



Biologisk bekämpning av rotgallnematoderna *Meloidogyne chitwoodi* & *Meloidogyne fallax*

Ellen Johansson

Självständigt arbete i biologi 15 hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för ekologi
Trädgårdsingenjör: odling - kandidatprogram
Alnarp 2022



Biologisk bekämpning av rotgallnematoderna *Meloidogyne chitwoodi* & *Meloidogyne fallax*

Biological control of root-knot nematodes Meloidogyne chitwoodi & Meloidogyne fallax

Ellen Johansson

Handledare: Maria Viketoft, SLU, Institutionen för ekologi
Examinator: Paul Becher, SLU, Institutionen för växtskyddsbiologi

Omfattning: 15 hp
Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E
Kurstitel: Självständigt arbete
Kurskod: EX0855
Program/utbildning: Trädgårdsingenjör: odling - kandidatprogram
Kursansvarig inst.: Institutionen för biosystem och teknologi

Utgivningsort: Alnarp
Utgivningsår: 2022
Omslagsbild: Gräsmatta infekterad av *Meloidogyne fallax*. Foto: Fera- Science.
Bild lånad från EPPO med tillstånd
Upphovsrätt: Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd

Nyckelord: Växtparasitära nematoder, Sedentära nematoder, Tillsättande biologisk bekämpning, *Pasteuria* spp.

Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap
Institutionen för ekologi

Sammanfattning

Bland de växtparasitära nematoderna är släktet rotgallnematoder ett av de ekonomiskt sett mest betydelsefulla. I Sverige har ett flertal arter av rotgallnematoder påträffats och bland de som senast påträffats hör *Meloidogyne chitwoodi* och *M. fallax* som upptäcktes i Sverige år 2017 respektive 2018. *Meloidogyne chitwoodi* och *M. fallax* orsakar stora skördeföruster världen över och klassas därför som karantänskadegörare inom Sverige och EU. Ett brett värdväxtregister och förmågan att motstå tuffa förhållanden, både abiotiska och biotiska, gör rotgallnematoderna till svårbekämpade skadedjur. Kemiska bekämpningsmetoder som jorddesinfektionsmedel och nematicider upplevs mer och mer förlegat i takt med att nya förbud inträder. I Sverige finns det inga godkända kemiska preparat mot växtparasitära nematoder, även om det fortfarande är godkänt i andra länder utanför Norden. Utan kemiska preparat uppstår nya utmaningar men också möjligheter. Stora förhoppningar ligger på biologiska bekämpningsmetoder och utnyttjande av diverse antagonister för kontroll av rotgallnematoder. Ett fåtal organismer har i försök visats kunna bekämpa populationer av *M. chitwoodi* och *M. fallax*, fastän antal försök och studier är relativt liten omfattning. Den här litteraturstudien har gått ut på att sammanfatta den litteratur som finns om biologisk bekämpning av *M. chitwoodi* och *M. fallax* utifrån tre grupper av organismer: predatorer (kvalster), parasiter och producenter av kemiska föreningar (svampar och bakterier). Resultatet från litteraturstudien visade att sex olika arter inom tre olika grupper hade antagonistisk effekt mot rotgallnematoderna *M. chitwoodi* och *M. fallax*: ett kvalster, en bakterie och fyra svampar. Forskning om biologisk bekämpning mot rotgallnematoder har till stor del fokuserat på andra arter inom släktet som bland annat *M. incognita* och *M. javanica*, men trots det kan det finnas en möjlighet att samma antagonister verkar effektivt i bekämpningen mot *M. chitwoodi* och *M. fallax*. Därför tar studien även upp fyra potentiella kontrollorganismer varav fyra svampar och ett kvalster. Även om organismer har visats kunna bekämpa populationer av *M. chitwoodi* och *M. fallax* så är forskningen strikt begränsad till labb- och växthusförsök. Av den anledningen krävs det fler studier med fältförsök för att se hur kontrollorganismer ter sig i en mer konkurrensbetingad och utsatt miljö.

Nyckelord: Växtparasitära nematoder, Sedentära nematoder, Tillsättande biologisk bekämpning, *Pasteuria* spp.

Abstract

Amongst the plant parasitic nematodes, the genus root-knot nematodes is one of the most economically significant. In Sweden, several species of root-knot nematodes have been found including the species *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax* which were found within fields in Sweden in 2017 and 2018 respectively. *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax* can cause substantial crop losses worldwide and are therefore classified as quarantine pests within Sweden and the EU. The species have a wide range of host plants and the ability to withstand harsh abiotic- and biotic conditions, which makes them difficult to control. Chemical control methods like soil disinfectants and nematicides are becoming more obsolete and in Sweden they are completely prohibited to use. Without access to chemical control methods new challenges and opportunities arise such as the use of biological control products and the use of various antagonists to control root-knot nematodes. Research on biological control of root-knot nematodes has largely been focusing on other species within the genus such as *M. incognita* and *M. javanica*, but despite this there may be a possibility that the same antagonists act effectively in the control of *M. chitwoodi* and *M. fallax*. Although the effectiveness of potential control organisms remains uncertain, there are a few organisms that have been proven to control populations of *M. chitwoodi* and *M. fallax*. Subsequently the focus of this study has been to summarize the current research on biological control of *M. chitwoodi* and *M. fallax* based on three groups of organisms: predators (mites), parasites, and producers of chemical compounds (fungi and bacteria). The results showed that six different species within three different groups had antagonistic effect against the root-knot nematodes *M. chitwoodi* and *M. fallax*: one species of mite, one species of bacteria and four species of fungi. The study also addresses four potential control organisms, including four species of fungi and one species of mite. Although several organisms have been shown to control populations of the two nematodes species, the research is strictly limited to laboratory and greenhouse trials. For this reason, field trials are needed to examine how control organisms behave in a more competitive and exposed environment.

Keywords: Plant parasitic nematodes, Sedentary nematodes, Augmentative biological control, *Pasteuria* spp.

Innehållsförteckning

Figurförteckning	6
Förklaringar	7
Förord	8
1. Inledning	9
1.1 Rotgallnematoder.....	9
1.1.1 Biologi och livscykel.....	9
1.1.2 Förekomst, värdväxtomfång och symptom.....	12
1.2 Biologisk bekämpning	14
1.3 Syfte	15
2. Metod	16
2.1 Litteratursökning.....	16
2.2 Avgränsningar	16
3. Resultat	18
3.1 Kontrollorganismer	18
3.1.1 Kvalster	21
3.1.2 Bakterier.....	21
3.1.3 Svampar.....	22
3.2 Potentiella kontrollorganismer.....	25
4. Diskussion	29
4.1 Kontrollorganismer	29
4.1.1 Kvalster	29
4.1.2 Bakterier.....	29
4.1.3 Svampar.....	30
4.2 Utmaningar.....	31
5. Slutsats	33
Referenser	34

Figurförteckning

- Figur 1. Meloidogyne chitwoodi hane med långsträckt muntagg. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och Plant Protection Service Wageningen, med tillstånd. 10
- Figur 2. Gallbildning på rötter av purjolök orsakat av M. fallax. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och UK Crown Copyright - Courtesy of Fera, med tillstånd 12
- Figur 3. T.v potatisknölar infekterade av M. chitwoodi. T.h friska potatisknölar. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och National Plant Protection Organization Nederländerna (NPPO), med tillstånd. 14
- Figur 4. Morot med tydliga gallbildningar till följd av infektion av M. fallax. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och Plant Protection Service Wageningen, med tillstånd. 14

Förklaringar

Polyfag	Organism med ett brett födospektrum
Saprotrof	Organism som lever på dött organiskt material
Nematofag	Organism som livnär sig på nematoder
Endoparasit	Parasit som lever inuti en värdorganism
Obligata parasiter	Organismer som måste genomgå minst ett parasitstadium för att kunna fullfölja sin livscykel
Opportunist	Organism som vanligtvis inte orsakar skada men som kan orsaka skada beroende på omständigheterna
Ovicidala organismer	Organismer med förmåga att döda ägg

Förord

Stort tack till Maria som har handlett mig i det här arbetet och kommit med kloka råd och värdefull feedback längs vägen.

1. Inledning

1.1 Rotgallnematoder

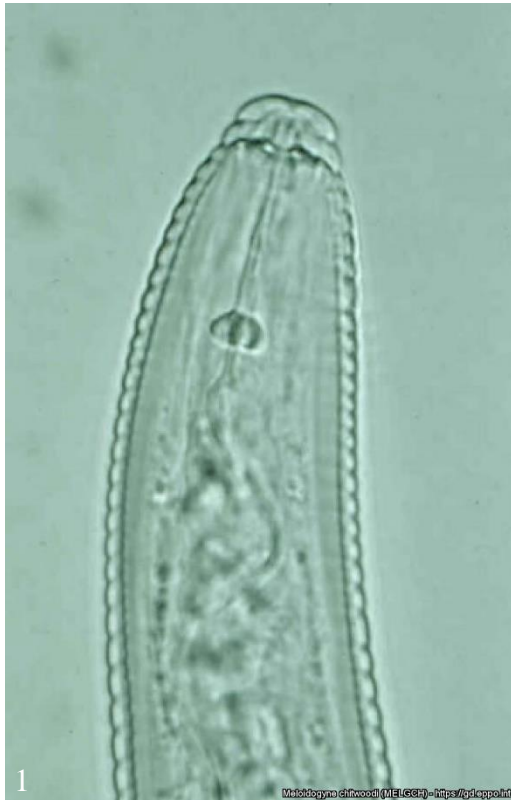
Nematoder är den mest individrika djurgruppen på jorden och finns överallt där liv finns (Andersson, 2018). Nematoderna är vattenlevande djur och i marken förekommer de i vattenfilmen som omger markpartiklarna. På svenska kallas de även rundmaskar och de förekommer vanligtvis mikroskopiskt små (ibid.). Nematoder förekommer både som nyttodjur och skadedjur men den här studien berör endast de växtparasitära rotnematoderna. Rotnematoderna delas in i olika kategorier utifrån levnadssätt där de antingen är migrerande (fritt rörliga under alla livsstadier) eller sedentära (fastsittande) (Andersson & Eriksson, 2001). Till de sedentära rotnematoderna hör bland annat rotgallnematoder (*Meloidogyne* spp.) – det ekonomiskt sett mest betydelsefulla släktet av växtparasitära nematoder. Rotgallnematoder utgör ett globalt hot mot växtproduktionen med betydande påverkan på både kvalitet och kvantitet hos ett brett spektrum av grödor.

