

inoculated with nr 4 and with hypersensitivity, when inoculated with nr 6. Table 5 makes clear that a concentration of 1/100 of nr 4 reduces already the infection by nr 6 up to 10 %. The data concerning the normal smut have been lost during the evacuation of our city; hence they can not be reproduced. The figures for normal smut surpassed so far I can remember those for hypersensitivity by 10 %-20 %.

In the second experiment eight varieties were inoculated with a mixture of equal parts of the physios 1, 4, 5 and 6. In many cases an important reduction of the smut percentage was observed (table 6).

The results of some experiments with varieties of winter wheat are shown in fig. 6.

LITTERATUUR

1. GÄUMANN, E., Immunreaktionen und Immunität bei Pflanzen. Schweiz. Z.f. Pathol. u. Bakteriöl. 7, 407-441, 1944.
2. GÄUMANN, E., Pflanzliche Infektionslehre, Basel, 1946.
3. GREVEL, F., Untersuchungen über das Vorhandensein biologischer Rassen im Flugbrand des Weizens (*U. tritici*). Phytopath. Z. 2, 209-234, 1930.
4. HANNA, W. F., Physiologic forms of Loose Smut of Wheat. Can. Journ. Res. 15, 141-153, 1937.
5. MOORE, M. B., Pathogenicity of different collections of *U. tritici* and *U. nuda*. Phytopathol. 26, 103, 1936.
6. OORT, A. J. P., De vatbaarheid voor stuifbrand van in Nederland verbouwde en beproefde rassen van tarwe en gerst. Med. Landbouwhoogeschool, Wageningen, 44, 8, 1-54, 1940 (ook Meded. Lab. v. Mycologie en Aardappelonderzoek, no 92).
7. OORT, A. J. P., Overgevoeligheid van tarwe voor stuifbrand (*U. tritici*). T. o. Plantenziekten 50, 73-106, 1944 (ook Meded. Lab. v. Mycologie en Aardappelonderzoek, no 103).
8. OORT, A. J. P., Het voorkomen van stuifbrand in tarwerassen, die tot nog toe onvatbaar waren. T. o. Plantenziekten, 51, 89, 1945.
9. RADULESCU, E., Untersuchungen über die physiologische Spezialisierung bei Flugbrand des Weizens *U. tritici* (P.) Jens. Phytopathol. Z. 8, 253-258, 1935.

ANTAGONISTISCHE ACTIES VAN VIREN. I¹⁾

With a summary: Antagonistic actions of viruses, I.

DOOR

DR IR T. H. THUNG

Instituut voor Plantenziekten Buitenzorg, Java

OVERZICHT

Het gedrag van twee verschillende viren ten opzichte van elkaar is bij de tabaksplant onder meer door BAWDEN en PIRIE (1) en THUNG (3) bestudeerd wat betreft hun antagonistische acties bij inoculaties in één plant. In het kort samengevat onderscheidt THUNG (3) vier soorten van acties, nl.:

- a. het overheersen van het ene virus over het andere, waardoor slechts het overheersend virus de jonge plantendelen bezet.

¹⁾ Ontvangen voor publicatie Jan. 1947.

- b. het doen ontstaan van een partieel overwicht, waarbij één der viren slechts wat betreft één der eigenschappen (bv. kleur) over het andere kan domineren.
- c. het vormen van een vast evenwicht, waardoor twee viren steeds naast elkaar in gelijke hoeveelheden in de jongste plantendelen blijven voortbestaan.
- d. het vormen van een regelbaar evenwicht, waarbij de hoeveelheden viren in de jonge delen in willekeurige verhoudingen naast elkaar kunnen voorkomen.

Enkele voorbeelden worden hierbij ter verduidelijking vermeld: Het overheersen geschiedt altijd bij inoculaties van „gewoon” en „wit” mozaïek, onafhankelijk van de plaats of van het tijdstip van het inbrengen van „gewoon” mozaïek na het inbrengen van het „wit” mozaïek. De aan het „wit” mozaïek gegeven voorsprong wordt steeds door het „gewoon” mozaïek ingehaald, waarna na een bepaalde tijd in de jongste delen geen „wit” mozaïek meer te voorschijn kan komen. Wordt omgekeerd eerst het „gewoon” mozaïek in een plant geïnoculeerd, dan zal na 2 à 3 dagen geen „wit” mozaïek meer in de plant kunnen binnendringen.

