Omslagsbild:** Sveriges lantbruksuniversitet

**Nyckelord:** växtparasitära nematoder, temperatur, fuktighet, klimat

**Sveriges lantbruksuniversitet**

Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap

Institutionen för ekologi

## Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Fulltexten kommer dock i samband med att dokumentet laddas upp arkiveras digitalt.

Om ni är fler än en person som skrivit arbetet så gäller krysset för alla författare, ni behöver alltså vara överens. Mer information om publicering och arkivering går att hitta här: <https://www.slu.se/site/bibliotek/publicera-och-analysera/registrera-och-publicera/avtal-for-publicering/>.

JA, jag/vi ger härmed min/vår tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.

## Sammanfattning

Nematoder är jordens mest förekommande flercelliga djurgrupp, och det finns troligtvis flera miljoner olika arter utspridda över hela världen. Deras spridning och stora antal kan bero på nematodernas betydelsefulla förmåga att överleva vid extrema yttre förhållanden. Växtparasitära nematoder är ansvariga för skördeförluster av jordbruksgrödor i hela världen och är därmed ekonomiskt viktiga skadegörare. Eftersom nematodernas aktivitet och spridningsförmåga beror på flertalet faktorer i deras omgivande miljö kan det vara svårt att förutse skador som de orsakar. Två av dessa yttre faktorer som påverkar växtparasitära nematoder är temperatur och fuktighet. Dessa faktorer påverkas i sin tur av ett mer varierande klimat. Syftet med denna litteraturstudie är att beskriva effekter av temperatur och fuktighet på växtparasitära nematoder samt uppmärksamma eventuell påverkan från klimatförändringar. När temperatur och fuktighet uppnår gynnsamma nivåer för växtparasitära nematoder påverkas deras aktivitet positivt. Samtidigt har växtparasitära nematoder en stor förmåga till att överleva extrema förändringar i både temperatur och fuktighet. Vid förhållanden med låg markfuktighet försämrar nematodernas rörelseförmåga då de är beroende av en vattenfilm runt markpartiklarna för att ta sig fram i marken. De kan däremot överleva uttorkning under längre perioder genom att försätta sig i ett vilostadie (diapaus eller anhydrobios) och på så sätt sprida sig längre sträckor via exempelvis redskap och maskiner. Temperaturen påverkar kläckningshastigheten och därmed generationshastigheten. Det är därför viktigt att ta hänsyn till temperatur och fuktighet när en växtföljd ska planeras för att undvika stora skördeförluster.

*Nyckelord:* Växtparasitära nematoder, Temperatur, Fuktighet, Klimat

## Abstract

Nematodes are the world's most common multicellular animals, and there are probably several million different species spread throughout the world. Their dispersal and quantity may depend on the nematodes outstanding ability to survive under extreme external condition. Plant parasitic nematodes cause a decrease in crop yield throughout the world and are therefore economically important pests. It can be difficult to predict the damage they cause since their activity and ability to spread depends on several factors in the surrounding environment. Two of these factors are temperature and moisture. In addition, climate change leads to a more varied climate which affects for example temperature and moisture. The purpose of this study is to describe the effects of temperature and moisture on plant parasitic nematodes through a literature study and also analyse possible effects of climate change on plant parasitic nematodes. The activity of plant parasitic nematodes is positively affected when temperature and moisture reach favourable levels. Plant parasitic nematodes' have a great ability to survive extreme changes in both temperature and moisture. The mobility of nematodes is reduced in conditions of low soil moisture because they rely on a water film around the soil particles to be able to move in the soil. On the other hand, they can survive dehydration for longer periods by putting themselves in diapause or anhydrobiosis, and thus spread longer distances with the help of tools and machines. Temperature affects the rate of hatching and thus the rate of generation per season. It is therefore important to consider temperature and moisture when planning crop rotation to avoid major crop losses.

*Keywords:* Plant-parasitic nematodes, Temperature, Moisture, Climate

# Innehållsförteckning

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1. Inledning</b> .....   | <b>9</b>  |
| <b>2. Bakgrund</b> .....  | <b>11</b> |
| 2.1. Växtparasitära nematoder .....   | 11        |
| <b>3. Påverkan av temperatur</b> .....                                      | <b>13</b> |
| 3.1. Indirekt påverkan av temperatur .....                                  | 14        |
| 3.1.1. Temperatur, respirationshastighet och koldioxidhalt .....            | 14        |
| 3.2. Överlevnad vid låga temperaturer .....                                 | 15        |
| 3.2.1. Härdning.....  | 15        |
| 3.3. Överlevnad vid höga temperaturer .....                                 | 16        |
| <b>4. Påverkan av fuktighet</b> .....                                       | <b>17</b> |
| 4.1. Påverkan av fuktighet på olika typer av växtparasitära nematoder ..... | 18        |
| 4.2. Indirekt påverkan av fuktighet.....                                    | 18        |
| 4.2.1. Värdväxt .....   | 18        |
| 4.2.2. Interspecifik konkurrens .....                                       | 19        |
| 4.2.3. Jordbearbetning .....  | 19        |
| 4.3. Torka .....  | 19        |
| 4.4. Nederbörd .....  | 20        |
| 4.5. Påverkan av fuktighet på spridningsförmågan .....                      | 20        |
| <b>5. Försvar vid extrema förändringar i temperatur och fuktighet</b> ..... | <b>22</b> |
| 5.1. Diapaus.....   | 22        |
| 5.2. Anhydrobios .....  | 22        |
| <b>6. Diskussion</b> .....  | <b>24</b> |
| <b>Referenser</b> .....   | <b>28</b> |





# 1. Inledning

Antalet beskrivna nematodarter uppgår till lite över 25 000 tusen i hela världen (Zhang 2013). Däremot finns det sannolikt mer än en miljon arter då det exakta antalet är okänt (Hodgkin 2001). Livsstilen hos arterna skiljer sig åt, från frilevande till parasitiska nematoder (Eriksson 1997). Ungefär hälften av de nematodarter som beskrivits parasiterar på djur eller växter. Nematoder har en varierande storlek men alla arter är osegmenterade med en vätskefylld kroppshåla. Den vätskefyllda kroppshålan kompenserar avsaknaden av ett skelett genom att ge stadga med hjälp av turgor. Kutikulan, som består av kollagen, fungerar som ett skyddande lager på nematodernas yta.

De flesta nematoder är skildkönade men deras fortplantningen kan även ske könlöst. (Eriksson 1997). Livscykel hos nematoder består av ägg, fyra ungstadier, även kallade juveniler, och en vuxen, könsmogen individ. Växtparasitära nematoder är ekonomiskt viktiga skadegörare i jordbruksgrödor då de kan leda till stora skördeförluster i hela världen och medföra förluster på ungefär 10 - 20% av jordbruksproduktionen (Abd-Elgawad & Askary 2020; Hodgkin 2001). Det är inte bara fysiska faktorer som påverkar nematodpopulationen även biologiska faktorer som till exempel resurser i form av föda i marken, men även yttre faktorer som temperatur och markfuktighet (Pettersson 2014). Till följd av de biologiska faktorerna är nematodpopulationens täthet störst i skiktet ner till ungefär 15 cm djup. Eftersom växtparasitära nematoder kan leda till stora ekonomiska förluster är det viktigt att veta hur de påverkas av de olika yttre faktorerna.