I Sverige tillåts inte kemisk bekämpning av rotgallnematoder på grund omfattande negativa miljö- och hälsoeffekter. De pågående klimatförändringarna har dessutom möjliggjort en bredare utbredningszon för rotgallnematoder som tidigare varit begränsade till de kontinentala regionerna med andra klimatförhållanden (Andersson, 2018). Två rotgallnematodarter som på senare år har påvisats i Sverige är *Meloidogyne chitwoodi* och *Meloidogyne fallax* och det är av stor betydelse att försöka hålla nere spridningen och etableringen av dessa.

1.1.1 Biologi och livscykel

Rotgallnematodernas biologi och livscykel liknar den hos andra nematoder (Andersson & Eriksson, 2001). Till utseendet är nematoderna spol- (hanar och juveniler) eller cylinderformade (sedentära honor) och har en osegmenterad kropp som omges av en kutikula. Nematoderna saknar ett inre bärande skelett utan har i stället ett hydrostatiskt skelett (trögflytande vätska). Inuti den vätskefyllda kroppen finns de tre huvudorganen: matsmältningsorganen, reproduktionsorganen och utsöndringsorganen.

Matsmältning börjar vid munhålan hos vissa arter men hos rotgallnematoderna leder munöppningen in i en muntagg (kan observeras i figur 1). Med hjälp av muntaggen kan nematoderna spetsa igenom växtcellerna, pumpa ut och förtära cellvätskan (ibid.).



Figur 1. *Meloidogyne chitwoodi* hane med långsträckt muntagg. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och Plant Protection Service Wageningen, med tillstånd.

Livscykeln består av sex faser: ägg, juvenil fas indelat i fyra stadier: J1, J2, J3, J4 (med ömsning mellan varje stadie) och slutligen adult (Andersson, 2018). Inuti äggen utvecklas första- (J1) och andra stadiets nematoder (J2) som när de är färdigutvecklade kläcks fram ur äggen. Äggkläckningen är temperaturberoende och sker endast vid högre temperaturer runt 10° C (ibid.). Förutom temperatur finns det andra faktorer som kan spela roll för äggkläckningen beroende på nematodart (Wesemael et al., 2006). Äggkläckning av J2 hos *M. chitwoodi* påverkas och stimuleras till exempel av växternas rotexudat, men det gör däremot inte äggkläckning av J2 hos *M. fallax*. Efter äggkläckning börjar sökandet efter en värdväxt. När J2 funnit en lämplig värdväxt börjar invasionen av värdväxtens rot i tillväxtzonen bakom rotmössan, migration intercellulärt genom roten för att så småningom finna en lämplig plats nära det vaskulära systemet där nematoden övergår till att vara sedentär. Den sedentära nematoden livnär sig på omkringliggande växtceller, så kallade jätceller, som bildas av nematoden genom utsöndring av saliv (berikat med enzymer och en rad andra substanser) genom muntaggen. Salivet bryter ner innehållet i cellerna vilket gör det lättare för

nematoden att suga upp växtsaften (ibid.). Under nematodens utvecklingstid i roten fortsätter jättecellernas parenkymceller att delas och cellerna expanderar, vilket så småningom ger upphov till gallbildning på rötterna (figur 2) (Perry & Moens, 2011). Nematoderna fortsätter att utvecklas i roten där hanarna övergår från sedentär form till maskform i det fjärde juvenilstadiet (J4) för att röra sig ut ur rötterna och fortsätta sina liv som frilevande nematoder i jakt på honor, medan honorna förblir sedentära i rötterna där de fortsätter växa i storlek för att slutligen anta en päronliknande form (Agrios, 2005). Honan befruktas därefter antingen genom partenogenes (asexuell befruktning) vid gynnsamma förhållanden eller sexuellt och lägger sedan flera hundra ägg i en geléaktig äggsäck utanför roten som upplöses i jorden när honan dör (ibid.).

Nematoder bär på en rad olika egenskaper som hjälper dem överleva den annars utsatta och konkurrensbetingade miljön i jorden. Nematodernas organ skyddas av en kutikula (skyddande yttre lager) huvudsakligen uppbyggd av kollagenproteiner (Davies & Curtis, 2011). Bortsett från att kutikulan hjälper till att upprätthålla kroppsuppbyggnaden och skydda mot abiotiska stressfaktorer, fungerar den även som ett skydd mot antagonister. I de allra tidigaste livsstadierna skyddas dessutom nematodembryona i ett ägg med ett skal bestående av tre lager: det yttre lagret består av vitellin (protein) följt av ett lager av kitin (polysackarid) och ett inre lipidlager, där det inre lipidlagret försvårar genomträngligheten av ämnen i omgivningen som bland annat kemikalier och nematicider (Perry & Moens, 2011).

Många växtparasitära nematodararter har en hög reproduktionsförmåga under gynnsamma förhållanden då en hona kan producera upp till flera hundra avkommor (Björklund & Boberg, 2019). En hög reproduktionsförmåga är dock inte alltid korrelerat med en hög skadenivå. Om värdväxten besitter en hög toleransnivå kan även skadan från stora nematodpopulationer begränsas, precis som mindre nematodpopulationer kan orsaka stor skada om växten inte är tillräckligt tolerant (ibid.). Generationstiden är även starkt korrelerat med temperatur där medelhöga temperaturer på 15–20°C snabbar på reproduktionsprocessen (Jordbruksverket, 2019). Höga temperaturer >20°C har däremot en negativ påverkan på reproduktionen och kan även påverka nematodernas överlevnadsgrad i avsaknad av värdväxt medan de generellt överlever bättre utan värdväxt i temperaturer runt 4–10°C då de går in i en vilande fas (Das, 2010).



Figur 2. Gallbildning på rötter av purjolök orsakat av *M. fallax*. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och UK Crown Copyright - Courtesy of Fera, med tillstånd

1.1.2 Förekomst, värdväxtomfång och symptom

Meloidogyne chitwoodi observerades för första gången i Sverige år 2017 i ett fält med stärkelsepotatis i Sölvesborg i Blekinge (Hushållningssällskapet, 2018). År 2018 observerades *M. chitwoodi* för andra gången, denna gång i Kristianstad i Skåne och strax efter den andra upptäckten av *M. chitwoodi* upptäcktes även *M. fallax* i fält (ibid.). De morfologiska skillnaderna mellan arterna är nästintill omöjliga att urskilja vilket är anledningen till att *M. fallax* till en början klassades som en ny underart av *M. chitwoodi* innan erkännandet som egen art (Björklund & Boberg, 2019).

Antalet värdväxter varierar mellan olika familjer och arter av växtparasitära nematoder där *M. chitwoodi* och *M. fallax* tillhör de mer polyfaga (brett födospektrum) arterna trots vissa värdväxtpreferenser (Andersson, 2018). *Meloidogyne chitwoodi* och *M. fallax* angriper gärna både monokotyledoner och dikotyledoner. Exempel på grödor är potatis (*Solanum tuberosum*), morötter (*Daucus carota* subsp. *sativus*), majs (*Zea mays*), stråsåd (*Triticum aestivum* med mer), kålväxter (*Brassica oleracea* med mer) och många arter av ogräs, men listan kan göras lång. *Meloidogyne fallax* angriper till stor del samma grödor med några få skillnader i preferenser, bland annat att den angriper jordgubbar (*Fragaria* × *ananassa*) men inte majs (*Zea mays*) (ibid.). Det breda urvalet av värdväxter hos arterna gör det svårt att kontrollera dem med klassiska odlingstekniska åtgärder som

växtföljd och därför är de bekämpningsåtgärder som normalt sätts in i stället svarträda eller odling av grödor med saneringseffekt (resistent eller immuna) så som oljerättika (*Raphanus sativus* L.) eller tagetes (*Tagetes* L.) (Björklund & Boberg, 2019). Dessutom krävs ogräsbekämpning och noggrann rengöring av maskiner som används på infekterade fält (ibid.).

Meloidogyne chitwoodi och *M. fallax* klassas båda som karantänskadegörare vilket innebär att de är organismer som orsakar stor skada på grödor men som ännu inte är etablerade eller endast etablerade i en begränsad skala (Jordbruksverket, 2019). Om en lantbrukare misstänker smitta i åkern ansvarar denne för att anmäla misstänkt förekomst till Jordbruksverket. Om det bekräftas att det finns nematoder i odlingen är Jordbruksverkets uppgift att besluta om vilka bekämpningsåtgärder som ska tillämpas (Jordbruksverket, 2019). Alla EU:s medlemsstater förväntas klassa *M. chitwoodi* och *M. fallax* som karantänskadegörare och bör göra sitt yttersta för att förhindra införsel och spridning av båda arterna (EPPO, 2021).

Angreppssymptomen på växterna är lika för *M. chitwoodi* och *M. fallax* men varierar från gröda till gröda. Ovanjordiska symptom är inte lika lätta att urskilja som underjordiska, men generellt är dålig tillväxt ett symptom (Hushållningssällskapet, 2018). Rötter hos många grödor påverkas genom ett mer förgrenat rotsystem med utväxande svulster så kallade galler. På potatis (*Solanum tuberosum*) kan galler bildas på rötter eller på knölar (figur 3) och knölar kan ibland få små bruna prickar innanför skalet vilket är honor med sina äggsäckar. Hos infekterade morötter (*Daucus carota* subsp. *Sativus*) är missbildade pålrötter ett symptom samt gallbildning (figur 4) (ibid.).



