

PYRENOPHORA CALVESCENS OP BLAUWMAANZAAD

With a summary: Pyrenophora calvescens on seed poppies
(*Papaver somniferum*)¹

DOOR

H. P. MAAS GEESTERANUS

Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek, Wageningen

INLEIDING

In 1955 werd op verzoek van de Stichting voor Oliehoudende Zaden op het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek een begin gemaakt met een onderzoek naar het voorkomen en de bestrijding van ziekten en plagen in blauwmaanzaad. Eén van deze ziekten wordt in de Landbouwgids opgegeven als „De Verdorringsziekte”, veroorzaakt door *Pyrenophora calvescens* (Fr.) SACC. Hierop willen wij in het volgende dieper in gaan.

Verscheidene onderzoekers hebben zich in de afgelopen jaren met deze schimmel beziggehouden. GASSNER (1949) nam waar, dat vooral op de kopakkers de planten door de schimmel worden aangetast; hij zoekt een vermindering van de infectie in een verandering van de standwijde van het gewas. ZOGG (1945) deed infectieproeven in kassen om het ziekteverloop na te gaan, maar merkt erbij op, dat de infectie buiten anders schijnt te verlopen. MEFFERT (1950) deed infectieproeven buiten, maar omhulde de planten met glazen stolpen om er geen natuurlijke infectie bij te krijgen. Wij hebben in de afgelopen vijf jaar gepoogd de biologie van de schimmel op een andere manier te bepalen, nl. door de natuurlijke infectie in het veld door fungicidebehandeling tegen te gaan. Dit is gebeurd met de twee in Nederland verbouwde rassen, Emmabloem en Nobel. In hoeverre deze rassen tegen de schimmel meer of minder resistent zijn dan de rassen uit zuidelijker streken is niet nagegaan.

ZIEKTESYMPTOMEN

De diverse ziektesymptomen, door anderen al eerder vermeld (BALLARIN, 1950; CHRISTOFF, 1943; MEFFERT, 1950; PAPE, 1944; REINMUTH, 1948; ZOGG, 1945), worden hier beschreven om de plaats, het weefsel en het tijdstip van symptoomverschijning kritisch te kunnen bekijken.

Het eerst waarneembare symptoom van aantasting is het wegvallen van de kiemplant, doordat het hypocotyl wegtrot. Bij nauwkeuriger beschouwing nemen wij bij een minder ernstige aantasting een bruinkleuring van het hypocotyl waar. Na kleuring met katoenblauw is onder de microscoop het mycelium alleen in het schorsparenchym te vinden (fig. 1). In de centrale cilinder hebben wij nooit hyfen gezien (fig. 2). Afsnoering van het hypocotyl vindt gemakkelijk plaats, wanneer het grondoppervlak vochtig is. In een droog milieu necrotiseert en verbrokkelt het schorsparenchym, terwijl de kiemplant door de aantasting heen groeit. Op de restanten van het aangetaste weefsel treedt een geringe sporulatie op.

¹ Aangenomen voor publikatie 8 juli 1960.

In een iets ouder stadium werden een enkele keer in de kassen aangetaste kiemblaadjes gevonden, waarop sporulering plaats vond. Deze aantasting trad pas dan op, wanneer deze blaadjes gingen afsterven; ze werd veroorzaakt door een secundaire infectie en niet door een systemische.

Hoewel dus aan de stengelbasis steeds genoeg inoculum aanwezig is, blijkt het gewas van het rozetstadium tot aan het einde van de bloei niet geïnfecteerd te worden. Slechts éénmaal hebben wij een systemisch zieke plant gevonden vlak voor de bloei. Hij vertoonde wazige, blauwe vlekken op de stengel onder de bladoksels, waar het schorsparenchym altijd iets dikker is. Zowel ter plaatse van deze vlekken als uit de symptoomloze stengeldelen werd de schimmel alleen uit het schorsparenchym geïsoleerd.

In het algemeen komt pas na de bloei de aantasting tot uiting. Met het rijp worden van het gewas komen, onderaan beginnend, blauwe plekken op de stengel te voorschijn. Op de afrijpende zaadbol treden wazige, blauwe vlekken op. Terwijl de blauwe plekken op de stengel zich alleen maar uitbreiden, veranderen die op de bol van uiterlijk, doordat hier grote hoeveelheden zwart-bruine sporen naar buiten komen. Bij nauwkeurige beschouwing blijkt dat er op de bollen twee verschillende symptomen te onderscheiden zijn. In het ene geval komen op de gehele blauwe vlek de sporen naar buiten, terwijl in het andere meer lokaal schimmelpuis en sporen te zien zijn, met eromheen een blauwe ring, die het aangetaste weefsel aanduidt. De oorzaak van deze twee typen van symptomen wordt bij de bespreking van eigen gegevens nader behandeld.

Bij het openmaken van de aangetaste bollen blijken de zaden in klonten aan de zaadlijsten te hangen, doordat het bijeengehouden wordt door het alles overwoekerende mycelium. Echter worden ook vaak bollen gevonden, die uitwendig geheel gezond lijken, maar waarin bij opensnijden toch myceliumwoekering te zien is. Wanneer de bollen goed droog zijn, vallen de klonten uiteen en kan het zaad gewoon gedorst worden. Aan de zaadkleur is niet uit te maken of men met besmet of met gezond zaad te doen heeft.

ZAADONDERZOEK

Uit het bovenstaande blijkt, dat de mate van aantasting aan de plant of zelfs aan de buitenkant van de bol niet is af te lezen. GASSNER (1949) bepaalde de besmetting van de plant aan de hand van de mate, waarop het zaad in de bol aaneengekit zit. Daar het vochtgehalte van de bol en van het zaad hierbij van invloed zijn, lijkt ons deze methode niet betrouwbaar. Daarbij is ons gebleken, dat een ogenschijnlijk gezonde bolinhoud toch vaak een gering percentage ziek zaad bevat. Daarom blijft het bepalen van de graad van zaadbesmetting de enige methode om de mate van aantasting van het gewas te weten te komen.