Het partieel overwicht is te vinden bij het Vorstenlanden- „vervormend” mozaïek met het „witte” mozaïek door het eerste enige voorsprong te geven. Het „witte” mozaïek moet pas één of meerdere etmalen later ingebracht worden. Dan verkrijgt men ± 10 dagen na de eerste inoculatie in de top wel „vervormend” mozaïek, maar de kleur is dan die van het „witte” mozaïek. Gebeurt de inoculatie gelijktijdig of die van het „vervormend” mozaïek later, dan overheerst het „wit” mozaïek direct en komt het ander mozaïek in het geheel niet tot uiting.

Het vormen van een vast evenwicht wordt geconstateerd bij „ernstig” en „wit” mozaïek, waarbij na een bepaalde tijd in de top van de geïnoculeerde planten steeds gelijke partijen „ernstig” en „wit” mozaïek zich manifesteren, onafhankelijk welk virus het eerst in de plant is gekomen of op welke plaats het in de plant wordt ingebracht.

Het regelbaar evenwicht wordt gevonden in de verhoudingen tussen HOLMES „distorting mosaic” en het „wit” mozaïek, waarbij een evenwicht van gelijke partijen van beide mozaïekziekten of van een te regelen evenwicht met een grotere meerderheid van één der twee viren kan worden verkregen. Dit wordt tot stand gebracht door één der ziekten hoger of lager in de plant te brengen of de één vroeger en de ander later. De ziekte met de gewenste grotere meerderheid dient een voorsprong te krijgen. Na verloop van enige tijd komen in de top de ziekten constant naast elkaar voor in de verschillende verhoudingen, die door de verkregen voorsprong van één der viren worden bepaald.

Deze besproken viren zijn alle met sap over te brengen en voor zover bekend niet met insecten, althans niet in een belangrijk percentage. Zo kan „gewoon” mozaïek in zwakke mate met volwassen exemplaren van *Thrips parvispinus* KARNY worden verbreid.

De met *Myzus persicae* overgebrachte viren vertonen complicaties, waarover hieronder nog nader zal worden gesproken. Overeenkomstige gevallen betreffende meer of mindere overheersing worden ook aangetroffen bij viren, die niet met sap worden overgebracht, doch door middel van entingen. Dit is het geval met de virusziekten van de *Arachis hypogea*, de aardnotenplant. In een uitvoerige studie heeft THUNG (5) een virusziekte beschreven, die gekarakteriseerd wordt door een pruikachtige habitus, waarvoor de naam heksenbezemziekte is gekozen. Het volgende is aan deze studie ontleend.

De *Arachis*plant bestaat uit een hoofdstam, die radiaal is ontwikkeld en uit zijtakken, die aan deze hoofdstam tegenover elkaar uitlopen en die dorsiventraal zijn ontwikkeld. Na enige tijd ontstaan hoger op aan de hoofdstam weer twee

zijtakken, die rechtstandig ten opzichte van het eerste paar geplaatst staan. Tertiaire takken komen eerst veel later uit en wel als zijscheuten van de bovengenoemde zijtakken.