*Figur 3. T.v potatisknölar infekterade av *M. chitwoodi*. T.h friska potatisknölar. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och National Plant Protection Organization Nederländerna (NPPO), med tillstånd.*

*Figur 4. Morot med tydliga gallbildningar till följd av infektion av *M. fallax*. Bild lånad från European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) och Plant Protection Service Wageningen, med tillstånd.*



1.2 Biologisk bekämpning

Biologisk bekämpning är en bekämpningsmetod där nyttoorganismer hjälper till att begränsa och hämma effekterna av skadliga organismer inom jordbruk, trädgård och skogsbruk (Jonsson, 2022). Stenberg et al. (2021) menar att terminologin bakom begreppet ”biologisk bekämpning” har skapat stor förvirring inom forskning, av lagstiftare och inom bekämpningsmedelsindustrin. Därför presenterade de en global konceptuell beskrivning av vad som utgör begreppet ”biologisk bekämpning”. Den slutgiltiga definitionen som presenteras av Stenberg et al. (2021) är:

Biological control is the exploitation of living agents (including viruses) to combat pestilential organisms (pests and pathogens), directly or indirectly, for human good. Biological control must always involve the following three separate players: 1) a biocontrol agent, 2) a pest, and 3) a human stakeholder benefitting from the pest control service provided by the biocontrol agent.

Det finns fyra typer av biologisk bekämpning: naturlig, klassisk, tillsättande och bevarandebiologisk bekämpning (Jonsson, 2022).

- Naturlig biologisk bekämpning: Kallas också ”bakgrundsbe­kämpning” då det är den typ av bekämpning som sker naturligt utan människors påverkan.

- Klassisk biologisk bekämpning: Tillsättande av nyttoorganismer i en ny miljö med avsikt att de ska etablera sig och verka antagonistiskt under en lång tid.
- Tillsättande biologisk bekämpning: Tillsättande av nyttoorganismer med avsikt att de ska fungera bekämpande under kort tid.
- Bevarandebiologisk bekämpning: Gynnande av redan befintliga naturliga fiender.

Biologisk bekämpning inbegriper användande av både mikro- och makroorganismer. I Sverige regleras användande av bekämpningsmedel med mikroorganismer (svampar, bakterier och virus) av Kemikalieinspektionen och omfattas av EU:s växtskyddsmedelsförordning ((EG) nr 1107/2009), EU:s biocidförordning och/eller svenska bekämpningsmedelsförordningen (Kemikalieinspektionen, 2021b). Godkännande av makroorganismer (förkortat NIS för nematoder, insekter och spindeldjur) i bekämpningsmedel regleras i stället av Naturvårdsverket (ibid.).

1.3 Syfte

Syftet med litteraturstudien var att undersöka om biologisk bekämpning kan användas som en bekämpningsmetod mot rotgallnematoderna *Meloidogyne chitwoodi* och *Meloidogyne fallax*, och vilka organismer som i så fall är möjliga.

2. Metod

2.1 Litteratursökning

Arbetet är en litteraturstudie och ett flertal digitala söktjänster har använts som Web of Science, Google Scholar, PubMed samt SLU-bibliotekets söktjänst PRIMO. Vetenskapliga artiklar, böcker och e-böcker har varit de primära informationskällorna. Naturvårdsverket och Kemikalieinspektionens bekämpningsmedelsregister har varit till hjälp gällande beslut kring godkännande av kontrollorganismer och produkter i Sverige. Jordbruksverket, Hushållningssällskapet och SLU har varit värdefulla källor till aktuell information gällande *Meloidogyne chitwoodi* och *Meloidogyne fallax*.

Boken ”*Nematoder som växtskadegörare*” av Andersson (2018) gav en överblick över kända nematodarter för nordiska förhållanden och hur de bäst bekämpas. Boken ”*Biological Control of Plant-parasitic Nematodes*” av Stirling (2014) visade sig vara en bra grund till arbetet som gav förståelse för interaktionerna mellan jordlevande organismer och nematodsamhällen.

2.2 Avgränsningar

Arbetet har primärt fokuserat på att undersöka vilka organismer som kan användas för att kontrollera populationer av *M. chitwoodi* och *M. fallax*, men i arbetet finns även en sektion med potentiella kontrollorganismer. Anledningen till detta var den begränsade informationen om kontrollorganismer testade specifikt mot *M. chitwoodi* och *M. fallax*. Kontrollorganismer mot andra arter av rotgallnematodarter (bland annat *M. javanica*, *M. incognita* och *M. hapla*) nämns därför men begränsas till organismer som i nuläget är tillåtna för användning i Sverige. Fortsättningsvis tillät inte arbetets omfång en genomgång av alla godkända organismer i Sverige. De arter som valdes ut (*Trichoderma* spp, *Clonostachys* spp, *Paecilomyces* och *Stratiolaelaps scimitus*) är vanligt förekommande i litteraturen. Huruvida fler av de godkända organismerna i Kemikalieinspektionens register kan ha en antagonistisk effekt mot andra rotgallnematodarter är således inte undersökt.

Den här litteraturstudien har utgått från definitionen av biologisk bekämpning som presenterats av Stenberg et al. (2021) (se punkt 1.2 Biologisk bekämpning) och berör tillsättande biologisk bekämpning. Således utesluts organismer med växtbefrämjande egenskaper som hjälper till att förstärka växternas försvar utan att direkt påverka växtens fiender.

3. Resultat

3.1 Kontrollorganismer

Kontrollorganismerna som berörs i den här studien tillhör tre olika kategorier: predatorer, parasiter och producenter av kemiska föreningar som har förmågor att på olika sätt interagera med nematoderna.

Predatorer

Predation är en interaktion mellan individer som kännetecknas av att ett byte konsumeras av ett rovdjur som vanligtvis aktivt letar efter bytet (Stirling, 2011). De predatorer som angriper nematoder är bland annat kvalster, hoppstjärtar och rovnematoder. Medan vissa av predatorerna är generalister finns det även några av dem som har mer specifika födopreferenser. Rovnematoderna tillhör fem olika ordningar och visar på bred mångsidighet i deras ekologi. Många av arterna använder sin muntagg för att göra hål i kroppsväggar och suga ut kroppsvätskor från sina byten medan andra mer eller mindre konsumerar sina byten direkt genom en bred munhåla (ibid.). Andra studier har undersökt de predatoriska egenskaperna hos olika arter av kvalster, och särskilt framgångsrika resultat har observerats för kvalster inom ordningen Mesostigmata som suger i sig kroppsvätskorna från nematoder och nematodägg genom att tränga sig igenom och krossa kutikulorna och skalen (Stirling et al., 2017). Kvalster inom andra ordningar har andra födotaktiker, till exempel att fånga in och sluka hela bytet (Cumagun & Moosavi, 2015).

Inte lika många studier har undersökt det antagonistiska beteendet hos hoppstjärtar men enligt Stirling (2011) finns det bevis för att även den gruppen är predatorer på nematoder.

Parasiter

Parasitism uppstår när en organism lever i eller på en annan organism och tar resurser från värden för att gynna sin egen tillväxt och överlevnad (Sorci & Garnier, 2019). Av de nematofaga parasiterna hittar man både svampar och bakterier.

Bakteriella parasiter parasiterar på växtparasitära nematoder i en trestegsprocess där det i det första steget gäller för bakterien att känna igen rätt nematodart (Stirling, 2014). Arter av nematofaga bakterier har oftast få värdorganismer och är normalt specialiserade på att infektera en eller några få specifika nematodsläkter. Den obligata parasiten *Pasteuria penetrans* är exempelvis specialiserad på rotgallnematoder medan *P. thornei* oftast infekterar rotsårnematoder (*Pratylenchus* spp). Infektionsprocessen som efterföljer sker genom att sporer fäster på nematodens kutikula och efterträdesvis växer det in en grodd från sporen i nematoden (på engelska: germ tube). Slutligen börjar bakteriekolonin som utvecklas inuti nematoden att producera sporer och därmed fylls nematodens kroppshåla med endosporer som vid total nedbrytning av nematoden frigörs till jorden (ibid.).

Till de parasitiska svamparna hör endoparasiterna och de ovidala (äggdödande) och opportunistiska (generalister) parasiterna (Stirling, 2014). Endoparasiterna är obligata parasiter som använder konidie- och zoosporer för att fästa till nematodens kutikula (Zhang et al., 2020b). Konidiesporerna formar ett appressorium (cell specialiserad på att infektera organismer) som penetrerar kutikulan, zoosporerna börjar sedan gro på nematodens kutikula för att senare injicera och infektera nematoden med ett smittsamt sporidium (ett speciellt filament från sporer). Inuti nematoden utvecklas och gror nya konidiesporer som ligger hårt pressade mot den inre väggen av kutikulan vilket stör nematodens metabolism och som slutligen leder till nematodens död. De ovidala och opportunistiska svampparasiterna är organismer som växer på och parasiterar de sedentära nematoderna och/eller äggen. Med hjälp av specifika proteiner och appressorium kan hyferna och konidiesporerna fästa till äggen och/eller nematodernas kutikula. Vidare kan penetration av skalet ske med hjälp av enzymer och slutligen kan hyferna och konidiesporerna kolonisera nematoden och/eller äggens vävnader (ibid.).

Ytterligare en grupp av svampar går under benämningen parasiter - de nematodfångande svamparna. Även om de nematodfångande svamparna ofta benämns som predatorer i litteraturen så är de huvudsakligen parasiter. Den här gruppen använder olika fångstrukturer för att fånga in nematoderna. Fångstrukturerna består ofta av ett adhesivt lager som nematoderna lätt fastnar vid (Swe et al., 2011). Några av de vanligaste arterna med dessa egenskaper finns inom ordningen Orbiliales med fem vanliga fångststrukturer (Stirling, 2011):

- Klibbigt nätverk: En fångmekanism bestående av ett ofta två- eller tredimensionellt nätverk av mycel med klistrig yta.
- Klibbiga knoppar: Hyfer med utväxter i form av stjälkar med små klistriga knoppar som nematoderna fäster till.