Door zaden op filtreerpapier te laten ontkiemen en de aangetaste kiempjes te tellen, menen wij vrij zuivere gegevens te krijgen over de mate van aantasting van het zaadmonster en van het gedorst perceel. Daarnaast konden wij door zaadbehandeling nog meer te weten komen. Immers bij de beschrijving van de symptomen is vermeld, dat het zieke zaad overwoekerd is door mycelium, terwijl de sporen op de buitenkant van de bol gevormd worden. Bij het dorsen komen deze laatste als stof mee in de zak en besmetten ook het zaad. Door nu het zaad een korte tijd in koud water te spoelen en dan te laten ontkiemen,

konden wij een scheiding maken tussen een besmetting door de sporen, die vrij los aan de zaadhuid zitten, en het mycelium, dat meer aan de zaadhuid gekit zit. Het verschil in het aantal zieke kiemen van een monster voor en na het spoelen geeft een indruk van de mate van sporenbesmetting. Tenslotte vertelt een uitwendige zaadontsmetting het een en ander over de in- en uitwendige besmetting van het zaad.

De methodiek werd als volgt uitgevoerd. De bodem van zinken bakken (30×60 cm) werden met een laag gesteriliseerd zand bedekt. Op het zand werden stukjes dik vloeipapier gelegd ter grootte van ongeveer 4 cm^2 en op elk papiertje een zaadje, zodat elke bak 200 zaden kon bevatten. De bakken werden dan in een plastic zak in een kas bij constante temperatuur (18°C) geplaatst. Na 12 dagen konden de kiemen op aantasting worden onderzocht. Het percentage zieke kiemen en niet ontkiemd zaad waarop de schimmel te zien was, gaven samen de mate van besmetting aan van het gebruikte zaadmonster.

Bij de uitwerking van de methodiek bleek, dat men het gestoomde zand eerst 24 uur moet laten uitdampen om een goede kieming van het zaad te verkrijgen. Daarnaast werd, om de variatie in de uitkomsten zoveel mogelijk te beperken, in alle kiemprouven het zand op een bepaalde constante vochtigheid gehouden. De stukjes vloeipapier moesten van elkaar gescheiden liggen om onderlinge infectie van de kiemen te voorkomen. De schimmel kan nl. heel goed over filtreerpapier groeien. Ook werd opgemerkt, dat licht invloed had op de proefuitkomsten, zodat hiermee bij de plaatsing van de bakken in de kas rekening moest worden gehouden.

Met behulp van deze methodiek werden alle veldproeven op aantasting beoordeeld, alsmede de uitkomsten van de zaadontsmettingsproeven in het laboratorium.

De resultaten van een droogontsmetting met zineb, thiram, captan en een natontsmetting met het antibioticum pimaricine zijn weergegeven in fig. 3. Terwijl het onbehandelde zaad van een bepaald monster voor 75% besmet was, kon zineb de aantasting tot 12% onderdrukken, thiram tot 7%, captan tot 5% en pimaricine tot 0,5%. De kiemkracht bleef bij alle doseringen en bij elk middel constant en gelijk aan die van de onbehandelde zaadmonsters.

Deze uitkomsten tonen aan, dat het overgrote deel van de besmetting van dit zaadmonster aan de buitenkant van het zaad voorkwam en dat een uitwendig ontsmettingsmiddel het kiemplantje voor aantasting behoedde. Slechts een gering deel van de besmetting zat inwendig; dit werd alleen door het antibioticum bereikt.

Wanneer wij uitwendig ontsmet zaad laten kiemen, worden de symptomen pas 10 dagen na het uitzaaien op de kiemplant zichtbaar. Bij onbehandeld zaad kan dat eerder zijn, ongeveer na 5 dagen. Bij inwendige besmetting heeft de schimmel dus meer tijd nodig om op het hypocotyl de ziektesymptomen te veroorzaken. Het lijkt dus onwaarschijnlijk, dat de kiem al in het zaad besmet is. Hoewel MEFFERT (1950) een endospermbesmetting vermeldt, lijkt dit onwaarschijnlijk, daar de schimmel op de olie, uit het zaad geëxtraheerd, niet groeide en ook het uitgeprepareerde endosperm niet als voedingsbodem kon gebruiken. In onze kiembakken begon de aantasting op die plaats van de kiemplantjes, waar de loze zaadhuid zich bevond, aan de wortelhals of, indien de zaadhuid op de kiemblaadjes meegenomen werd, aan hun top. De inwendige besmetting moet dus in de zaadhuid worden gezocht. Hierin ontkiemen de sporen of gaat het

mycelium verder groeien; het gaat in en om de zaadhuid woekeren en bereikt na verloop van tijd het kiemplantje, waarna infectie plaats kan vinden.

Bij anatomisch onderzoek van de zaadhuid werden drie weefsellagen gevonden. De binnenste was een dikwandige pigmentcellaag. Daarbuiten bevond zich een dunwandig weefsel, waarbij op bepaalde plaatsen de lengteas van de cellen 90° was gedraaid. Zij vormden de ribben van het netwerk op het zaadoppervlak. Tenslotte volgde een dikwandige cellaag als afsluiting. Bij het onrijpe zaad was het buitenoppervlak glad, doordat de mazen van het netwerk werden opgevuld met grote, zeer dunwandige cellen (fig. 4). Bij het droge, rijpe zaad waren deze cellen ingevallen, waardoor het netwerk zichtbaar werd. Behalve mycelium en sporen, die aan het buitenoppervlak gekleefd waren, werden door ons ook schimmeldraden in deze „blaascellen” waargenomen.

Samenvattend kunnen wij concluderen, dat de zaadbesmetting hoofdzakelijk uitwendig zit en dat de aantasting pas na het ontkiemen plaats heeft. Zaadontsmetting heeft dan ook geen invloed op de kiemkracht. Met 0,5% droog ontsmettingsmiddel is de kiemplantaantasting gemakkelijk te verminderen. Thiram en captan lenen zich uitstekend hiervoor. Met kwikmiddelen verkregen wij minder goede resultaten, daar hierbij een kiemremming optrad.