Syftet med denna litteraturstudie är därför att beskriva hur växtparasitära nematoder påverkas av temperatur och fuktighet både direkt och indirekt i ett föränderligt klimat. De olika faktorer och processer som påverkas av temperatur och fuktighet för överlevnad hos växtparasitära nematoder undersöks också. Olika studier granskas och blir presenterade i arbetet som är avgränsat till att endast beröra växtparasitära nematoder.

Arbetet har utförts i form av en litteraturstudie där SLU:s biblioteks sökmotor Primo har använts i första hand för att hitta relevant litteratur. Information har även samlats in direkt med hjälp av databaser som exempelvis Scopus, PubMed och

Google scholar. Dessa databaser finns tillgängliga på hemsidan för Sveriges lantbruksuniversitets bibliotek. Flera studier och publikationer hittades angående temperatur och fuktighets påverkan på växtparasitära nematoder. Annat material om växtparasitära nematoder användes dessutom för att kunna dra slutsatser. Litteratur och studier från hela världen analyserades för att även komma fram till hur det ser ut i Sverige. Efterhand som litteratur hittades har mer information påträffats med hjälp av deras referenser. För att finna den mest relevanta informationen har sökord som exempelvis plant parasitic nematodes, moisture, och temperature kombinerats på olika sätt. I litteraturstudien har referenser från böcker, vetenskapliga artiklar, rapporter, självständiga arbeten och faktablad använts för att få fram information om påverkan av temperatur och fuktighet på växtparasitära nematoder.

## 2. Bakgrund

### 2.1. Växtparasitära nematoder

Växtparasitära nematoder livnär sig på växtmaterial och är oftast runt en millimeter till skillnad från de djurparasitära nematoder som kan bli flera meter långa (Eriksson 1997). Växtparasitära nematoder delas upp i tre olika typer ektoparasitära, endoparasitära och semiendoparasitära nematoder (Aalders *et al.* 2017). De ektoparasitära nematoderna skadar växtens yttre genom att de äter på rötterna och sedan stannar i marken runt omkring dem. Däremot tar sig de endoparasitära nematoderna in i rötterna där de sedan skadar växten genom att livnära sig på rötterna. De nematoder som är migrerande och endoparasitiska kan röra sig och har inte en bestämd plats där de äter. Däremot stannar de sedentära endoparasitära nematoderna i rötterna och flyttar inte på sig. Semiendoparasitära nematoder har främre kroppen inne i rötterna medan den bakre delen fortfarande befinner sig utanför växten.

I munhålan hos växtparasitära nematoder finns det en muntagg som de penetrerar växten med för att kunna suga upp växternas cellsaft (Eriksson 1997). Muntaggen förs ut från munhålan och in i växtens celler och vävnad med hjälp av basalknölar. Muskulerna som gör att muntaggen kan föras in i växten är fästa i munhålan med basalknölar. Växter påverkas av växtparasitära nematoder genom att metabolisk aktivitet hos växter störs till följd av att nematoden utvinnet dess energi (Griffin *et al.* 1996). Skador från nematoder medför även att växter blir mindre motståndskraftiga för stress, sjukdomar och miljöbetingelser som exempelvis torka.

Nematoder är marklevande organismer som tar sig fram genom vattenfasen i marken (Kandel *et al.* 2013). Detta medför att deras överlevnadsförmåga beror på både vattenpotential och jordporositet då nematoder har störst förmåga till kläckning och att röra sig när marken uppnått fältkapacitet. Eftersom de inte har något skelett är det kroppsvätskan i hos nematoderna som ger dem struktur och form vilket även underlättar deras rörelseförmåga (Eriksson 1997). Nematoder kan

ta sig fram genom marken med hjälp av gångar gjorda av växrötter eller andra markorganismer. För att en förflyttning ska ske behöver nematoder en vattenyta så kallad vattenfilm runt omkring markpartiklarna. Samtidigt som de behöver vattenfilmen för rörelse utgör partiklarna ett motstånd som gör att de kan trycka sig framåt. Eftersom nematoderna inte kan förflytta sig aktivt längre sträckor kan de istället följa med exempelvis utsäde, jord som har fastnat på maskiner och redskap och vattenflöden för ytterligare spridning (Andersson 1997; Eriksson 1997).

Det är svårt att förutse skador som växtparasitära nematoder orsakar då dess aktivitet beror på ett flertal faktorer i den närliggande miljön. Temperatur och fuktighet är exempel på två faktorer som påverkar växtparasitära nematoder. Aktiviteten hos nematoder påverkas positivt när fuktighet och temperatur uppnår gynnsamma nivåer i jorden (Kandel *et al.* 2013). Växtparasitära nematoder har varierande känslighet för temperatur och fuktighet och det påvisas därför olika värden av känslighet i experiment eller studier för varje art (D'Addabbo *et al.* 2005). Till följd av miljö- och klimatförändringar, som exempelvis mer extrema temperaturförändringar och nederbörds mängder, har det skett en ökning av angrepp från växtparasitära nematoder i världen (Fleming *et al.* 2016).

### 3. Påverkan av temperatur

Enligt flera studier är temperatur en av de mest betydande faktorerna i miljön som påverkar utvecklingen hos nematoder. Temperatur påverkar utvecklingen hos växtparasitära nematoder och stigande temperaturer i marken leder till en snabbare utvecklingshastighet (Kandel *et al.* 2013). Studier som har undersökt förhållandet mellan marktemperatur och växtparasitära nematoder har visat att utvecklingshastigheten påverkas av temperatur både när den sjunker och när den stiger över den gynnsamma temperaturen (Kakaire *et al.* 2012).

Direkt påverkan av temperatur kan variera mellan olika arter på grund av skillnader i deras optimala temperaturintervall samt kläckningshastighet och flest antal kläckningar av ägg (Kaczmarek *et al.* 2014). Varm jord leder till en snabbare ökning av en population växtparasitära nematoder då mängden kläckning ökar med stigande temperatur, vilket därmed medför mer skador på grödorna när marktemperaturen är högre än vid en svalare jord. Nematodernas kläckning har olika temperaturintervall och genom att undersöka kläckningshastigheten vid olika temperaturer kan det påvisas vilka arter som har sämre anpassningsförmåga till förändringar i temperatur (Kaczmarek *et al.* 2014). Olika temperaturer kan även förutsäga hur många generationer som hinner uppföras under en säsong och hur snabb deras metabolism kommer vara (Kandel *et al.* 2013).

Definitionen av optimal temperatur för nematoder är den temperatur som leder till snabbast generationstid (Hajihassani *et al.* 2016). Flera växtparasitära arter har ett temperaturintervall mellan 3°C till 10°C som deras lägst gynnsamma intervall. Den optimala temperaturen för penetration av växter varierar mellan olika arter av nematoder (Hajihassani *et al.* 2016). Potatis-cystnematoderna *Globodera rostochiensis* och *G. pallida* är reproduktiva i Sverige och kan leda till stora skördeförluster i potatisodlingar (Andersson 1997). Dessa är också ett bra exempel på nematoder som har varierande optimal temperatur (Kaczmarek *et al.* 2014). Det optimala temperaturintervallet för kläckning av juveniler är mellan 13 och 25°C för *G. pallida* och 15 - 27°C för *G. rostochiensis*. För att nematoder ska kunna bibehålla sin kroppstemperatur behöver de ha tillgång till värmekällor från miljön (Kaczmarek *et al.* 2014). Deras kroppstemperatur har nästan exakt samma temperatur som omkringliggande miljö. Den interspecifika konkurrensen mellan arter kan minska på grund av den varierande känsligheten för temperatur (Neher

2010). Temperatur har visat sig ha större påverkan på endoparasitiska arter som penetrerar rötter och därefter blir oberoende av markfukten (Kandel *et al.* 2013).