- Sammandragande ringar. Likt klubbiga knoppar består hyferna av utväxter i form av stjälkar med klistriga knoppar. Knopparna är dock tre-celliga med ett hålrum mellan sig (så att de bildar en ring) och när nematoderna rör sig igenom ringen så sväller cellerna upp och därmed hålls nematoderna fast. Den immobiliserade nematoden kan sedan konsumeras genom att svampen växer in i nematoden.
- Ej-sammandragande ringar: Den tre-celliga knoppen sväller inte upp och stjälkarna är ofta längre.
- Klubbiga grenar: Här är hyferna endast korta, klubbiga stjälkar utan knoppar.

En markant skillnad i födopreferenser hittas inom olika arter av de nematodfångande svamparna. Utöver de parasitiska svamparna finns även saprotrofer, det vill säga arter som föredrar att konsumera dött organiskt material (Stirling, 2011). Utbredningen och förekomsten av nematodfångande svampar varierar beroende på en rad olika faktorer där vissa arter är mer associerade med specifika jordegenskaper som till exempel fukt, ett visst pH värde, balans av näringsämnen och tungmetaller, mängd organiskt material samt nematoddensitet (Swe et al., 2011). Enligt Swe et al. (2011) har till exempel vissa arter med fångknoppar isolerats ur näringsfattigare jordar medan arter med sammandragande ringar isolerats ur mer näringsrika jordar där nematoddensiteten varit avsevärt högre.

Producenter av kemiska föreningar

Vissa jord- och växtrelaterade mikroorganismer har förmågan att producera flyktiga organiska föreningar, även kallade VOC:s (från engelskans "volatile organic compounds"). Föreningarna härleds från primära- och sekundära metabolismvägar, har låg molekylvikt och ett högt ångtryck vilket gör molekylerna flyktiga (Morath et al., 2012). Alkohol, aldehyder, ketoner och estrar är exempel på VOC:s. VOC:s fungerar bland annat bra som semiokemikalier för kommunikation mellan individer där de kemiska substanserna från den ena individen har någon form av inflytande på den andra individen (ibid.).

Några organismer har bevisats ha förmågor att producera toxiska kemiska föreningar - till exempel toxinbildande svampar med förmågan att framkalla paralysering hos nematodeer genom att påverka deras nervsystem med hjälp av toxiner (Zhang et al., 2020b). Vidare menar Zhang et al. (2020b) att penetrering sker efter det att nematoden immobiliserats och att hyferna därefter kan börja kolonisera nematoden intercellulärt för att så småningom orsaka död. Äggkläckning och embryonal utveckling hämmas också av svampens toxiska metaboliter (Devi, 2018). Även många bakterier kan producera och utsöndra ämnen som kan hämma

eller verka toxiskt mot nematoder, och likt de toxinbildande svamparna kan toxinbildande bakterier påverka reproduktion, äggkläckning och överlevnad (Dihingia et al., 2017).

Samtliga organismer som verkar antagonistiskt mot *M. chitwoodi* respektive *M. fallax* samt deras gruppindelning utifrån predatorer, parasiter och producenter av kemiska föreningar illustreras i tabell 1.

3.1.1 Kvalster

***Hypoaspis* spp.**

Inom familjen Laelapidae, ordningen Mesostigmata (rovkvalster) och stammen Arthropoda (leddjur) (SLU artdatabanken, u.å.-a) finns två arter av kvalster som i växthusförsök har kunnat kontrollera populationer av rotpatogener: *Hypoaspis aculeifer* och *Hypoaspis miles* (Fathipour & Maleknia, 2016). Värt att nämna är dock att ett stort antal arter som beskrivs tillhöra släktet *Hypoaspis* kan tillhöra andra släkten eller har andra benämningar (Moreira & Moraes, 2015). Det senare gäller både *H. aculeifer* och *H. miles* som i flera andra artiklar benämns som *Geolaelaps aculeifer* respektive *Stratiolaelaps scimitus* (Walter & Campbell, 2003).

I ett växthus i Utah kunde Inserra och Davis (1983) observera populationer av rotgallnematoderna *M. chitwoodi* och *M. hapla* på tomatrötter samt populationer av betcystnematoden *Heterodera schachtii* på sockerbetsrötter. I samma jord kunde även individer av *H. aculeifer* observeras äta på äggmassan av samtliga nematodarter. Enligt Inserra och Davis är det oklart om *H. aculeifer* äter på äggen eller på själva matrixen som omger äggmassan även om det observerades att kvalstrets mundelar hade penetrerat matrixen.

3.1.2 Bakterier

***Pasteuria* spp.**

Arter inom släktet *Pasteuria* tillhör gruppen endosporbildande grampositiva bakterier. Släktet tillhör familjen Alicyclobacillaceae och ordningen Bacillales (EPPO, 2007). *Pasteuria* spp. är främst obligata parasiter på nematoder och det finns en stor variation inom släktet med många olika isolat som har visats bära på en rad olika egenskaper, till exempel skillnader i endosporstorlek (Stirling, 2014). Bakteriernas antagonistiska verkningsmekanism är att sporer fäster sig till den fibrösa kutikulan hos andra stadiets mobila juvenila rotgallnematoder (J2) (Stirling, 2014). Nematoderna som är belastade med endosporer fortsätter sina vandringar för att slutligen blir sedentära inuti växtroten. Sporgroning sker innan den tredje

ömsningen av J2 till J3 och följs av en infektion som sker när bakterien med hjälp av en grodd penetrerar nematodens kutikula. Efter penetrering av kutikulan bildas mikrokolonier av mycelium-strukturer inuti nematodens kroppshåla som så småningom mognar och bildar endosporer som fortsätter att utvecklas. Strax efter att nematodens vätskefyllda kroppshåla fyllts med endosporer börjar nedbrytning av nematodkroppen och endosporerna kan spridas ut till jorden igen för att infektera nya individer (ibid.).

I en studie genomförd av Wishart et al. (2004) undersöktes hur stor andel sporer från fyra isolat av *P. penetrans* och *P. nishizawae* som fäst på J2 från olika populationer av *M. chitwoodi* och *M. fallax*. I samma studie jämfördes även den procentuella andelen sporer som fästs på J2 från populationer av fyra olika arter av rotgallnematoder: *M. chitwoodi*, *M. fallax*, *M. hapla* och *M. incognita*. Resultaten från studien visade att alla fyra isolat av *P. penetrans* samt *P. nishizawae* fäste vid kutikulan hos minst en population av *M. chitwoodi*, men olika isolat fäste mer eller mindre bra till populationer av de olika arterna av *Meloidogyne* spp. *Pasteuria nishizawae* visades kunna binda till fem av tio populationer av *M. chitwoodi* och till samtliga två populationer av *M. fallax*. Sporer från två av isolaten av *P. penetrans* kunde fästa extra bra till flera populationer av *M. chitwoodi* samt *M. fallax*, men i större utsträckning fäste sporer bättre till *M. hapla* och *M. incognita*. Slutsatsen var att sporer från *P. nishizawae* kunde binda relativt bra till både *M. chitwoodi* och *M. fallax* medan sporer från isolaten av *P. penetrans* fäste olika bra till *M. chitwoodi* och *M. fallax*.

3.1.3 Svampar

***Muscodor* sp.**

Enligt Saxena och Strobel (2021) tillhör släktet *Muscodor* ett av de mer lovande svampsläktena ur ett växtskyddsperspektiv. Släktet tillhör familjen Xylariaceae (kolkärnssvampar), ordningen Xylariales inom divisionen Ascomycota (sporsäckssvampar) (Lacey et al., 2009). Den första upptäckten av *Muscodor albus* gjordes i Centralamerika på 90-talet där den hittades i ett kanelträd (*Cinnamomum zeylanicum*) och sedan dess har 21 andra arter inom släktet kartlagts. Flera isolat inom släktet är sterila (producerar inga sporer) och svampen hämmar och dödar organismer genom sin förmåga att producera en blandning av flyktiga organiska ämnen (VOC) (Strobel, 2006). *Muscodor albus* har visat producera en mängd VOC:s under laboratorieförhållanden. Det är dock fortfarande oklart huruvida applicering på fält kommer ha lika framgångsrika resultat (Saxena & Strobel, 2021).

I en studie av Riga et al. (2008) undersöktes effekten av *M. albus* på fyra växtparasitära nematodarter: rotgallnematoderna *M. chitwoodi* och *M. hapla*, stubbrotnematoden *Paratrichodorus allius* samt *Paratylenchus penetrans*. Studien delades upp i två delar där första delen handlade om att testa effekten av de VOC:s i en kammare medan andra delen var ett växthusförsök där svampen inokulerades i jorden. Del ett gick ut på att isolera ett isolat av *M. albus* i plastbehållare som placerades i en kammare med avtagna lock för att släppa ut de organiska substanserna som producerats. I kammaren placerades sedan petriskålar innehållande ett hundratal juvenila och vuxna nematoder av samtliga arter (en kammare per art), som fick stå i kammaren tillsammans med *M. albus* i 72 timmar. För kontroll placerades även petriskålar med nematoder i andra kammare tillsammans med plastbehållare innehållande rågkorn i stället för *M. albus*. Del två avsåg försök i växthus där krukor inokulerades med *M. albus* och respektive nematodart. Lämpliga värdväxter planterades i krukorna, i krukorna med *M. chitwoodi* planterades fyra veckor gamla plantor av potatis (*Solanum tuberosum* L. cv Russet Burbank). Utöver de behandlade krukorna fanns även kontroller utan *M. albus*. Efter åtta veckor extraherades nematoderna från krukorna för att avläsas. Resultaten från kammaren visade hög mortalitet för samtliga nematodarter men högst för *M. chitwoodi* på 95% i jämförelse med kontrollprovet där mortaliteten låg på 3,9%. Nematodpopulationerna i växthusförsöken påverkades också av närvaron av *M. albus* där mortaliteten för *M. chitwoodi* i potatisrötter låg på 95% och mortaliteten för *M. chitwoodi* i jorden låg på 100% (Riga et al., 2008).