ONDERZOEK NAAR DE MOGELIJKHEID VAN INFECTIE TIJDENS DE VEGETATIEPERIODE VAN HET GEWAS

Op de aangetaste kiemplantjes in de kiembakken kwamen steeds veel sporen voor. Er werd onderzocht of deze sporen het gezonde gewas konden infecteren, of dit gedurende de gehele vegetatieperiode mogelijk was en of een bespuiting met een fungicide de aantasting kon verminderen. Daartoe werd op een praktijkperceel een bespuitingsproef uitgevoerd, waarbij het gewas op verschillende vegetatiestadia werd bespoten met zineb of captan. De veldjes van object 1 werden ingezaaid met niet ontsmet zaad, terwijl voor de overige objecten met captan ontsmet zaaizaad werd gebruikt. De objecten 1 en 2 bleven verder onbehandeld. Object 3 werd bespoten na de opkomst om de eventuele infectie door sporen, op het hypocotyl gevormd, te verminderen. Object 4 werd twee maal bespoten, nl. bij opkomst en in het rozetstadium. Object 5 kreeg naast deze laatste twee behandelingen ook nog een bespuiting bij het doorschieten van het gewas. Voor object 6 gold dezelfde behandeling met toevoeging van een bespuiting aan het begin van de bloei. Steeds kreeg een volgend object er een bespuiting bij: object 7 aan het einde van de bloei, object 8 ongeveer 10 dagen na de bloei en object 9 twintig dagen na de bloei.

Tabel 1 geeft de resultaten weer, waarbij de opbrengst en de zaadbesmetting als indexcijfer zijn opgegeven. Het onbehandelde object is op 100 gesteld. De getallen zijn de gemiddelden van vier herhalingen van proeven in 1956 en 1957.

Deze proeven geven een geleidelijke opbrengstvermeerdering te zien, die evenwel niet gecorreleerd is met een vermindering van de zaadbesmetting. De vermeerdering is te danken aan de groeistimulerende werking van het fungicide. Dit blijkt duidelijk uit de gegevens van de objecten 5, 6 en 7 van 1956, die bespoten werden bij het doorschieten van het gewas, toen de bloemknop werd gevormd. Er trad een remming in de bloemvorming op, zodat het gewas op deze veldjes later bloeide dan op de andere en wel onder ongunstige weersomstandigheden. Hierdoor was de zaadzetting slechter. De bespuiting vlak voor

TABEL 1. Bespuiting op verschillende vegetatiestadia van het gewas.
Verklaring in de tekst.

*Treatment of the crop on different stages of vegetation.
Results are given as % of untreated.*

1. *Untreated.*
2. *Seed treatment with captan 5 g/kg seed.*
3. *Seed treatment as above, sprayed with zineb 0,5 % in seedling stage.*
4. *Just like 3, also sprayed in rosette stage.*
5. *As 4, also sprayed during bolting.*
6. *As 5, also sprayed just before flowering.*
7. *As 6, also sprayed just after flowering.*
8. *As 7, also sprayed 10 days after flowering.*
9. *As 8, also sprayed 20 days after flowering.*

Object <i>Object</i>	1956		1957	
	Opbrengst <i>Yield</i>	Zaadbesmetting <i>Seed contamination</i>	Opbrengst <i>Yield</i>	Zaadbesmetting <i>Seed contamination</i>
1	100	100	100	100
2	103	72	101	64
3	103	65	105,5	71
4	111	66	106,3	74
5	98	64		
6	109	76	109	73
7	112	64	108,5	80
8			118	78
9			114	62

de bloei (object 6 en 7) en na de bloei (object 7) oefende weer een groeistimulerende werking uit, zodat de oogstderving, die bij object 5 optrad, bij de objecten 6 en 7 weer werd goedge maakt. In 1957 hebben wij de bespuiting tijdens het doorschieten van het gewas achterwege gelaten om bloei en afrijping gelijk te houden met de minder vaak bespoten objecten.

Wat de besmetting van het geoogste zaad betreft, is alleen verschil te zien tussen object 1 (onbehandeld zaaizaad) en de overige objecten (ontsmet zaaizaad). Gedurende de periode, waarin dit veld werd bespoten, heeft blijkbaar geen infectie plaats gehad. Toch was het zaad in beide jaren na het oogsten voor 30-40 % besmet.

TABEL 2. Resultaten van één bespuiting van het gewas na de bloei met zineb 0,5 %.

Results of spraying after flowering; each object sprayed only once. Results given in % of untreated.

Object <i>Object</i>	Tijdstip van bespuiting <i>Time of treatment</i>	Opbrengst <i>Yield</i>	Zaadbesmetting <i>Seed contamination</i>
1.	4 weken na de bloei / <i>4 weeks after flowering</i>	100	100
2.	3 weken na de bloei / <i>3 weeks after flowering</i>	101	102
3.	2 weken na de bloei / <i>2 weeks after flowering</i>	95	46
4.	1 week na de bloei / <i>1 week after flowering</i>	96	65
5.	Onbehandeld / <i>Untreated</i>	98	104

Een gedeeltelijke verklaring hiervoor werd verkregen door een aanwijzing uit een andere veldproef in 1956, waarbij het gewas op verschillende tijden na de bloei éénmaal met zineb werd bespoten. Tabel 2 toont hiervan de resultaten, waarbij opbrengst en zaadbesmetting weer als indexcijfer zijn aangegeven en onbehandeld op 100 werd gesteld. De getallen zijn de gemiddelden van vijf herhalingen.

Uit deze proef blijkt, dat er een aantasting heeft plaats gehad in de tweede en derde week na de bloei. Door een bespuiting in die tijd kon de zaadbesmetting met 50% worden verminderd. Ook hier blijkt weer, dat er geen correlatie bestaat tussen aantasting en zaadopbrengst.