### 3.1. Indirekt påverkan av temperatur

Eftersom marktemperaturen varierar beroende på förändringar i miljö och klimat påverkas växtparasitära nematoder både direkt och indirekt (Mateille *et al.* 2016). En indirekt påverkan kan vara att nematodernas värdväxter påverkas av förändringar i temperatur (Mateille *et al.* 2016). I torra regioner är temperatur en viktig faktor för nematoderna och växterna. Temperaturförändringar kan leda till sämre kvalitet på växterna. Det medför att nematodernas mat får sämre kvalitet vilket därmed är ännu ett exempel på en indirekt påverkan (Pen-Mouratov *et al.* 2004). Förhållandet mellan växtparasitära nematoder och deras värdväxter påverkas av förändringar i temperatur på ett flertal olika sätt. Det kan finnas en känslighet för temperaturförändring för de uttryck av gener som reglerar interaktionen mellan värd och nematod. Även värdväxten påverkas genom att temperaturen reglerar deras tillväxt och växtens egen respons på en infektion (Ferris *et al.* 2013).

#### 3.1.1. Temperatur, respirationshastighet och koldioxidhalt

Nematoder drar sig till växternas rötter i jorden då de stimuleras av koldioxidhalten runt omkring rötterna som är associerad med andra mikroorganismer i marken (Bhatt & Rohde 1970). Vid högre temperatur minskar lösligheten för koldioxid i vatten vilket kan betyda att nematoderna inte dras till rötterna lika mycket. Samtidigt kan koncentrationen av koldioxid öka genom en högre mikrobiell aktivitet vid en temperaturökning. En ökning av temperaturen medför dessutom en ökande avdunstning av vattnet från marken vilket i sin tur kan resultera i ökat osmotiskt tryck. En kombination av ökad temperatur, avdunstning och osmotiskt tryck kan leda till ökad respiration och därmed högre metabolisk aktivitet för växtparasitära nematoder (Bhatt & Rohde 1970). En högre metabolisk aktivitet kan leda till en mer snabbt växande nematodpopulation.

Växtparasitära nematoder som utsätts för stora förändringar i temperaturer, fuktighet och osmotiskt tryck har visat sig kunna anpassa sig snabbare och har även en bättre överlevnadsförmåga än de som inte utsätts för förändringar (Bhatt & Rohde 1970). Anpassningsförmågan hos nematoder bestäms till följd av vilken respirationshastighet som uppmäts. Genom mätningar av respirationshastighet hos växtparasitära nematoder konstateras det att olika arter har en varierande förmåga att anpassa sig till extrema temperaturförändringar. Det optimala temperaturintervallet för en effektiv reproduktion hos nematoden *Dipylenchus dipsaci* är 15 – 20°C vilket är ungefär samma optimala temperaturintervall som för

deras respiration. Samtidigt visar studier att respiration för vissa nematoder ökar med ökad temperatur (Bhatt & Rohde 1970).

## 3.2. Överlevnad vid låga temperaturer

Under vintern i tempererade områden, när temperaturer blir lägre och markfukten fryser, är det många nematoder som inte överlever. En studie visar att de nematoder som befinner sig i det övre lagret i jorden på ungefär 0 - 10 cm har sämre förutsättningar för att överleva låga temperaturer (Belair 1985). Övervintring för nematoder underlättas genom ett lager av snö på marken under stora delar av vintern. Snabba och stora variationer i temperatur dämpas av det skyddande snölagret då ger en buffrande förmåga. Denna buffrande förmåga hos snö gör att nematoder kan överleva i tempererade klimat även när jorden fryser. Längre ner i marken sker inte lika stora förändringar och temperaturen sjunker dessutom mer succesivt än i det översta lagret av marken.

Skillnader i anpassning till låga temperaturer varierar mellan olika arter och olika stadier i livscykel (Belair 1985). De stadier som anpassar sig sämre till låga temperaturer riskerar att skadas medan de stadier som är mer toleranta har större möjlighet att överleva (Sayre 1963). Hos några växtparasitära arter är motståndskraften mot låga temperaturer hög hos juveniler som inte har kläckts, medan stadier i embryot inuti ägg inte är lika motståndskraftiga (Belair 1985). Det kan bero på att flercelliga embryon i nematoders ägg troligen inte har samma förmåga att anpassa sig till förändringar i temperatur som juvenilerna. Genetisk variation inom populationer kan dessutom ha stor betydelse för nematoders förmåga att tolerera låga temperaturer. Enligt en studie förändras sammansättningen av ägg i nematodpopulationer då de utsätts för väldigt låga temperaturer, vilket kan betyda att de inte är lika bra på att anpassa sig till temperaturförändringar (Vrain 1978). Kyla kan även leda till missfärgning av ägg och skador på äggens embryo. När marken når temperaturer som gör att markvattnet fryser är risken stor att både juveniler och alla stadier i äggen påverkas negativt. Det leder till att juveniler inte längre har förmågan att infektera eller att de dör.

### 3.2.1. Härdning

I tempererade klimat genomgår oftast organismer olika fysiologiska förändringar för att kunna överleva under låga temperaturer på vintern. Både låga temperaturer och kortare fotoperiod är exempel på förändringar som kan inducera en aklimatisering även kallad härdning (Forge & MacGuidwin 1990). En studie visar att växtparasitära nematoder kan härddas under hösten för att överleva låga marktemperaturer under vintern (Belair 1985).

Nematoder har precis som andra organismer oftast membranlipider med hög mättnadsgrad som leder till en hög temperatur för stelning om de är känsliga mot kyla (Vrain 1978). Eftersom nematoder är känsliga för låga temperaturer kan acklimatisering påbörjas genom att membranlipidernas mättnadsgrad minskas. Vid en period av acklimatisering kan nematoder hinna anpassas till låga temperaturer och därmed klara av kyla bättre. Acklimatisering till kyla kan variera i tid och därmed påverka nematoder på olika sätt (Forge & MacGuidwin 1990). Däremot finns även variationer i genetiska material hos en enskild individ i en nematodpopulation, vilket leder till att nematoderna har varierande förmåga till härdning och därmed anpassning till låga temperaturer (Sayre 1963). Hur bra en art kan härdas kan ha betydelse då skillnader i gynnsamma temperaturer för olika arter undersöks (Forge & MacGuidwin 1990). En acklimatisering är dessutom viktig när temperaturen höjs exempelvis på våren i tempererade klimat (Vrain 1978).