Bij enting van een zieke top op één van de zijtakken van een gezonde plant, treden de eerste ziekteverschijnselen op bij de na de enting uitgroeïende zijscheuten van de tak, waarop de ent is geplaatst. Deze zijscheuten komen sneller uit dan normaal, blijven kleiner en vormen kleinere blaadjes. Daarop lopen de zijscheuten op de tegenoverstaande zijtak en op de hoofdstam, die hun oorsprong hebben dicht bij de besmette zijtak, uit. Het blijkt al spoedig, dat de heksenbezemziekte slapende ogen tot uitgroeï forceert. De voortschrijdende invloed van de ziekte, uitgaande van uit de ent, valt waar te nemen uit het successievelijk uitlopen der bovengenoemde ogen, die bij gezonde planten meestal niet uitkomen. Uit deze zijscheuten ontspringen weer zijscheuten met nog kleinere blaadjes dan die der eerder genoemde zijscheuten. Zo ontstaat een dicht gevormde struik van steeds fijner takjes en steeds fijnere blaadjes. Alleen de uiterste toppen der niet besmette takken groeien verder gezond uit; 1½ maand na de enting krijgt men een samengedrongen bosjesachtige plant met boven dit bosje uitstekende toppen. De kleur der zieke blaadjes is lichtgroen; die der gezonde normaal donkergroen. Men moet wel tot de opvatting komen, dat de smetstof te langzaam de plant van uit de entplaats doordringt om de steeds verder voortgroeïende toppen te bereiken; deze blijven steeds gezonde nieuwe blaadjes vormen.

Besmetting met één der mozaiekziekten van de Arachisplant geeft een geheel ander beeld. De mozaiektekeningen komen op bij alle nieuw ontstane bladeren. Reeds 3 weken na de enting zijn geen gezonde nieuw gevormde blaadjes meer te zien, ook niet op de zijtakken, die ver van de enting zijn verwijderd. De smetstof verspreidt zich blijkbaar veel sneller door de plant en forceert de slapende knoppen niet tot uitlopen.

Zoals reeds eerder is vermeld, zijn deze ziekten in de Arachisplant niet met sap over te brengen; van de mozaiekziekten dient medegedeeld te worden, dat ze met een *Aphis spec.* zijn over te brengen. Dit is niet het geval met de heksenbezemziekte.

Dubbele besmettingen van een Arachis-plant, nl. met een heksenbezemziekte en met één der mozaiekziekten, b.v. mozaiek I, geven de volgende uitkomsten.

Wordt een top van een mozaiekzieke plant op een heksenbezemzieke plant geënt, dan treden bij slaging der enting bij de mozaiekzieke ent na 1 maand in de nieuw gevormde blaadjes heksenbezemverschijnselen op, waardoor deze blaadjes kleiner dan de mozaiekzieke bladeren blijven, geen mozaiektekeningen vertonen en een lichtgroene kleur krijgen. Hieruit blijkt dat de smetstof van de onderstam, nl. het virus van de heksenbezemziekte, gelegenheid heeft gekregen om de groeipunt van de ent te bereiken. Doordat de groei van een geënte top veel langzamer geschiedt dan die van een normale top, heeft de heksenbezemziekte deze thans kunnen besmetten. De in de ent aanwezige mozaiekziekte wordt in haar verdere entingsvorm onderdrukt, maar blijft er steeds in aanwezig, zoals hieronder zal blijken. Verder dient vermeld te worden, dat de reeds mozaiekzieke bladeren van de ent de mozaiektekeningen blijven behouden.

De plant zelf blijft verder dezelfde heksenbezemsymptomen vertonen, als waarmede de ziekte gewoonlijk verder verloopt. Dus de mozaiekziekte heeft verder geen invloed op de onderstam.

Brengt men een heksenbezemzieke top op een mozaiekzieke plant, dan ontstaan heksenbezemverschijnselen bij de na 1 maand na de enting ontstane zij-

scheuten van de tak, waarop de ent is geplaatst. De andere zijtakken en de hoofdstam blijven met mozaiekverschijnselen doorgroeien, doch de zijscheuten, die dicht bij de besmette zijtak aan de andere takken ontspringen, vertonen heksenbezemverschijnselen, evenwel zonder het sterk uitlopen der slapende knoppen. Hier wordt dus de eigenschap van de heksenbezemziekte, nl. het tot uitgroei forceren dezer knoppen, door de reeds aanwezige mozaiekziekte verhinderd.

Worden op een gezonde plant op twee tegenóver elkaar staande zijtakken een mozaiekzieke top en een heksenbezemzieke top geënt, dan zullen na ongeveer 14 dagen alle nieuw gevormde blaadjes mozaiektekeningen vertonen, ook die, die uitkomen aan zijscheuten van de tak, die met heksenbezemziekte wordt besmet. Pas na 3 à 4 weken komen heksenbezemverschijnselen op en wel eerst op de zijscheuten vlak bij de ent en later op de zijscheuten der andere takken, die het dichtst bij de besmette tak staan.