Indien dus de infectie alleen laat in het seizoen plaats kan hebben, is het juiste tijdstip van besmetting eenvoudiger te bepalen door uit het perceel op gezette tijden een aantal bollen van gelijke leeftijd te verzamelen, deze in het laboratorium snel te drogen en de zaden op hun besmettingsgraad te onderzoeken. In tabel 3 zijn de resultaten van een dergelijke proef weergegeven.

TABEL 3. Ziektepercentage van zaadmonsters, op verschillende tijden in het veld verzameld.
Percentage of diseased seeds of samples, collected at different moments in the field.

Object <i>Object</i>	Tijdstip van verzamelen van de bollen na de bloei <i>Time of collecting of the boxes after flowering</i>	% besmet zaad % <i>contaminated</i> seeds
1.	3 weken / 3 weeks	0
2.	3½ week / 3½ weeks	3,5
3.	4 weken / 4 weeks	0
4.	5 weken (gemaaid) / 5 weeks (cut)	16
5.	5½ week / 5½ weeks	52

Het gewas waarvan deze bollen werden verzameld, werd (5 weken na de bloei) gemaaid en was zo droog, dat twee dagen later gedorst kon worden. Eén gemaaide bos werd opzettelijk op het veld achtergelaten en stond nog twee dagen in de regen op het veld. Daarna werd hij binnengehaald (object 5), snel gedroogd en het zaad eruit verzameld. Uit de zaadbesmetting blijkt, dat bij een vochtige atmosfeer gedurende twee dagen na het maaien een zware zaadbesmetting kan ontstaan.

De conclusie uit deze proeven luidt, dat het gewas tot aan de afrijpingsperiode niet vatbaar is voor *Pyrenophora*-infectie. Te beginnen met deze periode hangt de mate van zaadbesmetting af van de snelheid van afsterven en de duur van het nadrogen van het gewas op het veld, wat natuurlijk beïnvloed wordt door de weersomstandigheden.

Wij hebben echter in tabel 1 gezien, dat het verschil tussen onbehandeld en ontsmet zaaizaad in de besmettingsgraad van het geoogste zaad tot uiting kwam, terwijl wij nu tot de conclusie komen, dat de plant in zijn groeiperiode niet vatbaar is. Dit lijkt tegenstrijdig; het werd echter opgehelderd door de volgende proef. Een aantal planten werd bij het begin van het doorschieten – midden juni – aan de stengelbasis met mycelium en/of ascosporen geïnfecteerd. De planten groeiden gewoon door, bloeiden normaal en stierven tegelijk met de onbehandelde planten af. Bij het begin van het afsterven werd een aantal planten verzameld en de stengel op verschillende hoogten boven het infectiepunt op

agar uitgelegd. De volgende waarnemingen werden gedaan: 6 augustus begon het blad van het gewas af te sterven. In het verzamelde monster van geïnfecteerde planten bleek de schimmel pas 5 cm van het infectiepunt verwijderd te zijn. Op 10 augustus was de schimmel in een ander monster 10 cm boven het infectiepunt aanwezig. Op 13 augustus was het blad bijna geheel afgestorven; de schimmel werd tot 15 cm boven het infectiepunt uit de stengel geïsoleerd. Op 17 augustus waren de planten geheel afgestorven, de bol begon te verkleuren en de stengel bleek bijna geheel besmet te zijn. Op 20 augustus was ook de bol besmet, terwijl de niet geïnfecteerde planten op verschillende hoogten lokaal besmet waren. Tien dagen later kwamen op de bollen de sporen naar buiten. Er werd geen verschil geconstateerd tussen mycelium- en ascospore-infectie.

Wij zien dus, dat de schimmel ook in deze proef pas bij het afsterven verder door de plant gaat groeien en de bol pas bij het afrijpen bereikt. Sporen en mycelium op en in het genecrotiseerde schorsparenchym van de zieke kiemplanten zouden dus tot het einde van de vegetatieperiode aan de stengelbasis blijven zitten. Bij het afsterven van de plant dringt het mycelium de stengel binnen en groeit, gelijke tred houdend met de afsterving, naar boven om ten slotte de bolinhoud te infecteren.

Op het ogenblik, dat de bol via de stengel geïnfecteerd kan worden, is hij ook vatbaar voor een secundaire aantasting. Onder invloed van bepaalde weersomstandigheden kan deze secundaire infectie geringer zijn, waardoor het verschil in zaadbesmetting tussen de systemisch zieke planten met secundaire infectie en de systemisch gezonde planten met secundaire infectie duidelijk naar voren komt. Zo konden wij in de resultaten van tabel 1 dit verschil waarnemen tussen onbehandeld en ontsmet zaaizaad, daar bij dit eerste object meer mycelium en sporen aan de stengelbases van de planten aanwezig waren.

BESPREKING VAN EIGEN GEGEVENS

Aan de hand van de boven verkregen gegevens kan de levenscyclus van de schimmel als volgt worden gereconstrueerd:

Uit het zaadonderzoek is gebleken, dat het zaad hoofdzakelijk uitwendig besmet is. Na ontkieming van het zaad dringt de schimmel het hypocotyl binnen en beperkt zich tot het doorwoekeren van het schorsparenchym (Waid, 1956). Dit weefsel necrotiseert en wordt door de diktegroei van de centrale cilinder afgestoten. Op de restanten sporuleert de parasiet, die daardoor de naastgelegen gezonde kiemplantjes kan infecteren. Het schorsparenchym van gezonde kiemplantjes wordt, hoewel in een later stadium, eveneens door de diktegroei afgestoten, zodat men kan zeggen dat de schimmel eigenlijk op een weefsel woekert, dat ook bij gezonde planten niet meer aan de verdere levensprocessen deelneemt. Het dient alleen om de centrale cilinder van het zeer jonge kiemplantje tegen micro-organismen te beschermen. Door de vervroegde necrose kunnen bacteriën het binnenste weefsel wel bereiken, waardoor dus weggrotting van het hypocotyl optreedt. Vandaar dat dit verschijnsel veel in kassen met een hoge luchtvochtigheid optreedt, terwijl het buiten alleen na veel regen te zien is. Enerzijds zien wij, dat *Pyrenophora* in droog milieu (zonder actieve rottingsbacteriën) op de kiemplantjes wel voorkomt maar geen schade doet, terwijl anderzijds in een nat milieu ook andere bodemschimmels de kiemplanten kunnen beschadigen, waardoor rottingsbacteriën kunnen binnendringen (ETTIG,

1955). Moeten wij nu *Pyrenophora calvescens* als een parasitaire schimmel voor maanzaadkiemplantjes brandmerken?