### 3.3. Överlevnad vid höga temperaturer

Flertalet växtparasitära nematoder kan överleva vid höga temperaturer (Bakonyi *et al.* 2007). Vissa växtparasitära nematoder kan även överleva när marktemperaturen stiger till över 40°C i varma klimat (Liu *et al.* 2016). Samtidigt används höga temperaturer, i form av varmt vatten, för direkt bekämpning av nematoder i krukväxter eller vid desinfektering av material (Tsang *et al.* 2003). Effekten på nematoder efter behandling med höga temperaturer varierar mellan olika arter och stadier (Liu *et al.* 2016). Det är svårt att förutse vilken temperatur som dödar en nematodart eftersom nematoder har flera stadier i sin livscykel som påverkas på olika sätt av höga temperaturer. Vid en temperaturbehandling kan det vara viktigt att hitta en temperatur som dödar enbart nematoder så att resterande mikroorganismer i marken så som viktiga bakterier överlever. Ytterligare ett problem vid värmebehandling är att värdväxten kan vara känslig mot höga temperaturer vilket leder till mindre effektiv behandling (Arcinas *et al.* 2005). *Radopholus similis* utsattes för olika temperaturer vilket påvisade att de inte överlever när de utsätts för 45°C i mer än 10 minuter och de dör direkt när de utsätts för 49°C. Enligt en annan studie överlever inte nematoder vid en temperatur över 48°C och i vissa fall dör de redan vid 46°C (Liu *et al.* 2016). Kombinationer av tid och olika temperaturer har följaktligen betydelse för en nematods överlevnad.



## 4. Påverkan av fuktighet

Fuktigheten i jorden påverkar luftningen av marken precis som storleken på markporerna. En stor variation i jordstruktur påverkar fuktigheten vilket påverkar de växtparasitära nematoderna (Koenning *et al.* 1996). I torra jordar finns det mindre nematodpopulationer än i ekosystem med fuktiga jordar. Det kan vara variationer från  $2 \times 10^5$  individer/  $m^2$  i torra jordar till  $3 \times 10^7$  individer/  $m^2$  i fuktiga jordar (Govaerts *et al.* 2007). En studie från Wyoming i USA visar att markpopulationer för några växtparasitära nematoder uppskattas som störst i januari då marken var som fuktigast (Williams-Woodward & Gray 1999). Därmed påvisas att markfuktigheten har stor påverkan på populationsstorlekarna.

Fuktighet kan vara en viktig faktor för växtparasitära nematoder både direkt och indirekt särskilt där det förekommer säsongsvariationer (Gbadegesin *et al.* 1993). Indirekt påverkan från fuktighet kan vara exempelvis att värdväxten påverkas av fuktighet och att det sedan är värdväxten som påverkar nematoderna istället för direkt påverkan från fukt. Nematodpopulationer påverkas inte lika mycket av daglig ändring i fuktighet vilket kan bero på att nematoderna har en relativt lång livscykel (Xiong *et al.* 2020). Hur växtparasitära nematoder reagerar på kortvariga eller långvariga förändringar av vattentillgången i jorden är för tillfället inte lätt att uppskatta. En studie visar att långvarig och kortvarig förändring av vattentillgången i torra miljöer medför olika effekter på växtparasitära nematoder (Vandegheuchte *et al.* 2015). Studien visar att växtparasitära nematoder som lever i ekosystem med låg markfuktighet påverkades positivt av långvarig ökning av fuktighet genom nederbörd. Dessa nematoder har hög motståndskraft mot förändringar i nederbörd och begränsas relativt lite av låg nederbörd i motsats till nematoder som lever i mer fuktiga ekosystem. Deras populationer fluktuerar mycket starkare i respons till markfuktighet, de ökar med mer tillgång till fukt och minskar när det blir mer torrt (Vandegheuchte *et al.* 2015).

## 4.1. Påverkan av fuktighet på olika typer av växtparasitära nematoder

Markfuktighet har varierande betydelse för växtparasitära nematoder beroende på hur och var nematoderna skadar plantor (Pettersson 2014). Ektoparasitära arter angriper och skadar rotens yttre lager. Detta medför att de nematoder som är ektoparasitära påverkas av yttre faktorer som exempelvis markfuktighet även efter angrepp, vilket skulle kunna betyda att ektoparasitära arter påverkas mer av exempelvis nederbörds mängd. Endoparasitära arter påverkas däremot inte lika mycket av markfukt efter angrepp då de tar sig in i växten och blir därmed mer skyddade för yttre faktorer (Pettersson 2014). *Pratylenchus zae* är ett exempel på en växtparasitär nematod som inte verkar påverkas avsevärt av markegenskaper som exempelvis fuktighet. Detta kan bero på att *P. zae* är en migrerande endoparasit som lever till största delen av sitt liv inuti värdväxter. Därför påverkas de mer av hur dess värdväxt mår än av direkt påverkan från markfuktighet (Godefroid *et al.* 2013). Däremot har förändring i temperatur visat sig ha större påverkan än fuktighet på endoparasitära arter som penetrerar rötter då de därefter blir oberoende av markfukten men inte temperaturen (Kandel *et al.* 2013).

## 4.2. Indirekt påverkan av fuktighet

I de studier där nematoders påverkan av fuktighet undersöks behöver det inte vara fuktighet som direkt har påverkat resultatet vid varje tillfälle. När det konstateras att det är mindre nematodpopulationer på grund av direkt påverkan av varierande fuktighet finns möjligheten att en indirekt påverkan även har haft betydelse (Godefroid *et al.* 2013).

### 4.2.1. Värdväxt

Flera studier har visat att ökad rottillväxt till följd av hög markfuktighet leder till större nematodpopulationer (Gbadegesin *et al.* 1993; Griffin *et al.* 1996). Slutsatserna från de två studierna tyder på att fuktighet på så sätt även påverkar nematoder indirekt. En högre markfuktighet resulterar i en större växtlighet som i sin tur påverkar nematodtillväxten positivt. Värdväxtens rottillväxt är direkt associerad med populationer av nematoder (Griffin *et al.* 1996). Gynnsamma nivåer av markfuktighet ökar tillväxten av rötter och utsätter växten för mindre stress. Hur mycket skada nematoderna orsakar på sina värdväxter beror bland annat på deras mottaglighet och tolerans (Kandel *et al.* 2013). Samtidigt påvisas att den indirekta påverkan av fuktighet på värdväxter inte har lika stor betydelse för vissa nematodpopulationers tillväxt som direkt påverkan från markfuktighet (Jones *et al.* 2013). Däremot påverkas de nematoder som tillbringar störst del av sin livscykel

inuti sina värdväxter (endoparasiter) mer av kvaliteten på värdväxten och därmed är den indirekta påverkan mer viktig för dessa nematoder (Godefroid *et al.* 2013).

#### 4.2.2. Interspecifik konkurrens

Ett annat exempel på indirekt påverkan är interspecifik konkurrens. Interspecifik konkurrens uppstår när olika arter konkurrerar om resurser som är begränsande vilket kan leda till att en av arterna inte överlever och att en annan gynnas (Berglund 2012). I de fall som det inte finns tillräckligt med resurser för någon av arterna kan ingen av dem gynnas. En ökande nematodpopulation kan bero på förändring i interspecifik konkurrens mer än att de har påverkats direkt av fuktighet (Godefroid *et al.* 2013). Olika arter konkurrerar med varandra och frånvaro av en konkurrerande art kan göra att en annan nematodart ökar i antal. Nematoder påverkas inte på samma sätt av markfuktighet och gynnas av olika fuktighetsmängd (Godefroid *et al.* 2013). Markegenskaper som fuktighet påverkar i vissa fall inte nematoderna direkt men själva konkurrensen kan ändå påverkas indirekt av markfuktigheten. Även om dessa interaktioner sker mellan växtparasitära nematoder har de ännu större betydelse för andra nematoder som bakterie- och svampätande nematoder.