Hierbij heeft men het geval, dat de mozaiekziekte, die op deze zijscheuten reeds is opgetreden, in de komende jonge blaadjes overdekt wordt door de later komende heksenbezemziekte. Deze blaadjes blijven kleiner en vertonen in plaats van mozaiektekeningen een lichtgroene kleur.

De mozaiekziekte blijft in de met heksenbezemziekte overheerste zijtakken en zijscheuten aanwezig, gezien het feit, dat besmettingen van gezonde planten met dit materiaal beide ziekten overbrengen. Op de besmette planten treden eerst de mozaieksymptomen op en later die der heksenbezemziekte. Het aanwezig blijven van de mozaiekziekte in de door een andere ziekte overheerste plantendelen wijst op een overeenkomst van andere met insecten besmettelijke ziekten. Bij de tabak is dit vermeld bij marmermozaiek en streak (THUNG, 4). Deze ziekten, die met *Myzus persicae* over te brengen zijn, worden slechts schijnbaar door enkele andere verdrongen.

EIGENSCHAPPEN DER VIREN

Bij bovengenoemde studies is reeds gesproken over een meer of minder snelle verspreiding van de viren, nl. bij die van de *Arachis*-plant. Hetzelfde wordt door THUNG (3) ook te berde gebracht bij het zoeken naar verklaringen voor de antagonistische acties bij de tabaksviren. De typen van overheersingen of verdringingen door een bepaald virus ten opzichte van een ander virus wordt verklaard door een concurrentiestrijd aan te nemen, die de viren in de groeipunten met elkaar aanbinden. In deze strijd wordt het succes behaald door de „sterkere” of de „snellere” smetstof. Behalve aan mogelijke snelheid van beweging naar de top of van sterkte, kan ook gedacht worden aan snelheid van vermeerdering. Immers is het waarschijnlijk dat de smetstof, die zich het snelst kan vermeerderen, de meeste kans krijgt om zich sneller door de plant te verspreiden dan een smetstof, die door langzame vermeerdering te weinig deeltjes heeft om zich overal te verspreiden. In dit geval is het achterblijven van de betreffende ziekte slechts een kwestie van een tekort aan smetstof.

In dit verband wijzen wij op een opvatting van BAWDEN en PIRIE (1), die het verdringen van een ziekte door een ander toeschrijven aan het verhinderen van vermeerdering. „Severe etch virus prevents the multiplication of potato virus Y and *Hyoscyamus* virus 3 and replaces them even in plants in which they are established.” Daarnaast wordt gewezen op de vermindering van een ander virus door de werkzaamheid van een antagonist, terwijl een derde mogelijkheid bestaat, nl. het verschijnsel van normale vermenigvuldiging van twee viren naast elkaar,

waarvan er één met een insect is over te brengen. („Mild etch virus reduces the concentration of potato virus Y but does not suppress it completely. Cucumber virus I multiplies normally in mixed infections with any of the three other insect-transmitted virus".) De veronderstelling wordt ook opgeworpen, dat een virus in de plantencellen omstandigheden kan doen ontstaan, die een eerder daarin aanwezig virus kunnen inactiveren.

Door PRICE (2) is het gedrag nagegaan van het virus van de „curly top" van de suikerbiet, in tabaksplanten en in tomatenplanten, waardoor is komen vast te staan, dat de mate van ziekte van de besmette planten afhankelijk is van de plaats van besmetting en de wijze van inbrenging van de smetstof, nl. of dit via entingen of via insecten, in jonge of in oudere delen der planten geschiedt. Hierbij is dan de opvatting naar voren gekomen, dat de hoeveelheden smetstoffen, die in de plant zijn gebracht, de al of niet snelle vermeerdering in verband met de ouderdom van het besmet plantenweefsel en de snelheid van verspreiding naar het groeipunt, alle factoren zijn, die de graad van de ontstane ziekte van de plant bepalen.