Gedurende de gehele verdere vegetatieperiode van de plant zijn aan de stengelbasis altijd wel *Pyrenophora*-sporen te vinden. Hoewel ontkieming niet uitgesloten is, dringt het mycelium het levende weefsel niet binnen. Bij verwonding van de stengelbasis woekert het mycelium misschien wel in het beschadigde (afstervende) weefsel, maar de tegelijk binnengedrongen bacteriën veroorzaken naar onze mening de afsnoering, terwijl de schimmel in de nu afstervende plant alleen in het schorsparenchym verder groeit. Verwonding en infectie van de stengel, b.v. 10 cm boven de grond, geeft geen afsnoering te zien, daar hier meestal geen bacterierot optreedt.

Wij zijn dus van mening, dat *Pyrenophora* ook in dit stadium geen parasiet is, maar een schimmel, die alleen op afstervend weefsel groeit.

Bij het afrijpen van het gewas dringt het mycelium de stengelbasis binnen, welke daardoor plaatselijk blauw gekleurd wordt, en groeit door het schorsparenchym naar boven tot in de zaadbol. Hij overwoekert het zaad en kan, wanneer dit nog niet geheel rijp is, de zaadhuid binnendringen. De plant is intussen geheel afgestorven; alleen de bol is nog bleekgroen.

Nu pas beginnen de symptomen op de bol te verschijnen en komen de sporen naar buiten. Deze kunnen de bollen van gezonde planten secundair infecteren, terwijl zij tevens een stengelinfectie kunnen veroorzaken. Het verschil in symptoom tussen systemisch en secundair geïnfecteerde bollen werd reeds bij de ziektesymptomen vermeld. Bij een bolwandaantasting van binnen uit schemert het doorwoekerde weefsel eerst blauw door het gezonde buitenweefsel heen, waarna over de gehele aangetaste plek gelijktijdig sporen naar buiten komen. Bij een secundaire aantasting dringt het mycelium de bolwand binnen en doorwoekert het weefsel, maar treedt de sporulering eerder en geleidelijker op, zodat om de plek met mycelium en sporen het aangetaste weefsel blauw doorschemert.

De blauwkleuring wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een omzetting van het melksap van de plant en is bij elke inwendige en uitwendige beschadiging waar te nemen. Bij uitwendige verwonding van de bol treedt wit melksap naar buiten, dat na enige tijd blauwzwart wordt.

In de praktijk worden ook andere beelden voor een *Pyrenophora*-infectie aangezien. Naast de wazige, blauwe vlekken, die dus wijzen op een verwonding diep in het weefsel van de bol door de schimmel, komen er o.a. ook veel scherper afgescheiden en met oppervlakkige, blauwe plekken voor, die te wijten zijn aan kneuzingen. De epidermis, die tijdens het afrijpen sclerenchymatisch wordt, blijkt door wondwoekering enkele cellagen dik te zijn. Dat op deze plekken het eerst een secundaire schimmelinfectie optreedt is, te begrijpen als wij bedenken, dat dit weefsel eerder afsterft.

Naast *Pyrenophora* komt op alle bollen, bladeren en stengels bij het afsterven *Cladosporium herbarum* voor, die zich op de bol van *Pyrenophora* onderscheidt door zijn sporenhoopjes, die kleiner en groengrijs van kleur zijn. Deze schimmel woekert niet in de zaaddoos en is dus verder van geen betekenis.

Het is vanzelfsprekend, dat de weersomstandigheden van groot belang zijn. Wij moeten evenwel goed beseffen, dat op twee wijzen een zaadbesmetting tot stand kan komen, nl. één langs systemische weg en een ander als gevolg van een secundaire aantasting. Bij een lage luchtvochtigheid is in de afrijpende plant nog genoeg vocht aanwezig om de schimmel door de plant te laten groeien. De

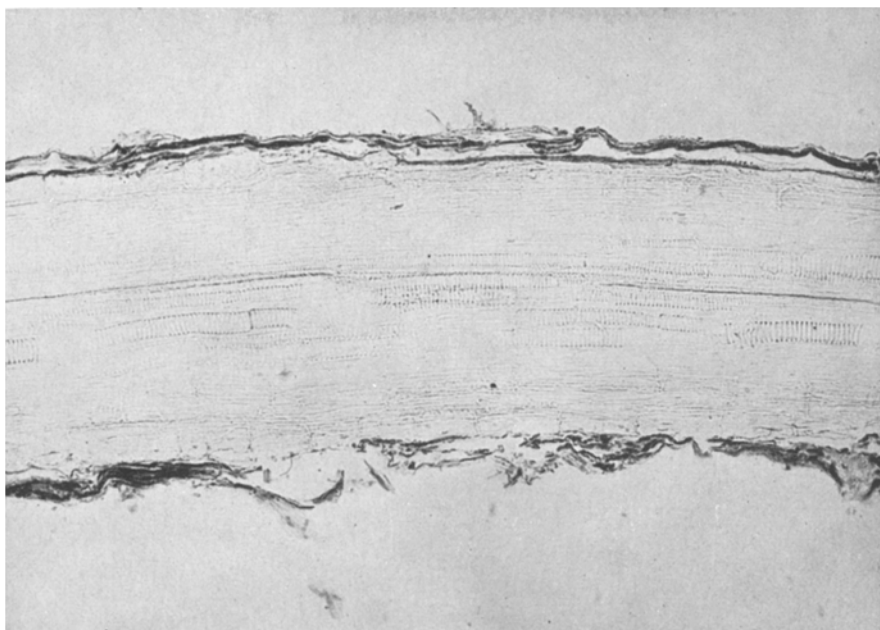


FIG. 1. Lengtedoorsnede door hypocotyl van een jong maanzaadkiemplantje. Mycelium alleen in en op het necrotisch schorsparenchym.