#### 4.2.3. Jordbearbetning

Nematoder påverkas direkt av jordbearbetning men bearbetningen kan också ha en indirekt påverkan genom att användning av vatten blir mer effektiv vid exempelvis plöjningsfria system (Govaerts *et al.* 2007). Det kan bero på att infiltration av fukt i marken ökar när jorden inte bearbetas och grödor lämnas orörda. En mer effektiv vattenanvändning för nematoderna kan medföra ökade populationer av växtparasitära nematoder då det leder till att tillgången till markfukt ökar (Govaerts *et al.* 2007). Rester av grödor vid markytan hindrar att markfukt avdunstar och därmed stannar mycket fukt kvar i marken som nematoderna kan nyttja. Växter bidrar på så sätt inte bara med mat till nematoder utan även med ökad fukt i marken.

### 4.3. Torka

Områden i världen utsatta för torka kommer öka i framtiden precis som nederbörd i andra områden. Marklevande djur påverkas mer av förändringar i nederbörd och fuktighet än temperatur enligt en studie (Vandegehuchte *et al.* 2015). Det är viktigt att undersöka hur uthålliga växtparasitära nematoder är mot torka för att kunna förutse deras utbredning i framtiden. När det finns mindre tillgång på markvatten blir vattenfilmen runt partiklarna tunnare vilket leder till att nematoder får svårare att förflytta sig. Deras förflyttning beror även på deras storlek då gynnsam tjocklek av vattenfilm varierar efter nematodens storlek (Vandegehuchte *et al.* 2015). Större

nematoder behöver en större vattenfilm för att röra sig i jämförelse med mindre nematoder som klarar sig med mindre vatten kring partiklarna. Växtparasitära nematoder är beroende av att det finns vatten i rhizosfären kring rötterna för att kunna infektera. Därför försvåras deras rörelseförmåga och även förmågan att infektera vid torka. Torka har varierande effekt på nematoder från olika miljöer. Eftersom att växtparasitära nematoder kan överleva uttorkning under en längre tid leder det till en ökad risk för spridning mellan länder eftersom de därför kan överleva länge i jord som följer med bland annat redskap och maskiner (Aalders *et al.* 2017).

#### 4.4. Nederbörd

Nederbörd är en komponent som ger en indirekt påverkan på populationerna av växtparasitära nematoder. Nederbörd inverkar genom att öka vatteninnehållet i marken vilket i sin tur ökar markfuktigheten som påverkar nematoderna (Fleming *et al.* 2016). Det högre markvatteninnehållet leder därmed till minskad risk för uttorkning och en bättre spridning av nematoder. En studie visar att det finns ett positivt samband mellan nederbörd som leder till högre markfuktighet och antalet växtparasitära nematoder (Fleming *et al.* 2016). Enligt jämnhetsindexet (evenness) minskade däremot jämnheten av nematoder med ökad nederbörd möjligtvis till följd av att vissa arter gynnades mer än andra. Jämnhetsindexet beskriver hur olika individer i ett samhälle är utspridda, alltså hur jämt nematoderna är fördelade, och hur de är fördelade i slakten. Olika slakten av växtparasitära nematoder, som exempelvis *Meloidogyne* och *Pratylenchus*, trivs mer på platser med ökad nederbörd. I framtiden förväntas därför en ännu mer ökande population av vissa växtparasitära nematoder då klimatet förändras mot att medföra mer nederbörd. Ökad nederbörd kan leda till att de nematoder som befinner sig i små vattenfickor längre ned i marken får ökad möjlighet till att sprida sig igen (Vandegheuchte *et al.* 2015)

#### 4.5. Påverkan av fuktighet på spridningsförmågan

Växtparasitära nematoder har inte förmågan att aktivt förflytta sig själva längre sträckor (Eriksson 1997). De kan däremot spridas via utsädet, maskiner, redskap och vattenflöden vilket medför att spridningen ändå sker både inom och mellan gårdar (Andersson 1997). Efter kraftigt regn kan nematoder spridas vidare långa sträckor med hjälp av de vattenflöden som bildas. En studie visar däremot att nematoder bara kan spridas långa sträckor med vattenflöden om fuktigheten i marken befinner sig mellan fältkapacitet och vattenmättnad (Chabrier *et al.* 2009).

Det kan även vara stora flöden av vatten på markytan, så kallad ytavrinning, som förflyttar nematoderna. Däremot överlever inte alla nematoder förflyttning med vattenflöden. Porernas storlek, och därmed jordtyp, är av stor betydelse eftersom olika nematoder har varierande längd och diameter. För att nematoder ska kunna förflytta sig med hjälp av vatten men även kunna flytta på sig aktivt måste porernas diameter vara större än nematodens kropp (Chabrier *et al.* 2009). I de fall som nematoder utsätts för utlakning är det oftast de nematoder som inte är rörliga som lakas ut medan de som kan röra sig hinner ta sig undan.

## 5. Försvar vid extrema förändringar i temperatur och fuktighet

Som försvar mot extrema förändringar av exempelvis temperatur och markfukt kan växtparasitära nematoder försätta sig i en så kallad diapaus, på grund av att de behöver anpassa sig till klimat, miljö och andra betingelser som till exempel närvaro av värdväxter med bra kvalitet (Eriksson 1997). Nematoder kan även använda sig av tillståndet anhydrobios vid ogynnsamma betingelser i form av extrem torka (Wharton & Marshall 2002).

### 5.1. Diapaus

Diapaus är en sorts vila och överlevnadsstrategi för nematoder (Eriksson 1997). Under diapausen är kläckningshastigheten på de ägg som produceras väldigt låg. I studier som undersöker nematodpopulationer och deras äggkläckningshastighet kan det därför vara svårt att veta om det låga antalet kläckta ägg beror på att de dör av till exempel hög temperatur eller att de har gått in i ett vilostadie till följd av hög temperatur (D'Addabbo *et al.* 2005). Diapaus är en indirekt påverkan av temperatur på nematoderna eftersom de behöver gå in i en diapaus till följd av exempelvis extrema förändringar i temperatur. Det betyder att temperatur påverkar nematoderna indirekt och möjligtvis direkt på samma gång när nematoder behöver försätta sig i diapaus.