***Mortierella* sp.**

Släktet *Mortierella* är det vanligaste släktet av marklevande svampar (Ozimek & Hanaka, 2021). Släktet tillhör familjen Mortierellaceae, ordningen Mortierellales. Divisionen är Incertae sedis (okänd) (SLU artdatabanken, u.å.-b). Arter inom släktet klassas som generalister och identifieras som både endofyter (lever inuti en växt) och saprotrofer (tar näring från dött material). *Mortierella* spp. har framför allt beskrivits inneha förmågor att främja växternas tillväxt (Liao, 2021; Zhang et al., 2020a; Ozimek & Hanaka, 2021), men det finns viss information om *Mortierella* spp. kan användas som kontrollorganism mot växtparasitära nematoder.

Dilegge et al. (2019) undersökte den antagonistiska effekten av *Mortierella globalpina* på populationer av *M. chitwoodi*. Försöken delades upp i två delar där ena delen gick ut på att tillsätta ägg från *M. chitwoodi* och sporer från *M. globalpina* till olika krukor med tomatplantor och andra delen gick ut på att undersöka hur väl *M. globalpina* kunde angripa nematoder i ett försök på agarplattor. Första försöket pågick under flera dagar och tomatrötterna undersöktes med hjälp av rotskanningsanalys där antal galler kunde observeras. Resultatet från första försöket visade en signifikant minskning av antal galler. Det kunde även konstateras att en

minskning av galler var korrelerat med en ökning av antal rotspetsar (DiLegge et al., 2019). Resultatet från andra försöket visade att alla populationer av *M. chitwoodi* var helt immobiliserade och parasiterade av *M. globalpina*. Totalt överlevde endast sex individer parasitismen av *M. globalpina*. Efter noggrannare granskning kunde det observeras att hyfer från *M. globalpina* kunde penetrera äggen av *M. chitwoodi*, fortsätta växa inuti äggen, bryta ner äggens kutikula och avslutningsvis förbruka äggens innehåll. Det visade sig även att hyferna kunde penetrera den inre kutikulan av adulta individer av *M. chitwoodi*, äta av individernas cellulära innehåll, kolonisera det cellulära innehållet för att slutligen hitta sin väg ut via kutikulan på jakt efter en ny värd att parasitera.

***Monacrosporium* spp.**

Monacrosporium är ett släkte inom familjen Orbiliaceae (vaxskålar), ordningen Orbiliales och divisionen Ascomycota (sporsäckssvampar) (EPPO, 1996). Flera arter inom släktet är nematodfångande och har olika infångningstekniker beroende på fångstruktur. *Monacrosporium elliposporum* har observerats fånga in nematoder med hjälp av klibbiga knoppar medan *M. cionopagum* fångar in nematoder med hjälp av klibbiga grenar (Saxena & Mittal, 1995).

Effekten av *M. elliposporum* och *M. cionopagum* på rotgallnematoderna *M. incognita* och *M. chitwoodi* samt på betcystnematoden *Heterodera schactii* testades i ett försök av Jaffee och Muldon (1995). Målet med försöket var att undersöka arternas mottaglighet för angrepp av *M. elliposporum* och *M. cionopagum*. Försöket genomfördes i krukor med savojkål där jorden inokulerats med nematoder och kontrollorganismer. Efter en viss tid undersöktes antal nematoder i rötterna. Resultaten från försöket var framgångsrikt gällande parasitering av rotgallnematodarerna. I jorden kunde antal nematoder i rötterna observeras vara lägre än i kontrollproverna utan tillsättning av kontrollorganism. *Monacrosporium elliposporum* parasiterade individer av *M. chitwoodi* i större utsträckning än *M. cionopagum* och liknande resultat kunde observeras för *M. incognita*. Effekten på *H. schactii* var däremot inte lika framgångsrikt.

Tabell 1. Organismer som verkar antagonistiskt mot *Meloidogyne chitwoodi* respektive *Meloidogyne fallax*.

	<i>M. chitwoodi</i>	<i>M. fallax</i>
Kvalster	<i>Hypoaspis aculeifer</i>	-
Bakterier	<i>Pasteuria</i> spp.	<i>Pasteuria penetrans</i>
Svampar	<i>Muscodor albus</i>	-
	<i>Mortierella globalpina</i>	
	<i>Monacrosporium elliposporum</i>	
	<i>Monacrosporium elliposporum</i>	

3.2 Potentiella kontrollorganismer

***Trichoderma* spp.**

Trichoderma är ett allmänt förekommande svampsläkte bestående av en övervägande majoritet imperfekta svampar (svampar som saknar sexuell stadium) som har förmågan att agera antagonistiskt mot en rad olika rotpatogener (Poveda et al., 2020). Släktet tillhör familjen Hypocreaceae, ordningen Hypocreales (köttkärnsvampar) i divisionen Ascomycota (sporsäcksvampar) (SLU artdatabanken, u.å.-c). Arter inom släktet *Trichoderma* kan verka hämmande mot patogener genom antibios och fungerar dessutom ofta bra som tillväxtförstärkare och jordförbättrare. Den snabba tillväxten och förmågan att producera en stor mängd konidiesporer gör *Trichoderma* spp. till intressanta kontrollorganismer som dessutom är lätta att producera för kommersiellt bruk (Woo et al., 2014).

Än så länge finns det inga studier som har undersökt effekten av *Trichoderma* spp. mot rotgallnematoderna *M. chitwoodi* och *M. fallax*. Däremot finns det studier som visar hur olika arter av *Trichoderma* spp. kan fungera antagonistiskt mot andra rotgallnematodararter. Sahebani och Hadavi (2008) rapporterade i sin studie om hur *T. harzianum* isolat BI reducerade angrepp av *M. javanica* i ett växthusförsök på tomat. *Trichoderma harzianum* BI observerades penetrera äggmassans matrix genom sin produktion av lytiska enzymer kitinas och proteas (enzymer med förmåga att bryta ner cellväggar). I krukor inokulerade med olika koncentrationer av sporer från svampen var det färre ägg som kläcktes jämfört med kontrollkrukorna utan tillsatta sporer. En minskning i antalet galler, äggmassor per planta och ägg per äggmassa kunde observeras i plantorna inokulerade med *T. harzianum*. Ett liknande växthusförsök genomfördes av Mukhtar (2018) som presenterade effektiviteten av *T. harzianum* och *T. viride* mot *M. incognita* på tomat. Resultaten visade på en minskning av galler, äggmassa per planta och ägg per massa. Sharon et al. (2007) menar att förutom produktion av lytiska enzymer som kan bryta ner äggmassans matrix vid penetrering har olika arter samt isolat av samma art av *Trichoderma* skilda förmågor att med hjälp av sina konidiesporer fästa till ägg och J2 nematoder.

Beslut gällande försäljning, återförsäljning och användning av olika arter av *Trichoderma* förändras från år till år. Binab TF WP innehållande *T. polysporum* och *T. atroviride* fick användningsförbud i november 2020, och endast *T. harzianum* isolat t-22 är fortfarande godkänd för användning och finns i produkterna TRIANUM-P och Trianum G båda mot svampangrepp i växthusodling och odling på friland (Kemikalieinspektionen, 2021a).

***Clonostachys* sp.**

Clonostachys är ett svampsläkte inom familjen Bionectriaceae, ordningen Hypocreales (köttkärnschampar) och divisionen Ascomycota (sporsäckssvampar) (SLU artdatabanken, u.å.-d). Inom släktet är arten *Clonostachys rosea* troligen den mest studerade. *Clonostachys rosea* är en saprotrofisk svamp som har visats vara en framstående kontrollorganism mot olika patogener, allt ifrån svampar till insekter och nematoder. *Clonostachys rosea* har visats kunna parasitera ägg och andra livsstadier av växtparasitära nematoder, trigga SAR (systemic acquired defence) hos växter samt producera nematotoxiska ämnen och enzymer (Iqbal et al., 2018).

I experiment har olika isolat av *C. rosea* visat på antagonistisk effekt mot rotgallnematoder. Ett försök som demonstrerar detta gjordes *in vitro* med isolat *C. rosea* KAV1 och *C. rosea* KAV2. Sporer från *C. rosea* KAV1 och *C. rosea* KAV2 tillsattes i en suspension som sedan inokulerades med J2s från *M. javanica* och *M. incognita*. Efter 48 timmar beräknades dödligheten och resultaten visade på 98–100% dödlighet för båda arterna (Migunova et al., 2018). I ett annat växthusförsök utfört av Cristóbal-Alejo et al. (2021) prövades effektiviteten av *C. rosea* TH27 på *M. incognita*. Försöket utfördes i krukor med tomatplantor. Jorden inokulerades med både ägg och J2 av *M. incognita* samt mycelium från *C. rosea* TH27. Resultaten var framgångsrika och visade på en minskning av antalet galler per planta, antalet ägg per gram rot samt antalet honor i tomatrötterna (Cristóbal-Alejo et al., 2021).

Clonostachys rosea isolat J446 är godkänd i Sverige i produkten LALSTOP G46 WG mot svampangrepp i jordgubbsodling samt i Prestop mot svampangrepp på grönsaker och bär på friland, i tunnelodling och i växthus (Kemikalieinspektionen, 2021c).

***Paecilomyces* spp.**

Släktet *Paecilomyces* tillhör familjen Thermoascaceae, ordningen Eurotiales och divisionen Ascomycota (sporsäckssvampar) (SLU artdatabanken, u.å.-e). *Paecilomyces lilacinus* har i tidigare försök visat positiv effekt mot rotgallnematodararter (Kiewnick & Sikora, 2003; Khan et al., 2004). Svampen har olika verkningsmekanismer men har framför allt föreslagits som en effektiv ovicidal parasit med förmåga att penetrera äggskalerna. Den har även visats kunna penetrera J2 och adulta nematoder genom kroppsöppningar med hjälp av sitt appressorium. Likt andra nematofaga svampar producerar även *P. lilacinus* enzymer och kemiska ämnen som hjälper till i infekteringsprocessen (Khan et al., 2006).