Bij deze besproken studies zijn echter de drie mogelijke attributen van de smetstof, nl. verspreiding (propagation), vermeerdering (multiplication) en sterkte (strength) niet scherp tegenover elkaar gesteld, maar min of meer door elkaar gebruikt.

De vraag is nu: zijn deze onafhankelijk van elkaar? De beantwoording van deze vraag kan een beter inzicht geven in de eigenschappen en de gedragingen van de smetstoffen der virusziekten. In het licht der bovengegeven details der antagonistische acties is het volgend schema opgezet:

- a. twee viren hebben gelijke verbreidingssnelheid (equal propagation: P),
- b. „ „ „ ongelijke „ (inequal „ : p),
- c. „ „ „ gelijke verspreidingssnelheid (equal multiplication: M),
- d. „ „ „ ongelijke „ (inequal „ : m),
- e. „ „ „ gelijke sterkte (equal strength: S)
- f. „ „ „ ongelijke „ (inequal „ : s).

Bij inoculaties van twee viren in een plant moeten dan de volgende combinaties van bovengenoemde attributen uitkomen: PMS, PMs, Pms, PmS, pMS, pMs, pms, pms.

Een uitgebreide bespreking van het experimenteel gevondene in het kader van dit schema volgt nader.

SUMMARY

The antagonistic actions of different viruses inoculated into the same plant have been studied by several authors e.g. by BAWDEN and PIRIE (1) and THUNG (3).

THUNG (3) mentioned four types of interaction:

- a. Absolute domination of one virus over another; after some time one virus only occupies the young parts of the host plant.
- b. Partial domination; one of the viruses will dominate over the other as regards one of its features only as e.g. the colour of white mosaic dominating over distorting mosaic while the latter keeps on exerting its distorting action.
- c. Fixed equilibrium; the two viruses will occupy equal parts of the developing young parts of the host plant independant of the relative place of inoculation and of the time of inoculation.

d. Regulable equilibrium; the different portions of the young parts of the host plant occupied by each virus can be regulated at will.

In these relations the attributes of the viruses regarding strength or weakness in domination are studied. The feature of propagation have been studied e.g. with the viruses of *Arachis hypogea* by THUNG (5). The rapidity of propagation of the virus from the place of inoculation to the growing top assures to the quickest virus the possibility to occupy the developing young shoots first.

Last but not least the attributes of multiplication of the viruses are essential. So PRICE (2) postulates the quantity of virus brought into a healthy plant in relation to the symptoms produced.

Now we have to investigate whether these attributes of the viruses are independent of each other, since it is imaginable that e.g. rapidity of multiplication implies rapidity of propagation and of domination or strength. To trace out this question we have to compare the results of inoculation experiments with the theoretical possibilities. These are:

a.	Two viruses have equal	propagation (P)
b.	„ „ „ unequal	„ (p)
c.	„ „ „ equal	multiplication (M)
d.	„ „ „ unequal	„ (m)
e.	„ „ „ equal	strength (S)
f.	„ „ „ unequal	„ (s)

So the following combinations are possible when two viruses are inoculated into one plant: PMS, PMs, Pms, PmS, pMS, pMs, pmS and pms. In case these different combinations can be found in the results of inoculation experiments, it can be concluded that the viruses have independent attributes: propagation, multiplication and strength. This will be discussed in a following article.

LITERATUUR

1. BAWDEN, F. C. and B. KASSANIS: „The suppression of one plant virus by another”. Ann. Appl. Biol., 32: 52–57, 1945.
2. PRICE, W. C.: „Severity of curly top in tobacco affected by site of inoculation”, Phytopathology, 36: 586–601, 1943.
3. THUNG, T. H.: „Smetstof en plantencel bij enkele virusziekten van de Tabaksplant III”, Tijdschr. o. Plantenz., 43: 11–32, 1937.
4. THUNG, T. H.: „Smetstof en plantencel bij enkele virusziekten van de tabaksplant V,” Tijdschr. o. Plantenz. 45: 247–259, 1939.
5. THUNG, T. H.: De virusziekten van *Arachis hypogea* (in druk).