### 5.2. Anhydrobios

Anhydrobios, även kallad kryptobios, är ett tillstånd som växtparasitära nematoder går in i för att överleva när miljön runt dem inte längre är gynnsam (Eriksson 2003). När nematoder befinner sig i anhydrobios är påverkan från temperatur- och fuktighetsförändringar i marken inte lika stor vilket medför att de blir mer motståndskraftiga. För att nematoder ska överleva sker det en uttorkning av dem genom att vatten frigörs från deras kroppar. När deras yttre miljö blir gynnsam igen, med tillgång till markfukt eller vatten, kan nematoder gå ur sitt vilotillstånd och på så sätt överleva torka. Den växtparasitära nematoden *Ditylenchus dipsaci* är

reproduktiv i Sverige och har en stor förmåga att sprida sig då den kan gå in i tillståndet anhydrobios (Eriksson 2003). Spridningsbiologi hos nematoder påverkas i stor omfattning av anhydrobios eftersom nematoder kan överleva i tillståndet i mer än 10 år även när de utsätts för stor påverkan av yttre betingelser som extrema förändringar i markfuktighet (Eriksson 1997). Vid uttorkning kan en anpassningsförmåga vara att nematodernas permeabilitet minskar till följd av förändringar i deras ytterhud, vilket i sin tur kan leda till att de går in i tillståndet anhydrobios (Wharton & Marshall 2002).

## 6. Diskussion

Två av de viktigaste faktorerna för nematodpopulationernas tillväxt är temperatur och markfuktighet då dessa faktorer kan ändra den metaboliska aktiviteten hos nematoderna, men även påverka källan till mat i form av deras värdväxt (Pen-Mouratov *et al.* 2004). Följderna av förändringar av temperatur och fuktighet kan vara populationsnedgångar. Förändringar i temperatur och markfuktighet påverkar växtparasitära nematoder på flera olika sätt både direkt och indirekt. Växtparasitära nematoder gynnas av olika optimala temperaturintervall och vid gynnsamma nivåer av temperatur och fuktighet påverkas nematoderna positivt (Kaczmarek *et al.* 2014; Kandel *et al.* 2013).

Därför skulle stora förändringar i temperatur och fuktighet till följd av klimatförändringar ha en stor inverkan på nematodernas populationer (Chabrier *et al.* 2009). Att torka ökar globalt förknippas med klimatförändringar och kan leda till stora effekter på markekosystemet och dess funktion (Xiong *et al.* 2020). Ett mer omväxlande klimat kan leda till fler förändringar i både temperatur och fuktighet (Godefroid *et al.* 2013). Däremot är de flesta förändringar i temperatur och fuktighet tillfälliga vilket medför att nematodpopulationers tillväxt varierar mycket inom ett område eller över tid. Eftersom de flesta studier pågår under en kort tidsperiod är det därför svårt att veta säkert hur exempelvis långvarig torka påverkar nematoder (Xiong *et al.* 2020). Nematoders reaktion på torka kan leda till förändringar i hela ekosystem eftersom det påverkar både växtlighet och biologisk mångfald. Nematoder påverkas olika av långvarig och kortvarig förändring av markfuktighet (Vandegheuchte *et al.* 2015).

Sverige har ett varierande klimat som påverkar var olika växtarter kan odlas vilket i sin tur påverkar de olika växtparasitära nematodernas utbredning i landet. I mellersta och södra delarna av Sverige är det högre temperaturer men även mindre nederbörd i form av snö och snösäsongen förväntas bli kortare till följd av pågående klimatförändringar (SMHI 2019). Övervintringen för nematoder gynnas av att det finns ett skyddande lager av snö under vintern när temperaturen blir låg. Snön medför att temperaturen i jorden inte förändras lika snabbt och gör det möjligt för nematoder att överleva i tempererade klimat. Nematoder kan härjas för att klara av



låga temperaturer under perioden innan den blir väldigt låg (Forge & MacGuidwin 1990). Härdning kan möjligtvis bli ännu viktigare om det i framtiden inte kommer finnas ett skyddande snötäcke. Även om temperaturer stiger kommer det troligtvis fortfarande finnas risk för låga temperaturer under vintern vilket kan leda till att nematoder inte överlever. Även om nematoder kan gynnas av att temperaturen ökar under andra årstider har det inte lika stor betydelse om risken ökar att de dör under vintern till följd av mindre snö.

I framtiden kommer medeltemperaturen troligtvis öka ytterligare globalt och även i Sverige (SMHI 2020). För att stå emot dessa förändringar i exempelvis temperatur och markfuktighet kan nematoder försätta sig i diapaus eller anhydrobios vilket är som ett sorts viloläge (Eriksson 1997). Vilket kan leda till att de inte påverkas lika mycket av förändringar i miljö och klimat och att de kan fortsätta att reproducera sig efter att de går ur tillståndet efter flera år. Möjligtvis kan ett klimat med mer extrema förändringar leda till att fler växtparasitära nematoder tvingas försätta sig i något sorts viloläge för att överleva. Samtidigt kan det varierande klimatet leda till fler tillfälliga kontakter med fukt för nematoderna som gör att de går ur vilostadiet men sedan tvingas gå in i stadiet igen om det blir ogynnsamma förhållanden ännu en gång. När det inte är optimala förhållanden finns risken att de ägg som inte kläcks finns kvar i cystorna och kan kläckas någon gång i framtiden istället vilket kan leda till fler skador (Kandel *et al.* 2013). Det är även svårt att hålla koll på hur mycket skador nematoder leder till när många befinner sig i ett sorts viloläge och kanske helt plötsligt, till följd av nya gynnsamma förhållanden, kan öka sin population avsevärt.

Klimatförändringarna leder till en mer gynnsam miljö för vissa nematoder vilket kan medföra att deras generationstid blir snabbare. En snabbare generationstid kan resultera i fler generationer per år och därmed större- och snabbare uppbyggnad av nematodpopulationerna. Generationstiden varierar mellan olika nematodararter. Nematoder i släktet *Heterodera* har en generation per år och är viktiga skadegörare i Sverige (Eriksson 1997). Ett annat exempel är släktet *Ditylenchus* med en generationstid som är ungefär tre veckor under gynnsamma förhållanden där temperaturintervallet är optimalt (Eriksson 2003).

Det är svårt att veta när temperatur eller fuktighet påverkar nematoder direkt och indirekt. I studier som undersöker direkt förhållande mellan temperatur, fuktighet och växtparasitära nematoder finns alltid risken att de även påverkas indirekt exempelvis genom interspecifik konkurrens, värdväxten och jordbearbetning (Godefroid *et al.* 2013). Eftersom det är många olika faktorer som påverkar växtparasitära nematoder är det svårt att veta vilka som påverkar dem mest, eller möjligtvis vilka kombinationer av påverkande faktorer som ger störst effekter. En anledning till att vissa nematoder inte verkar påverkas av temperatur och fuktighet

på samma sätt kan vara deras varierande kroppsdimensioner och rörelse i dess olika livsstadier (Kandel *et al.* 2013). Exempelvis behöver en nematod med längre kroppsdimensioner en tjockare vattenfilm för att kunna röra sig och därmed påverkas de mer av mindre fukt i marken. Det har även betydelse vilken typ av växtparasitär nematod det är. Endoparasitära arter verkar påverkas mindre av yttre förhållanden som temperatur och fuktighet då de tar sig in i växten och blir skyddade, medan ektoparasitära nematoder enbart skadar och lever utanpå växten där de därmed blir mer utsatta (Pettersson 2014). När nematoder livnär sig på naturlig, flerårig vegetation visar studier att förändringar hos en nematodpopulation sker långsamt även om dess värdväxt skulle vara av dålig kvalitet (Cadet *et al.* 2005).