Length section through a hypocotyle of a young poppy seedling. Mycelium in and on the necrotic bark tissue only.

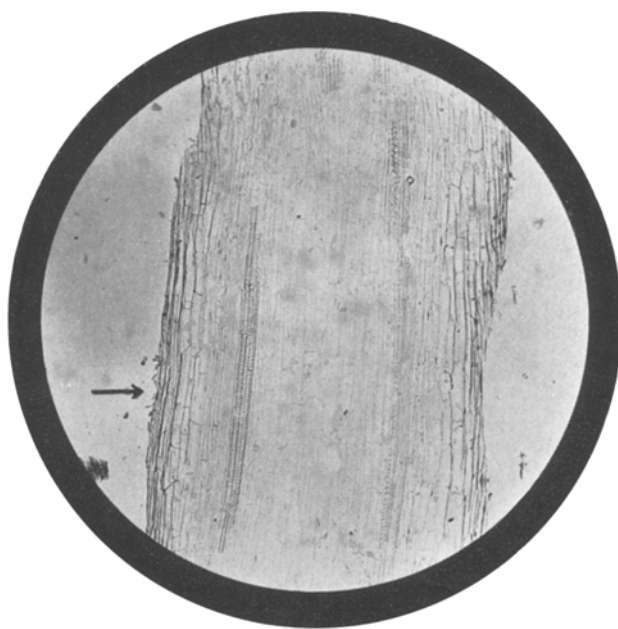


FIG. 2. Lengtedoorsnede door het hypocotyl van een wat ouder kiemplantje. Diktegroei treedt op. Schorsparenchym afgesloten. Mycelium en sporen op de buitenkant.

Length section through the hypocotyle of an older poppy seedling after secondary growth. Bark tissue shed. Mycelium and spores on the outside only.

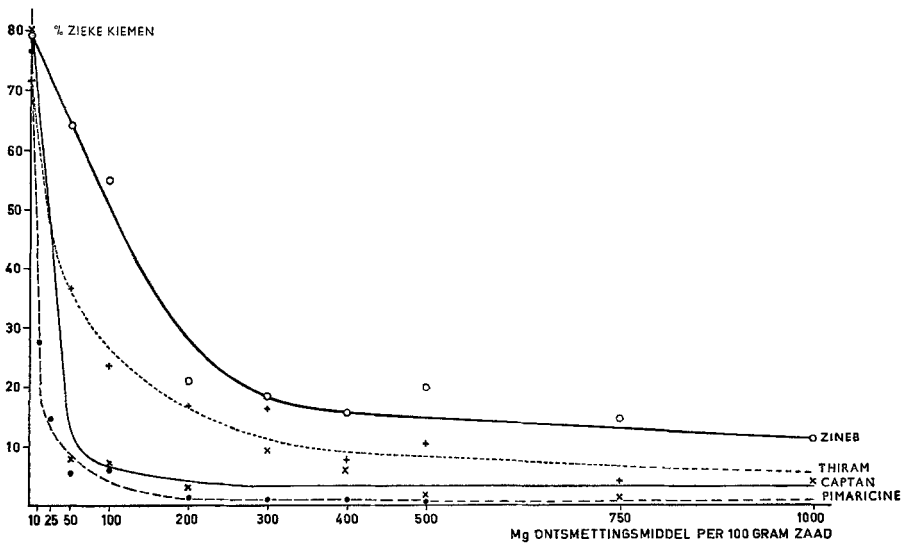


FIG. 3. Invloed van zaadontsmetting op de kiemplantaantasting.
Influence of seed dressing on the seedling blight.

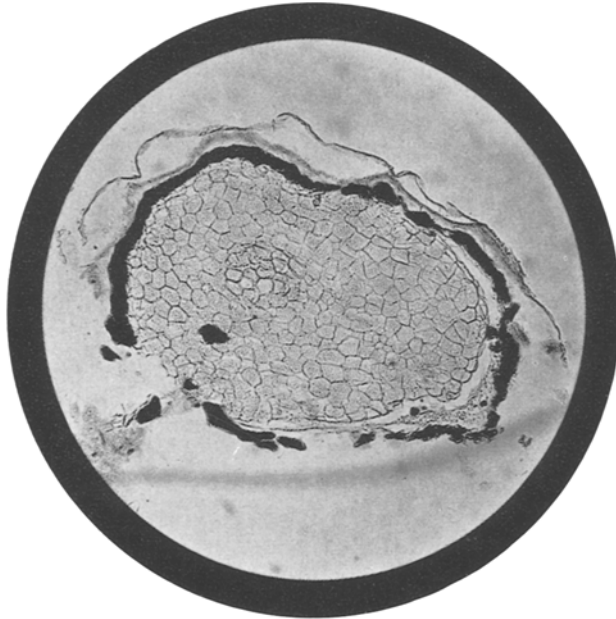


FIG. 4. Doorsnede door een onrijp zaad. De grote „blaascellen” tussen de ribben op de zaad-
huid zijn duidelijk zichtbaar.
Section of an unripe seed. The big cells of the outer layer of the seedcoat are distinctly
visible.

snelle verdroging van het boloppervlak verhindert dan de sporulatie van de in de bol aanwezige schimmel, terwijl in de bol de vochtigheid nog hoog genoeg kan zijn om de myceliumwoekering door te laten gaan. Onder zulke omstandigheden treedt de secundaire infectie niet op en geeft het zaadonderzoek de besmettingsgraad van het zaad weer, die door de systemische aantasting van de plant is veroorzaakt.