I resultat från Kiewnik och Sikoras (2003) växthusförsök visade det sig att *P. lilacinus* isolat 251 kunde kontrollera populationer av *M. incognita* på tomat. Det krävdes dock en hög inokuleringsdensitet samt upprepade behandlingar för lyckat resultat som slutade i reduktion av galler per planta och reduktion i populationsdensitet av *M. incognita*. Andra rotgallnematodarter har även bevisats kunna kontrolleras med *P. lilacinus*. Hyfer av *P. lilacinus* kunde penetrera ägg av *M. arenaria* genom små håligheter i äggskalet. Hyferna fortsätter växa inne i ägget där även de tidiga stadiets larver påverkas genom skadad kutikula från inträngning av hyfer. Hyferna fortsatte sedan att bryta ned äggskalet vilket slutligen ledde till total membransönderdelning (Jones et al., 1984). Ägg från *M. hapla* har även visats påverkas av serinproteaser (enzymmer som kan klyva peptidbindningar) producerade av *P. lilacinus*, dock hade svampen ingen effekt på de juvenila stadierna av *M. hapla* (Moreno-Gavira et al., 2020).

Isaria fumosorosea Apopka 97 (tidigare *Paecilomyces fumosorosea*) är godkänd i Sverige som verksam organism i växtskyddsmedlet Preferal mot vita flygare i växthusodling. Inte många studier har undersökt om denna annars entomopatogena (insektspatogena) svampen även kan besitta nematofaga egenskaper. Tigano-Milani et al. (1995) undersökte den antagonistiska effekten av olika isolat av *P. fumosorosea* på *M. javanica* med varierande resultat. Isolat CG 344 visades kunna infektera ägg av *M. javanica* betydligt bättre än andra isolat, men samma studie kunde konstatera att högst antagonistisk effekt fanns hos *P. lilacinus*. Ytterligare försöksstudier krävs för att bedöma om organismen kan fungera effektivt mot *Meloidogyne* spp.

***Stratiolaelaps* sp.**

Stratiolaelaps scimitus (ofta benämnd *Hypoopsis scimitus* eller *Hypoopsis miles*) är ett kvalster inom familjen Laelapidae, ordningen Mesostigmata (rovkvalster) och stammen Arthropoda (leddjur) (SLU artdatabanken, u.å.-f). *Stratiolaelaps scimitus* är en generalist med ett starkt predatoriskt beteende mot flera olika organismer. Hittills finns enbart begränsad information om huruvida kvalstret äter nematoder.

Yang et al. (2020) undersökte om *S. scimitus* kunde visa på predatoriska instinkter mot *M. incognita*. Krukor med spenat inokulerades med J2 av *M. incognita* för att tio dagar senare inokuleras med olika mängd *S. scimitus*. En månad senare jämfördes proverna samt kontrollproverna med avseende på mängd galler och äggmassor. Resultaten visade att i proverna inokulerade med den lägre mängden kvalster fanns en minskning i galler men ingen minskning i äggmassor jämfört med kontrollproverna. Proverna med den näst högsta mängden kvalster per kruka konstaterades vara den optimala mängden kvalster med en 50,9% minskning av

galler per planta samt en 68,2% minskning av äggmassor per planta (Yang et al., 2020).

Stratiolaelaps scimitus är godkänd som biologiskt bekämpningsmedel i Sverige med villkoret att den begränsas till användning i växthus (Naturvårdsverket, 2017). Den saluförs som ett rovkvalster för bekämpning i förebyggande syfte mot sorgmyggor, vattenflugor och tidiga stadier av trips (Biobasiq, u.å). Ingen information har hittats om huruvida resterande organismer på Naturvårdsverkets lista över godkända NIS har någon effekt på rotgallnematoder.

4. Diskussion

4.1 Kontrollorganismer

Studien har gått ut på att sammanfatta den litteratur och forskning som finns inom biologisk bekämpning av rotgallnematoder, i första hand rotgallnematoderna *Meloidogyne chitwoodi* och *Meloidogyne fallax*. Även om de flesta studier har fokuserat på andra rotgallnematodarter finns det försök som har testat antagonistiska effekter hos organismer mot både *M. chitwoodi* och *M. fallax*, dock är antal studier om *M. fallax* färre. Anledningen tros vara att *M. fallax* blev erkänd som egen art relativt sent och på grund av arternas morfologiska likheter har det varit svårt att urskilja dem (Wesemael et al., 2011).

4.1.1 Kvalster

Kvalstrens betydande roll som biokontrollagenter mot växtparasitära nematoder kan diskuteras menar Stirling (2011). Av de få studier som finns är majoriteten labb- eller växthusstudier och således finns det ett starkt behov att validera den antagonistiska effekten mot nematoder i fält i framtida studier. Inserra och Davis studie från 1983 är den enda som bevisat att ett kvalster, *Hypoaspis aculeifer*, verkat effektivt i bekämpningen av rotgallnematoden *M. chitwoodi*. Studien kunde inte helt bevisa om kvalstret åt av äggmassan eller inte. Det är oklart om kvalstren kan etableras i jordar som ofta saknar de porutrymmen och den täckning av organiskt material som de ofta kräver som habitat (Stirling, 2014).

I och med att kvalstret *Stratiolaelaps scimitus* verkat effektivt mot andra rotgallnematodarter är det av intresse att i framtiden undersöka om den kan vara en möjlig predator på *M. chitwoodi* och *M. fallax*, framför allt eftersom den finns godkänd för användning i Sverige.

4.1.2 Bakterier

Arter inom släktet *Pasteuria* spp. tycks vara lovande kontrollorganismer mot *M. chitwoodi* och *M. fallax* (Stirling 2014; Bird et al., 2003). *Pasteuria penetrans* är en specialiserad antagonist mot växtparasitära nematoder (inklusive *M. chitwoodi*

och *M. fallax*). *Pasteuria* spp. kan för det mesta överleva en konkurrensbetingad miljö i jorden men endosporer kan ibland utsättas för predation från andra mikroorganismer. För bästa effekt krävs, återigen, applicering tillsammans med bland annat jordbearbetning för att se till att bakterierna håller sig till de övre jordlagren nära rotzonen (Stirling, 2014) och inte lakas till lägre djup vilket kan vara ett problem i sandiga jordar. Trots goda möjligheter som kontrollorganism har den kommersiella utvecklingen av *P. penetrans* begränsats på grund av svårigheter i massproduktion samt dess relativt långsamma tillväxttakt. *Pasteuria nishizawae* har i flera studier främst ansetts som en effektiv kontrollorganism mot betcystnematoder (Cumagun & Moosavi, 2015), men har tydligtvis bevisats vara effektiv även mot båda rotgallnematoderna *M. chitwoodi* och *M. fallax*.

4.1.3 Svampar

Den mest studerade gruppen av kontrollorganismer mot växtparasitära nematoder är de nematofaga svamparna, troligen på grund av en mer omfattande kunskap om deras biologi och ekologi. Enligt Cumagun & Moosavi (2015) är de endoparasitiska ovidala och opportunistiska svamparna troligen den mest lovande gruppen då de är förhållandevis lätta att uppföröka, har en bra överlevnadsförmåga och kan parasitera sedentära nematoder och ägg. Gällande de nematodfångande svamparna behövs bättre tillsättningssystem och mer kunskap om deras etablering i jordarna (Cumagun & Moosavi, 2015). Utnyttjande av de nematodfångande svamparna är troligen inte lika effektivt som utnyttjande av endoparasiterna då de anses ineffektiva för kontroll av rotgallnematoder på växter starkt mottagliga för angrepp av rotgallnematoder (Stirling, 2014). Dessutom måste hänsyn tas till deras fångstrukturer som kan ha olika påverkan på olika nematodarter, till exempel verkade det som att klibbiga knoppar hos *M. ellipso sporium* parasiterade *M. chitwoodi* bättre än *M. cionopagum* med klibbiga grenar. Inga svampar har hittats kunna kontrollera populationer av *M. fallax*, men däremot har tre arter visats kunna kontrollera populationer av *M. chitwoodi*: *Muscodor albus*, *Mortierella globalpina* och *Monacrosporium ellipso sporium* samt *M. cionopagum*. Det är svårt att säga vilken av svamparna som har mest potential som kontrollorganism.

Gällande de potentiella kontrollsvamparna borde det följaktligen finnas en möjlighet att de också kan kontrollera *M. chitwoodi* och *M. fallax*. Det vore av intresse att undersöka den antagonistiska effekten av den godkända organismen *T. harzianum* isolat t-22 samt *C. rosea* mot *M. chitwoodi* och *M. fallax*. Eventuellt skulle det vara intressant att undersöka effekten av *I. fumosorosea* men eftersom den huvudsakligen är en entomofag är det troligen inte lika relevant. Fördelen med de potentiella kontrollorganismerna är att frågor gällande produktion och registrering redan har behandlats.

4.2 Utmaningar

Stirling (2011) belyser en generell men viktig fråga om biologisk bekämpning, vilket är att den biologiska bekämpningen fortfarande inte har tagit steget från att vara en "potentiellt användbar kontrollåtgärd" till en "tillförlitlig och effektiv kontrollåtgärd". På samma sätt menar Swe et al. (2011) att de största begränsningarna med biologisk bekämpning är de bristfälliga effekterna som ofta observeras när antagonister når skede av storskaliga växthus- eller fälttester. Detta tros bero på många anledningar. Det är tydligt att de flesta studier om biologisk bekämpning mot växtparasitära nematoder är begränsat till växthusförsök eller försök *in vitro* och det finns således ett starkt behov att genomföra fältförsök. I och med att det knappt finns några fälttester är det oklart hur kontrollorganismerna faktiskt fungerar när de väl appliceras. Swe et al. (2011) menar att det kan uppstå en rad komplikationer när kontrollorganismerna tillsätts i fält. Till exempel är nematodfångande svampar generellt ganska svaga konkurrenter och relativt mottagliga för antagonism från andra jordburna organismer. För att stärka kontrollorganismernas suppressivitet och överlevnad är tillgången till alternativa födokällor en viktig del, framför allt för organismerna med saprotrofiska förmågor som vissa svampar (*M. globalpina* och *C rosea*) och bakterier. Dessa organismer gynnas av en hög tillgång på organiskt material så som gödsel från boskap, kompost och växtrester (Timper, 2014). Applicering av organiskt material ökar dessutom inte bara antagonisternas spridning och överlevnad utan leder även till stimulering av grödornas tillväxt och vitalitet (Thoden et al., 2011). Däremot ska det tilläggas att vilken typ av organiskt material, mängd material som tillsätts och vilka antagonister som finns påverkar vilken effekt som tillsättning ger.