Hos växtparasitära nematoder ökar spridningsförmågan vid nederbörd då det bildas vattenflöden och ytavrinning som kan förflytta nematoder längre sträckor (Chabrier *et al.* 2009). Korttidsnederbörd i form av regn kommer öka till följd av klimatförändringar (Olsson & Foster 2013). Intensiv nederbörd under korta perioder kan bero på att atmosfären innehåller mer vattenånga när temperaturen i atmosfären stiger till följd av en ökande temperatur globalt. Vissa studier visar att det finns nematoder som troligen inte är lika känsliga mot klimatförändringar eftersom de kan överleva väldigt låga och höga temperaturer (Bakonyi *et al.* 2007). Förändring i fuktighet är mer viktig i ökenklimat medan förändring i temperatur har ökande betydelse i allt från subarktiskt klimat till torra klimat.

Flera av studierna som har undersökts i den här litteraturstudien är utförda på ställen som har ett annat klimat än i Sverige, exempelvis i mer torra områden. Däremot har de kommit fram till att nematoder påverkas av temperatur och fuktighet vilket de därför borde göra även i Sveriges tempererade klimat men troligen på ett annat sätt. Dessutom påverkas nematodarter av miljöfaktorer i en mer rumslig form än antalet nematoder i populationen (Pen-Mouratov *et al.* 2004). En utbredning av växtparasitära nematoder kan i framtiden leda till ännu större skördeförkastelser. Risken för stora skördeförkastelser skulle kunna minskas genom att ha bra kontroll på vilka nematodarter det finns i marken innan en gröda odlas. Då kan tid för sådd anpassas genom att utnyttja vetenskapen om en nematodpopulations gynnsamma temperaturintervall. En gröda som får börja sin tillväxt i mark med temperaturer utanför nematodernas gynnsamma temperaturintervall har större sannolikhet för att överleva få bra kvalitet.

Genom att nematoder migrerar aktivt vid förändringar i temperatur visar det att de påverkas och är känsliga för förändringar. Pågående klimatförändringar kan därmed leda till både hinder och nya möjligheter för växtparasitära nematoder. Nya möjligheter för de växtparasitära nematoderna kan vara att nematodarter sprider sig och får gynnsamma förhållanden i länder där de tidigare inte har kunnat överleva. Det kan leda till nya problematiska arter av växtparasitära nematoder i Sverige, men även en minskning av vissa nematodarter som redan finns i Sverige och som inte

har en lika gynnsam miljö längre till följd av ett förändrat klimat. Därför är det komplicerat att förutsäga om problemen med växtparasitära nematoder kommer öka eller minska i Sverige. Av den orsaken är det väldigt viktigt att få mer förståelse över hur nematoder påverkas av markegenskaper som temperatur och fuktighet för att hitta ett effektivt sätt att hindra växtparasitära nematoders negativa effekter på jordbruksgrödor i framtiden.

## Referenser

- Aalders, L.T., McNeill, M.R., Bell, N.L. & Cameron, C. (2017). Plant parasitic nematode survival and detection to inform biosecurity risk assessment. *NeoBiota*, vol. 36 (36), ss. 1–16 Pensoft Publishers.
- Abd-Elgawad, M.M.M. & Askary, T.H. (2020). Factors affecting success of biological agents used in controlling the plant-parasitic nematodes. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, vol. 30 (1)
- Andersson, S. (1997). *Potatiscystnematoderna*. (79J). Alnarp: Faktablad om växtskydd. Tillgänglig: [https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/faktablad/faktablad-vaxtskydd/faktablad\\_om\\_vaxtskydd\\_79j.pdf](https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/faktablad/faktablad-vaxtskydd/faktablad_om_vaxtskydd_79j.pdf) [2020-04-24]
- Arcinas, A., Sipes, B.S., Hara, A.H. & Tsang, M.M.C. (2005). Effect of conditioning treatments on the survival of *Radopholus similis* at high temperatures. *Journal of nematology*, vol. 37 (3), ss. 250–253
- Bakonyi, G., Nagy, P., Kovács-Láng, E., Kovács, E., Barabás, S., Répási, V. & Seres, A. (2007). Soil nematode community structure as affected by temperature and moisture in a temperate semiarid shrubland. *Applied Soil Ecology*, vol. 37 (1), ss. 31–40
- Belair, G. (1985). Winter survival of the northern root-knot nematode *Meloidogyne hapla* in organic soil. *Canadian journal of plant science = Revue canadienne de phytotechnie*, vol. 65 (2), ss. 435–439
- Berglund, A.P. (2012). *Interspecifik konkurrens mellan kålrot och vårkorn*. (Grundnivå, G2E). SLU, Institutionen för växtproduktionsekologi. Tillgänglig: <https://stud.epsilon.slu.se/4569/> [2020-04-24]
- Bhatt, B.D. & Rohde, R.A. (1970). The influence of environmental factors on the respiration of plant-parasitic nematodes. *Journal of nematology*, vol. 2 (4), ss. 277–85
- Cadet, P., Masse, D. & Thioulouse, J. (2005). Relationships between plant-parasitic nematode community, fallow duration and soil factors in the Sudano-Sahelian area of Senegal. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, vol. 108 (4), ss. 302–317 Elsevier BV.
- Chabrier, C., Carles, C., Desrosiers, C., Quénéhervé, P. & Cabidoche, Y.-M. (2009). Nematode dispersion by runoff water: Case study of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne on nitisol under humid tropical conditions. *Applied soil ecology*, vol. 41 (2), ss. 148–156 Amsterdam: Elsevier Science.
- D’Addabbo, T., Sasanelli, N., Greco, N., Stea, V. & Brandonisio, A. (2005). Effect of Water, Soil Temperatures, and Exposure Times on the Survival