Bij vochtige weersomstandigheden tijdens het afrijpen zal de secundaire infectie veel ernstiger zijn, zodat uit het zaadonderzoek het verschil tussen systemische infectie (te beginnen bij de stengelbasis) en secundaire infectie (alleen van de bol) veel minder duidelijk tot uiting komt. Dit verschil zal nog wel te zien zijn, als de schimmel het zaad in de bol eerder via de stengel dan via het boloppervlak bereikt.

Als het gewas bij vochtige weersomstandigheden op het veld staat te drogen, kan de zeer hygroscopische wand van de zaadbol zo zwaar geïnfecteerd en het zaad daarbij zo zwaar besmet worden, dat een geringe vermindering van de aantasting door een behandeling van het zaaizaad of van het nog groeiende gewas bij de oogst niet meer tot uiting komt. Bij de interpretatie der proefresultaten moet met de weersomstandigheden tijdens het afrijpen en het nadrogen op het veld dus terdege rekening worden gehouden.

Het merkwaardige feit doet zich voor, dat de sporen alleen op het boloppervlak in grote hoeveelheden naar buiten komen. Op de stengel, die tijdens de afrijping ook secundair geïnfecteerd wordt, zijn ze slechts zelden te vinden. Met het dorsen zal het zaad gemakkelijk in aanraking komen met de sporen van de bol, waardoor een ernstige zaadbesmetting ontstaat. De bolwand verweert vrij snel; na een winter buiten te hebben gelegen is hij vrijwel geheel verteerd. De houtige stoppels zijn in het voorjaar nog wel te vinden en dragen de peritheciën, die dus naast de zaadbesmetting voor de overwintering van de schimmel zorg dragen. Uit deze vruchtlichamen komen van maart tot midden augustus de ascosporen vrij, waarvoor de plant alleen in het kiemplantstadium en na de bloei gevoelig is.

Het is mogelijk, dat de ascosporen in het land van herkomst van de papaver de droogteperiode moeten overbruggen. In Nederland is de betekenis van de ascosporen niet duidelijk. Verschil in mate van conidiën- of ascospore-infectie op de kiemplant en op het afrijpende gewas werd door ons in kasprouwen niet geconstateerd. Toch is het opmerkelijk, dat het geoogste zaad uit streken waar veel maanzaad verbouwd wordt, vaak in ernstiger mate is besmet dan zaad uit streken waar slechts enkele percelen maanzaad voorkomen. Hoewel wij het niet konden aantonen, wijten wij dit verschil in belangrijke mate aan het al of niet aanwezig zijn van ascosporen. In de eerstgenoemde streken zal veel meer inoculum aanwezig zijn voor een secundaire infectie.

DISCUSSIE NAAR AANLEIDING VAN LITERATUURGEGEVENS

Tenslotte willen wij een aantal controversen tussen diverse auteurs in de literatuur beschouwen en deze trachten te verklaren met de boven beschreven gegevens.

Zowel ZOGG (1945) als MEFFERT (1950) vermelden een aantasting in alle groeistadia, terwijl GRÜMMER (1952) geen aantasting van rozet- tot en met bloeistadium vond. ZOGG voerde zijn infectieproeven echter in kassen uit, waarin

het gewas moeilijk te kweken was en MEFFERT buiten onder glazen stolpen. Het ligt voor de hand, dat onder deze omstandigheden gemakkelijk vervroegde afsterving van plantedelen optreedt, welke plaatsen dan juist door *Pyrenophora* geïnfecteerd kunnen worden. Later ging MEFFERT over tot kunstmatige infectie vlak voor de bloei en verkreeg dan twee weken later symptomen in een stadium dat in dit artikel het afrijpingsstadium genoemd wordt.

GRÜMMER (1952) en REINMUTH (1943) nemen een verdorring waar, die door de eerste aan een toxine wordt toegeschreven, door de tweede aan een vaatverstopping. In Nederland hebben wij nog nooit een vervroegde verdorring waargenomen, die door de schimmel veroorzaakt was. Wel zagen wij vervroegde afsterving door luizenschade of ongelijkmatige afsterving als gevolg van structuurverschillen in de grond. Op deze afstervende planten trad dan secundair vaak een *Pyrenophora*-infectie op. Myceliumextract (bereid volgens de methode van PRINGLE & BRAUN, 1957), dat in de plant werd gebracht, gaf in onze proeven geen reactie te zien. Bovendien is de schimmel door ons alleen in het schorsparenchym van de stengel gevonden en lijkt een vaatverstopping door de schimmel onwaarschijnlijk.

MEFFERT (1950) meent, dat vroegtijdig zaaïen de kiemaantasting kan tegen gaan, terwijl GASSNER (1949) een sterkere kiemaantasting vond op een perceel, dat eind maart was ingezaaid, dan op een begin april ingezaaid perceel. Ons inziens heeft de temperatuur weinig invloed op het wegvallen van de kiemplantjes door *Pyrenophora*, maar bevordert een hoge luchtvochtigheid het binnendringen van secundaire micro-organismen. Wanneer onder vochtige omstandigheden nog geen secundaire micro-organismen aanwezig zijn, wordt wel een verbruining van het hypocotyl, maar geen wegvallen van de plantjes waargenomen.

GASSNER (1949) nam waar, dat het gewas aan de randen van een perceel bij het afrijpen ernstiger door de schimmel wordt aangetast dan in het midden van het veld en meent dit verschijnsel te moeten toeschrijven aan een verschil in standdichtheid. Ons inziens is niet de standdichtheid maar de onregelmatige afrijping hier de oorzaak van een ernstiger zaadbesmetting, omdat in de vroegrijpe bollen de schimmel langer kan woekeren. Verandering van de standdichtheid kan daarom geen bestrijding van de aantasting zijn.

CONCLUSIE

Uit het bovenstaande kunnen wij concluderen, dat de schimmel weinig kwaad doet. Hij lijkt meer op een afrijpingsschimmel dan op een parasiet. Een bolinfectie treedt op nadat het zaad is gevormd. Er treedt geen oogstderving op, althans niet onder de in Nederland heersende klimatologische omstandigheden. De zaadbesmetting heeft geen nadelige invloed op de kwaliteit van het consumptiezaad. Bespuiting van het gewas tegen de aantasting heeft daarom niet de minste zin. De mate van zaadbesmetting is afhankelijk van het weer tijdens het afrijpen en het nadrogen op het veld. Indien deze processen snel verlopen wordt gezond zaad verkregen.