Applicering av kontrollorganismerna till fält bör inte ses som en omedelbar åtgärd vid upptäckt av nematoder utan mer som en långvarig strategi, till exempel genom att inkorporera kontrollorganismer redan innan odling av mottaglig gröda så att kontrollorganismerna får en period för etablering och uppförökning. Sålunda kan det vara möjligt att etablera dessa organismer i marken, men för applicering av höga populationsnivåer måste det ske upprätthållning under en längre period för att uppnå användbara kontrollnivåer.

En annan aspekt att ta hänsyn till är organismernas överlevnad med avseende på abiotiska förhållanden som temperatur. Vissa nematodfångande svampar har särskilda krav på fukt, temperatur, pH och näringstillgång vilket också måste tas hänsyn till. En fullständig förståelse för samtliga organismers fukt-, temperatur-, pH- och näringsbehov är av vikt innan de implementeras i fält.

För rotgallnematoderna *M. chitwoodi* och *M. fallax* är odlingstekniska åtgärder inte lika implementerbart på grund av den breda värdväxtkretsen och förmågan att

överleva extrema förhållanden, men i den mån det är möjligt bör biologisk bekämpning ses som ett komplement snarare än som en enskild åtgärd. Nuvarande bekämpningsåtgärder som svartträda innebär dock stora kostnader för odlarna då det inte genererar någon inkomst under odlingssäsongen. För svartträda och odling av sanerande grödor krävs det att odlarna är noga med ogräskontroll (vilket kan vara tidskrävande) med hänseende på nematodernas breda värdväxtregister. Som tidigare påpekats gynnas vissa organismer av jordbearbetning i den bemärkelse att de håller sig till de övre jordlagren där de gör som mest nytta. Däremot kan det uppstå problem för bland annat predatorer såsom kvalster och rovnematoder som uppvisar hög känslighet mot störningar i miljön.

En utmaning med biologisk bekämpning är massproduktionen av kontrollorganismer. Stirling (2011) menar att det i de flesta odlingsystem i själva verket är oekonomiskt att massproducera en organism och tillsätta den till jorden i den mängd som är tillräcklig för att kontrollera en patogen. Förutom det tillkommer det även en hel del logistik allt från uppförökning i rätt substrat till transport och lagring av organismerna i kontrollerade förhållanden. Produktionsförlusterna orsakade av nematoder bör således vara så pass stora för att rättfärdiga den dyra produktionen av kontrollorganismer.

Avslutningsvis ska det tilläggas att det idag saknas en hel del information om hur biologisk bekämpning ska eller kan användas i praktiken med hänseende på appliceringsteknik. Appliceringsteknikerna måste således utvecklas så att de uppnår full effekt i fält.

5. Slutsats

Biologisk bekämpning av rotgallnematoderna *M. chitwoodi* och *M. fallax* har visats vara möjligt i laboratorer- och växthusförsök. Fyra arter av svampar, en bakterie och en art av rovkvalster har i den här studien hittats kunna bekämpa populationer av *M. chitwoodi* och/eller *M. fallax*. Inte lika många antagonister har hittats mot *M. fallax* men de mest lovande antagonisterna effektiva mot både *M. chitwoodi* och *M. fallax* är *Pasteuria* spp.

Huruvida de omnämnda kontrollorganismerna fungerar lika effektivt i fält är fortfarande oklart och av den anledningen finns det ett behov av att ge forskning en ny inriktning från försök *in vitro* och i växthus mot försök i fält. För att avgöra kontrollorganismernas antagonistiska effektivitet i fält måste hänsyn tas till abiotiska- och biotiska faktorer, och för eventuell massproduktion av organismerna måste det göras avvägningar mellan omfånget av nematodangreppen och logistik- och produktionskostnader för kontrollorganismerna.

Referenser

- Agrios, G. (2005). *Plant pathology*. (5: e upplagan) San diego: Elsevier Academic press.
- Andersson, S. (2018). *Nematoder som växtskadegörare*. Mjölby: Atremi.
- Andersson, S., Eriksson, B. (2001). *Nematoder- världens vanligaste varelser*. [Faktablad]. 56T. Uppsala: Sveriges lantbruksuniversitet.
https://pub.epsilon.slu.se/18188/1/Andersson_S_et_al_201109.pdf [2022-05-22].
- Biobasiq. (u.å). *Hypoaspis miles*.
<http://www.biobasiq.se/produkter/nyttodjur/hypoaspis.aspx> [2022-05-13].
- Bird, D., Opperaman, C., Davies, K. (2003). Interactions between bacteria and plant parasitic nematodes: now and then. *International Journal for Parasitology*. 33(11), 1269–1276
- Björklund, N., Boberg, J. (2019). *Meloidogyne chitwoodi, M. fallax and M. hapla– susceptibility of plants relevant in Swedish cropping systems*. (SLU 2019:02). Uppsala: Sveriges Lantbruksuniversitet.
https://www.slu.se/globalassets/ew/org/centrb/riskv/pub/meloidogyne_report_28_feb19.pdf
- Cristóbal-Alejo, J., Diaz-Braga, A., Herrera-Parra, E., Heredia, G., Medina-Baizabal, I., Canto-Canche, B. (2021). *Clonostachys rosea* selected by nematicidal screening and its efficacy against *Meloidogyne incognita* in a greenhouse. *Biocontrol Science and Technology*. 31(12), 1283-1297.
- Cumagun, C., Moosavi, M. (2015). Significance of biocontrol agents of phytonematodes. I: Askary, T., Martinelli P. (red.). *Biocontrol Agents of Phytonematodes*. Wallingford: CABI. 50-78.
- Das, S. (2010). *Survival of juveniles of Meloidogyne spp. in the absence of a host plant*. Masteruppsats. Gent: University of Ghent

https://libstore.ugent.be/fulltxt/RUG01/001/458/770/RUG01-001458770_2011_0001_AC.pdf

- Davies, K., Curtis, R. (2011). Cuticle Surface Coat of Plant-Parasitic Nematodes. *Annual Review of Phytopathology*. 49, 135-156.
- Devi, G. (2018). Utilization of Nematode Destroying Fungi for Management of Plant-Parasitic Nematodes-A Review. *Biosciences Biotechnology Research Asia*. 15(2), 377-396.
- Dihingia, S., Das, D., Bora, S. (2017). Effect of microbial secretion on inhibitory effect of phytonematode: a review. *International Journal of Information Research and Review*. 4(7), 4275-4280.
- DiLegge, M., Manter, D., Vivanco, J. (2019). A novel approach to determine generalist nematophagous microbes reveals *Mortierella globalpina* as a new biocontrol agent against *Meloidogyne* spp. Nematodes. *Nature*. 9, 7521.
- EPPO. (1996). *Monacrosporium* sp. (MONRSP). <https://gd.eppo.int/taxon/MONRSP> [2022-05-15].
- EPPO. (2007). *Alicyclobacillaceae* (IALICF). <https://gd.eppo.int/taxon/IALICF> [2022-05-17]
- EPPO. (2013). *Paenibacillus alvei* (PAENAL). <https://gd.eppo.int/taxon/PAENAL> [2022-05-17]
- EPPO. (2021). *EPPO A2 List of pests recommended for regulation as quarantine pests*. https://www.eppo.int/ACTIVITIES/plant_quarantine/A2_list#nematodes [2022-05-12].
- Fathipour, Y. (2016). Mite predators I: Omkar (red.). *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. San Diego: Elsevier. 329-366.
- Hushållningssällskapet. (2018). *Rotgallnematod Meloidogyne* spp. [Faktablad]. Kristianstaad: Hushållningssällskapet. <http://hushallningssallskapet.se/wp-content/uploads/2018/07/faktablad-rotgallnematod.pdf> [2022-05-12].
- Inserra, R., Davis, D. (1983). *Hypoaspis* nr. *aculeifer*: a Mite Predacious on Root-knot and Cyst Nematodes. *Nematology*. 15(2), 324–325.

- Iqbal, M., Dubey, M., McEwan, K., Menzel, U., Franko, M., Viketoft, M., Jensen, D., Karlsson, M. (2018). Evaluation of *Clonostachys rosea* for Control of Plant-Parasitic Nematodes in Soil and in Roots of Carrot and Wheat. *Phytopathology*. 108(1), 52-59.
- Jones, M., White, J., Kabana, R. (1984). Phytonematode pathology: Ultrastructural studies. II. Parasitism of *Meloidogyne arenaria* eggs and larvae by *Paecilomyces lilacinus*. *Nematropica*. 14(1), 57–71.
- Jonsson, M. (2022). *Vad är biologisk bekämpning?*
<https://www.slu.se/centrumbildningar-och-projekt/kompetenscentrum-for-biologisk-bekampning-cbc/om-biologisk-bekampning/#contact-information-header> [2022-05-15].
- Jordbruksverket. (2019). *Nya arter av rotgallnematoder har nyligen upptäckts i Sverige, Meloidogyne chitwoodi och Meloidogyne fallax.* (Jordbruksverket rapport, 2019). Jönköping: Jordbruksverket.
<https://www2.jordbruksverket.se/download/18.7c7896a0172037b74425a918/1589282303312/ovr498.pdf>
- Kemikalieinspektionen. (2021a).
<https://apps.kemi.se/BkmRegistret/Kemi.Spider.Web.External/Aemne/Details/2683> [2022-05-12].
- Kemikalieinspektionen. (2021b). *Biologiska bekämpningsmedel.*
<https://www.kemi.se/bekampningsmedel/biologiska-bekampningsmedel> [2022-05-21]
- Kemikalieinspektionen. (2021c).
<https://apps.kemi.se/BkmRegistret/Kemi.Spider.Web.External/Aemne/Details/3532> [2022-05-23]
- Khan, A., Williams, K., Nevalainen, H. (2004). Effects of *Paecilomyces lilacinus* protease and chitinase on the eggshell structures and hatching of *Meloidogyne javanica* juveniles. *Biological Control*. 31(3), 346-352.
- Khan, A., Williams, K., Nevalainen, H. (2006). Infection of plant-parasitic nematodes by *Paecilomyces lilacinus* and *Monacrosporium lysipagum*. *Biological Control*. 51, 659-578.