- of the Sugar Beet Cyst Nematode, *Heterodera Schachtii*.  
*Phytopathology*<sup>TM</sup>, vol. 95 (4), ss. 339–344 Scientific Societies.
- Eriksson, B. (1997). *Nematoder - jordens vanligaste djur*. (84J). Uppsala:  
 Faktablad om växtskydd. Tillgänglig:  
[https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/faktablad/faktablad-vaxtskydd/faktablad\\_om\\_vaxtskydd\\_84j.pdf](https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/faktablad/faktablad-vaxtskydd/faktablad_om_vaxtskydd_84j.pdf) [2020-04-24]
- Eriksson, B. (2003). *Stjälknematod – med aptit på grödan*. (115J). Uppsala:  
 Faktablad om växtskydd. Tillgänglig:  
[https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/faktablad/faktablad-vaxtskydd/faktablad\\_om\\_vaxtskydd\\_115j.pdf](https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/faktablad/faktablad-vaxtskydd/faktablad_om_vaxtskydd_115j.pdf) [2020-05-07]
- Ferris, H., Zheng, L. & Walker, M.A. (2013). Soil Temperature Effects on the Interaction of Grape Rootstocks and Plant-parasitic Nematodes. *Journal of Nematology*, vol. 45 (1), ss. 49–57
- Fleming, T.R., McGowan, N.E., Maule, A.G. & Fleming, C.C. (2016). Prevalence and diversity of plant parasitic nematodes in Northern Ireland grassland and cereals, and the influence of soils and rainfall. *Plant Pathology*, vol. 65 (9), ss. 1539–1550
- Forge, T.A. & MacGuidwin, A.E. (1990). Cold Hardening of *Meloidogyne hapla* Second-stage Juveniles. *Journal of Nematology*, vol. 22 (1), ss. 101–105
- Gbadegesin, R.A., Adesiyun, S.O. & Khan, F.A. (1993). Effects of seasonal changes on the population levels of some plant-parasitic nematodes in the plantations of *Pinus caribaea* and *P. oocarpa* in the savanna areas of Nigeria. *Forest Ecology and Management*, vol. 60 (3), ss. 346–353
- Godefroid, M., Delaville, L., Marie-Luce, S. & Quénehervé, P. (2013). Spatial stability of a plant-feeding nematode community in relation to macro-scale soil properties. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 57, ss. 173–181
- Govaerts, B., Fuentes, M., Mezzalama, M., Nicol, J.M., Deckers, J., Etchevers, J.D., Figueroa-Sandoval, B. & Sayre, K.D. (2007). Infiltration, soil moisture, root rot and nematode populations after 12 years of different tillage, residue and crop rotation managements. *Soil and Tillage Research*, vol. 94 (1), ss. 209–219
- Griffin, G.D., Asay, K.H. & Horton, W.H. (1996). Factors Affecting Population Trends of Plant-Parasitic Nematodes on Rangeland Grasses. *Journal of Nematology*, vol. 28 (1), ss. 107–114
- Hajihassani, A., Tenuta, M. & Gulden, R.H. (2016). Influence of Temperature on Development and Reproduction of *Ditylenchus weischeri* and *D. dipsaci* on Yellow Pea. *Plant Disease*, vol. 101 (2), ss. 297–305 Scientific Societies.
- Hodgkin, J. (2001). *Caenorhabditis Elegans*. I: Brenner, S. & Miller, J.H. (red.) *Encyclopedia of Genetics*. New York: Academic Press, ss. 251–256.
- Jones, J.T., Haegeman, A., Danchin, E.G.J., Gaur, H.S., Helder, J., Jones, M.G.K., Kikuchi, T., Manzanilla-López, R., Palomares-Rius, J.E., Wesemael, W.M.L. & Perry, R.N. (2013). Top 10 plant-parasitic nematodes in

- molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, vol. 14 (9), ss. 946–961
- Kaczmarek, A., Mackenzie, K., Kettle, H. & Blok, V.C. (2014). Influence of soil temperature on *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. *Phytopathologia Mediterranea*, vol. 53 (3), ss. 396–405 Mediterranean Phytopathological Union and Firenze University Press.
- Kakaire, S., Grove, I.G. & Haydock, P.P.J. (2012). Effect of temperature on the life cycle of *Heterodera schachtii* infecting oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Nematology*, vol. 14 (7), ss. 855–867
- Kandel, S.L., Smiley, R.W., Garland-Campbell, K., Elling, A.A., Abatzoglou, J., Huggins, D., Rupp, R. & Paulitz, T.C. (2013). Relationship Between Climatic Factors and Distribution of *Pratylenchus* spp. in the Dryland Wheat-Production Areas of Eastern Washington. *Plant Disease*, vol. 97 (11), ss. 1448–1456 Scientific Societies.
- Koenning, S.R., Walters, S.A. & Barker, K.R. (1996). Impact of Soil Texture on the Reproductive and Damage Potentials of *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne incognita* on Cotton. *Journal of nematology*, vol. 28 (4), ss. 527–536
- Liu, X., Chen, S. & Hu, W. (2016). Effect of temperature treatment on survival of *Heterodera glycines* and its associated fungi and bacteria. *Nematology*, vol. 18
- Mateille, T., Tavoillot, J., Martiny, B., Dmowska, E., Winiszewska, G., Ferji, Z., Msanda, F. & Mousadik, A.E. (2016). Aridity or low temperatures: What affects the diversity of plant-parasitic nematode communities in the Moroccan argan relic forest? *Applied Soil Ecology*, vol. 101, ss. 64–71
- Neher, D.A. (2010). Ecology of Plant and Free-Living Nematodes in Natural and Agricultural Soil. *Annual Review of Phytopathology*, vol. 48 (1), ss. 371–394 Annual Reviews.
- Olsson, J. & Foster, K. (2013). *Extrem korttidsnederbörd i klimatprojektioner för Sverige | SMHI*. (Klimatologi 6) Tillgänglig: <https://www.smhi.se/publikationer/publikationer/extrem-korttidsnederbord-i-klimatprojektioner-for-sverige-1.29659> [2020-04-28]
- Pen-Mouratov, S., He, X. & Steinberger, Y. (2004). Spatial distribution and trophic diversity of nematode populations under *Acacia raddiana* along a temperature gradient in the Negev Desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, vol. 56 (2), ss. 339–355
- Pettersson, M. (2014). *Grödans kontra odlingsystemets effekt på frilevande nematoder*. (Avancerad nivå, A1E). SLU, Institutionen för ekologi. Tillgänglig: <https://stud.epsilon.slu.se/6951/> [2020-03-18]
- Sayre, R.M. (1963). WINTER SURVIVAL OF ROOT-KNOT NEMATODES IN SOUTHWESTERN ONTARIO. *Canadian Journal of Plant Science*, vol. 43 (3), ss. 361–364

- SMHI (2020). *Klimatindikator - temperatur* | SMHI. Tillgänglig: <https://www.smhi.se/klimat/klimatet-da-och-nu/klimatindikatorer/klimatindikator-temperatur-1.2430> [2020-04-22]
- Tsang, M.M.C., Hara, A.H. & Sipes, B. (2003). Hot-water treatments of potted palms to control the burrowing nematode, *Radopholus similis*. *Crop Protection*, vol. 22 (4), ss. 589–593
- Vandegheuchte, M.L., Sylvain, Z.A., Reichmann, L.G., De Tomasel, C.M., Nielsen, U.N., Wall, D.H. & Sala, O.E. (2015). Responses of a desert nematode community to changes in water availability. *Ecosphere*, vol. 6 (3), ss. 1–15 Ecological Society of America.
- Vrain, T.C. (1978). Influence of chilling and freezing temperatures on infectivity of *Meloidogyne incognita* and *M. hapla*. *Journal of nematology*, vol. 10 (2), ss. 177–80
- Wharton, D.A. & Marshall, A.T. (2002). Changes in surface features during desiccation of the anhydrobiotic plant parasitic nematode *Ditylenchus dipsaci*. *Tissue and Cell*, vol. 34 (2), ss. 81–87 Elsevier Ltd.
- Williams-Woodward, J.L. & Gray, F.A. (1999). Seasonal fluctuations of soil and tissue populations of *Ditylenchus dipsaci* and *Aphelenchoides ritzemabosi* in alfalfa. *Journal of nematology*, vol. 31 (1), ss. 27–36
- Xiong, D., Wei, C., Wubs, E.R.J., Veen, G.F., Liang, W., Wang, X., Li, Q., Putten, W.H.V. der & Han, X. (2020). Nonlinear responses of soil nematode community composition to increasing aridity. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 29 (1), ss. 117–126
- Zhang, Z.-Q. (2013). Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013. In : Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, vol. 3703 (1), ss. 5–11