In het voorjaar kan, zoals reeds vermeld, een geringe aantasting plaats hebben, terwijl bij vochtig weer het wegvallen van de kiemplantjes mogelijk is. Met een droge zaadontsmetting is deze kans op aantasting gemakkelijk te verkleinen, waardoor dan tevens de sporenconcentratie aan de stengelbasis van het oudere

gewas wordt verminderd. Thiram en captan lenen zich hiervoor uitstekend en kunnen worden toegepast in hoeveelheden van 3-5 g per kg zaaizaad.

In het vijfjarig onderzoek hebben wij nooit een verdorring van maanzaad waargenomen, welke aan *Pyrenophora* te wijten was. Wel traden er verdorringen op, die aan andere oorzaken konden worden toegeschreven, zoals door *Peronospora arborescens*, door boriumgebrek (ZOGG, 1946), door het vergelingsvirus van de biet (SCHMELTZER & RONDONSKI, 1958) en door luizenschade (MAAS GEESTERANUS, 1960). Ook beschadiging van de stengelbasis door de mens en door insekten (KOTTE, 1948) leidt tot gehele of gedeeltelijke verdorring. Op al deze afstervende planten is meestal ook *Pyrenophora* te vinden, maar nooit als primaire parasiet. De naam „Verdorringsziekte” wekt dan ook verwarring. Daar hier beter van een verschijnsel dan van een ziekte gesproken kan worden, zouden wij liever, evenals in het buitenland, van een Helminthosporiose van maanzaad willen spreken, omdat *Pyrenophora calvescens* ook onder de naam *Helminthosporium papaveris* SAW. bekend staat.

SUMMARY

In this paper we tried to demonstrate that *Pyrenophora calvescens* should not be considered as a parasite. The fungus attacks only dying tissues.

The seedling blight appears only when secondary bacteria are present, which enter the vascular tissue of the hypocotyle, while the fungus confines itself only to the bark tissue. In healthy seedlings and in infected ones this tissue will be shedded after the beginning of the secondary growth. Only a sparse sporulation occurs on this dead, necrotic tissue.

Although there is enough inoculum at the stembase of older seedlings and full grown plants, the crop stays healthy. At ripening time the fungus enters the base of the stem, grows through the barktissue into the seedbox and overgrows the seeds.

Sporulation appears mainly on the capsules, while perithecia are mainly confined to the stembases. The spores from the capsules can infect healthy ripening seed boxes directly.

The main infection takes place after the crop is cut and stands drying in the field under bad weather conditions. In this way within two days the seed can become contaminated for 50%, but there is no loss of yield. The degree of seed contamination depends upon the weather conditions after ripening of the crop.

The seed contamination is confined mainly to the outside; only in a small percentage of the seeds infection can be found in the big cells of the outer layer of the seed coat. Seed treatment can partly suppress the seedling blight, but infection of the mature crop can be so heavy that little difference can be seen of this treatment at harvest time.

LITERATUUR

- BALLARIN, C., - 1950. Untersuchungen über *Helminthosporium papaveris*. Phytopath. Z. 16: 399-441.
CHRISTOFF, A., - 1943. Pilze, die bei Mohn Flecke auf den Kapseln und Verschimmeln der Samen verursachen. J. Landw. Versuchsstat. Bulgarien 13: 13-19.
ETTIG, B., - 1955. Mutual antagonism between *Helminthosporium papaveris* and soil bacteria. Zbl. Bakt. 2, 108: 503-535.

- GASSNER, G., – 1949. Der Einfluss der Standweite auf den Befall des Mohns durch *Helminthosporium papaveris*. Nachr.-Bl. deutsch. Pfl.-Sch.-D., Braunschweig 1: 119–123.
- GRÜMMER, G., – 1952. Beiträge zur Eigenschaftsanalyse der Anfälligkeit von *Papaver somniferum* gegen *Helminthosporium papaveris*. Nachr.-Bl. deutsch. Pfl.-Sch.-D., Berlin, N.F. 6: 32–36.
- KOTTE, W., – 1948. Das Schadbild des Mohnrüsslers, *Ceutorrhynchus macula-alba* Herbst. Z. Pfl.-Krankh. Pfl.-Sch. 55: 81.
- MAAS GEESTERANUS, H. P., – 1960. Een geval van noodrijpheid bij blauwmaanzaad. T. Pl.-ziekten 66: 107–110.
- MEFFERT, M. E., – 1950. Ein Beitrag zur Biologie und Morphologie der Erreger der parasitären Blattdürre des Mohns. Z. Parasitenk. 14: 442–498.
- PAPE, H., – 1944. Die wichtigsten Ölmohnkrankheiten und Schädlingen und ihre Bekämpfung. Mitt. deutsch. Landwirtsch. 59 (33): 734–736.
- PRINGLE, R. B. & A. C. BRAUN, – 1957. The isolation of the toxin of *Helminthosporium victoriae*. Phytopath. 47: 369–371.
- REINMUTH, E., – 1948. Die Helminthosporiose des Ölmohns. Z. Pfl.-Krankh. Pfl.-Sch. 55: 138–141.
- SCHMELZER, K. & W. RONDONSKI, – 1958. Zur Ätiologie des Mohnmosaiks. Phytopath. Z. 33: 426–429.
- WAID, J. S., – 1956. Rootdissection: A method for studying the distribution of active mycelium within root tissue. Nature 178: 1477–1478.
- ZOGG, H., – 1945. Die Blattdürre des Mohns. Ber. schweiz. bot. Ges. 55: 240–268.
- ZOGG, H., – 1946. Versuche zur Kenntnis der Herzfäule des Ölmohns (*Papaver somniferum*) und deren Bekämpfung. Ber. schweiz. bot. Ges. 56: 5–12.