- Kiewnick, S., Sikora, R. (2003). Efficacy of *Paecilomyces lilacinus* (strain 251) for the control of root-knot nematodes. *Communications in agricultural and applied biological sciences*. 68(4), 123–128.
- Lacey, L., Horton, D., Jones, D., Headrick, H., Neven, L. (2009). Efficacy of the Biofumigant Fungus *Muscodor albus* (Ascomycota: Xylariales) for Control of Codling Moth (Lepidoptera: Tortricidae) in Simulated Storage Conditions. *Journal of Economic Entomology*. 102(1), 43-49
- Liao, L. (2021). The Plant-Growth-Promoting Fungus, *Mortierella elongata*: Its Biology, Ecological Distribution, and Growth-Promoting Activities. *Edis*.
- Migunova, V., Sasanelli, N., Kurakov, A. (2018). Effect of microscopic fungi on larval mortality of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne javanica*. *Biological and integrated control of plant pathogens*. 133, 27-31.
- Morath, S., Hung, R., Bennett, J. (2012). Fungal volatile organic compounds: A review with emphasis on their biotechnological potential. *Fungal Biology Reviews*. 26(1-2), 72-83.
- Moreira, G., Moraes, G. (2015). The Potential of Free-Living Laelapid Mites (Mesostigmata: Laelapidae) as Biological Control Agents. I: Carrillo, D., Moraes, G., Peña, J. (red.). *Prospects for Biological Control of Plant Feeding Mites and Other Harmful Organisms*. Schweiz: Springer. 77-102.
- Mukhtar, T. (2018). Management of Root-Knot Nematode, *Meloidogyne incognita*, in Tomato with Two Trichoderma Species. *Pakistan Journal of Zoology*. 50(4), 1589–1592
- Naturvårdsverket. (2017). *Beslut om godkännande av arten Stratiolaelaps scimitus för användning som biologiskt bekämpningsmedel i Sverige*. Beslut: 2017-11-16. Ärendenummer: NV-03696-17. Naturvårdsverket.
- Ozimek, E., Hanaka, A. (2021). Mortierella Species as the Plant Growth-Promoting Fungi Present in the Agricultural Soils. *Agriculture*. 11(1), 7.
- Perry, R., Moens, M. (2011). Introduction to Plant-Parasitic Nematodes; Modes of Parasitism. I: Jones, J., Gheysen, G., Fenoll, C (red.). *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions*. Dordrecht: Springer. 3-20.

- Poveda, J., Abril-Urias, P., Escobar, C. (2020). Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes by Filamentous Fungi Inducers of Resistance: Trichoderma, Mycorrhizal and Endophytic Fungi. *Front Microbiol.* 11, 992.
- Riga, E., Lacey, L., Guerra, N. (2008). *Muscodor albus*, a potential biocontrol agent against plant-parasitic nematodes of economically important vegetable crops in Washington State, USA. *Biological control.* 45(3), 380-385.
- Sahebani, N., Hadavi, N. (2008). Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* by *Trichoderma harzianum*. *Soil Biology and Biochemistry.* 40(8), 2016-2020
- Saxena, G., Mittal, N. (1995). Trap formation by conidia of nematode-trapping *Monacrosporium* spp. *Journal of Mycological Research.* 99(7), 839-840.
- Saxena, S., Strobel, G. (2021). Marvellous *Muscodor* spp.: Update on Their Biology and Applications. *Microbial Ecology.* 82, 5-20.
- Sharon, E., Chet, H., Viterbo, A., Bar-Eyal, M., Nagan, H., Samuels, G., Spiegel, Y. (2007). Parasitism of Trichoderma on *Meloidogyne javanica* and role of the gelatinous matrix. *The European Journal of Plant Pathology.* 118, 247-258.
- SLU artdatabanken. (u.å.-a). *Gaeolaelaps aculeifer*.
<https://namnochslaktskap.artfakta.se/taxa/6008039/details> [2022-05-17]
- SLU artdatabanken. (u.å.-b). *Mortierella*.
<https://namnochslaktskap.artfakta.se/taxa/6008828/details> [2022-05-17]
- SLU artdatabanken. (u.å.-c). *Trichoderma harzianum* s. lat.
<https://namnochslaktskap.artfakta.se/taxa/6028213/details> [2022-05-17]
- SLU artdatabanken. (u.å.-d). *Clonostachys*.
<https://namnochslaktskap.artfakta.se/taxa/1015293/details?lang=sv> [2022-05-17]
- SLU artdatabanken. (u.å.-e). *Byssochlamys*.
<https://namnochslaktskap.artfakta.se/taxa/1015309/details> [2022-05-17]
- SLU artdatabanken. (u.å.-f). *Stratiolaelaps scimitus*.
<https://namnochslaktskap.artfakta.se/taxa/6028237/details> [2022-05-17]

- Sorci, G., Garnier, S. (2019). Evolutionary Ecology: Evolution of Parasitism I: Brian, F. (red.). *Encyclopedia of Ecology*. Oxford: Elsevier. 304-309.
- Stenberg, J., Sundh, I., Becher, P., Björkman, C., Dubey, M., Egan, P., Friberg, H., Gil, J., Jonsson, M., Karlsson, M., Khalil, S., Ninkovic, V., Rehermann, G., Vetukuri, R., Viketoft, M. (2021). When is it biological control? A framework of definitions, mechanisms, and classifications. *Journal of Pest Science*. 94, 665-676.
- Stirling, G. (2011). Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes: An Ecological Perspective, a Review of Progress and Opportunities for Further Research. I: Davis, K. & Spiegel, Y. (red.) *Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes: Building Coherence between Microbial Ecology and Molecular Mechanisms*. Dordrecht: Springer Netherlands. 1–38.
- Stirling, G. (2014). *Biological Control of Plant-parasitic Nematodes*. (2:a upplagan). Wallingford: CAB international.
- Stirling, G., Stirling, A., Walter, D. (2017). The Mesostigmatid Mite *Protogamasellus mica*, an Effective Predator of Free-Living and Plant-Parasitic Nematodes. *Nematology*. 49(3), 327-333.
- Strobel, G. (2006). *Muscodor albus* and its biological promise. *Industrial Microbiology and Biotechnology*. 33(7), 514.
- Swe, A., Li, J., Zhang, KQ., Pointing, S., Jeewon, R., Hyde, K. (2011). Nematode-Trapping Fungi. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*. 1(1), 1–26.
- Thoden, T., Korthals, G., Termorshuizen, A. (2011). Organic amendments and their influences on plant-parasitic and free-living nematodes: a promising method for nematode management? *Nematology*. 13(2), 133-153.
- Tigano-Milani, M., Carneiro, R., Defaria M., Frazao, H., Mccoy, C. (1995). Isozyme Characterization and Pathogenicity of *Paecilomyces fumosoroseus* and *P. lilacinus* to *Diabrotica speciosa* (Coleoptera: Chrysomelidae) and *Meloidogyne javanica* (Nematoda: Tylenchidae). *Biological Control*. 5(3), 378-382.

- Timper, P. (2014). Conserving and Enhancing Biological Control of Nematodes. *Nematology*. 46(2), 75-89.
- Walter, D., Campbell, N. (2003). Exotic vs endemic biocontrol agents: would the real *Stratiolaelaps miles* (Berlese) (Acari: Mesostigmata: Laelapidae), please stand up? *Biological Control*. 26(3), 253-269.
- Wesemael, W., Perry, R., Moens, M. (2006). The influence of root diffusate and host age on hatching of the root-knot nematodes, *Meloidogyne chitwoodi* and *M. fallax*. *Nematology*. 8(6), 895-902.
- Wesemael, W., Viaene, N., Moens, M. (2011). Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe. *Journal of Nematology*. 13(1), 3-16.
- Wishart, J., Blok, V., Philips, M., Davies, K. (2004). *Pasteuria penetrans* and *P. nishizawae* attachment to *Meloidogyne chitwoodi*, *M. fallax* and *M. hapla*. *Nematology*. 6(4), 507-510.
- Woo, S., Ruocco, M., Vinale, F., Nigro, M., Marra, R., Lombardi, N., Pascale, A., Lanzuise, S., Manganiello, G., Lorito, M. (2014). Trichoderma-based Products and their Widespread Use in Agriculture. *The Open Mycology Journal*. 8, 71–126
- Zhang, K., Bonito, G., Hsu, C., Khalid, H., Vilgalys, R., Liao, H. (2020a). *Mortierella elongata* Increases Plant Biomass among Non-Leguminous Crop Species. *Agronomy*. 10(5), 754.
- Zhang, Y., Li, S., Li, H., Wang, R., Zhang, K., Xu, J. (2020b). Fungi–Nematode Interactions: Diversity, Ecology, and Biocontrol Prospects in Agriculture. *Journal of Fungi*. 6(4), 206.

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. Även om du inte publicerar fulltexten kommer den arkiveras digitalt. Om fler än en person har skrivit arbetet gäller krysset för samtliga författare. Läs om SLU:s publiceringsavtal 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.