

VOETROT EN „KANKER” BIJ TOMAAT, VEROORZAAKT DOOR *DIDYMELLA LYCOPERSICI*¹

Foot- and stemrot of tomatoes, caused by Didymella lycopersici

DOOR

K. VERHOEFF

Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek, Wageningen²

INLEIDING

Bij de tomaat komen verschillende vormen van voetrot of „rotpoot” voor, veroorzaakt door *Botrytis cinerea* Pers. ex Fr., *Ascochyta hortorum* (Speg.) Sm. emend. Vogl., *Rhizoctonia solani* Kühn en soms door *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary. Bij het voetrot, veroorzaakt door *Rhizoctonia solani*, betreft het alleen de ter hoogte van het grondoppervlak optredende aantastingen, omdat aantastingen van bovengrondse delen door deze schimmel vrijwel niet bekend zijn (VERHOEFF, 1963). Bij aantastingen door *Ascochyta hortorum*, de imperfecte vorm van de schimmel *Didymella lycopersici* Kleb., treden naast infecties van de stengelbasis ook infecties van andere delen van de plant op. Deze laatste lijken vaak veel belangrijker dan de eerste. Beide vormen komen tegenwoordig veel voor. Een effectieve bestrijdingsmethode was geheel onbekend, zodat het noodzakelijk bleek de levenswijze van deze schimmel nader te bestuderen.

BESCHRIJVING VAN DE SYMPTOMEN

De bij onder glas geteelde tomateplanten optredende symptomen kunnen in drie groepen worden verdeeld, afhankelijk van de aard van de infectie, nl. a. bij aantastingen van de wortels en via deze van de stengelvoet, b. bij aantastingen van de stengelbasis ter hoogte van het grondoppervlak en c. bij aantastingen van bovengrondse delen van de plant.

a. Bij kiemplanten is het eerstgenoemde ziektebeeld niet van het tweede te onderscheiden. De planten krijgen een donkergroene kleur en verwelken; de jonge wortel is geheel bruin gekleurd en iets verschrompeld evenals het onderste deel van de stengel; pycniden zijn, vooral in het aangetaste stengeldeel, als kleine, zwarte puntjes zichtbaar.

Oudere planten van ca. 20 tot 30 cm lang blijven in ontwikkeling achter bij niet aangetaste planten. De bladeren, eerst de jongere en na enige dagen ook de oudere, krijgen een donkergroene kleur. Aangetaste planten kunnen nog enige weken blijven leven, maar verwelken tenslotte. Ditzelfde geldt voor planten met rijpe vruchten. Bij beide groepen planten is de hoofdwortel met een groter of kleiner aantal zijwortels bruin gekleurd en verschrompeld. Naarmate een plant met een aangetast wortelstelsel langer in leven blijft, kan de schimmel zich in een groter deel van de plant uitbreiden. Niet alleen de hoofdwortel, maar ook

¹ Aangenomen voor publicatie 28 februari 1963.

² Gedetacheerd bij het Proefstation voor de Groenten- en Fruitteelt onder Glas, Naaldwijk.

het onderste stengeldeel is dan verschrompeld en bruin gekleurd. Pycniden zijn voornamelijk in het aangetaste stengelweefsel waar te nemen. Na overlangs doorsnijden van de plantvoet blijkt dat de bruin gekleurde en ingezonken weefsels vrijwel geheel verwoest zijn, vooral het schors- en mergparenchym. Het xyleem lijkt nog intact, maar is sterk bruin gekleurd. Deze bruinkleuring van het xyleem is tot in de stengel duidelijk waarneembaar.

b. Bij aantastingen van de stengel ter hoogte van of juist onder het grondoppervlak treden veelal duidelijker bovengrondse symptomen op, vooral bij grotere planten.

Bij kiemplanten treedt een bruinzwarte verkleuring van de stengel op, gevolgd door verschrompelen van de aangetaste delen. Deze verkleuring begint juist onder het grondoppervlak, maar breidt zich betrekkelijk snel over de hoofdwortel uit. De bladeren krijgen een donkergroene kleur, de planten vallen om en sterven af. In het aangetaste weefsel zijn de pycniden als kleine, zwarte puntjes zichtbaar.

Bij oudere planten met ca. 20 tot 30 cm lange stengels treedt eerst epinastie van de onderste bladeren op. Aangetaste planten blijven achter in ontwikkeling. De bladeren krijgen een donkergroene kleur en op de onderste stengelgedeelten verschijnen witte punten: de plant tracht adventieve wortels te vormen. Verder dan de vorming van deze witte punten komt het echter niet. De onderste bladeren kleuren geel en sterven af, terwijl na enige tijd de gehele plant verwelkt. Op de stengel is dan een bruin gekleurde lesie ontstaan, voor een groot deel met pycniden bedekt. De grootte van de lesie is afhankelijk van de tijd die verloopt tussen het begin van de aantasting en het afsterven van de plant. Meestal strekt de lesie zich over enkele centimeters uit, gedeeltelijk boven en gedeeltelijk onder het grondoppervlak. Uitwendig is er geen scherpe overgang tussen gezond en ziek weefsel.

Na overlangs doorsnijden blijkt veel stengelweefsel ter hoogte van de lesie verwoest te zijn, waarbij ook nu vooral het schors- en mergparenchym vrijwel geheel zijn verdwenen. Het xyleem is sterk bruin gekleurd; deze bruinkleuring strekt zich in het xyleem over grotere afstand uit, zowel in de stengel als in de wortel.

Bij planten met rijpe vruchten treden dezelfde symptomen op als hier beschreven zijn voor de vorige groep planten.

c. Bovengrondse aantastingen ontstaan in de meeste gevallen op bladlittekens en diefwonden. Er verschijnt een ingezonken, bruin gekleurde lesie, die zich langzaam in alle richtingen uitbreidt. Op het aangetaste weefsel zijn vele pycniden zichtbaar. Boven en onder de lesie is vaak een begin van de vorming van adventieve wortels waar te nemen.

Behalve op de genoemde plaatsen kunnen lesies ook op andere delen, zoals blad- en vruchstelen, ontstaan. Deze kleuren eveneens geheel bruin en verschrompelen iets.

Ook de vruchten kunnen worden aangetast, hoewel dit bij de onder glas geteelde tomaten niet vaak voorkomt. De aantasting vindt van de kelk af plaats. Het vruchtvlees kleurt geheel zwart, waarna de vrucht van de plant valt. De zwarte plek bestaat vrijwel geheel uit pycniden.

De hier beschreven symptomen zijn, tot een geheel samengevat, nog niet eerder gepubliceerd. Voor de verschillende onderdelen komen zij geheel overeen met de beschrijvingen van LÜSTNER (1927), LIESAU (1933), OYLER & READ

(1942), SHEARD (1943), WILLIAMS, SHEARD & READ (1953), FISHER (1954) en PHILLIPS (1956a). Door hen is echter geen scherp onderscheid gemaakt tussen aantastingen van de stengelvoet via de wortels en direct van de grond uit. Dit onderscheid moet wel degelijk gemaakt worden, omdat de aantastingen via het wortelstelsel vrijwel altijd ten grondslag liggen aan bovengrondse infecties en dus de meeste schade veroorzaken. In de praktijk kon niet worden vastgesteld of de aantastingen van de stengel ter hoogte van het grondoppervlak afkomstig waren van besmet zaad, zoals dit door MAUDE (1962) is beschreven. Dat het eerste wegvallen van planten als gevolg van „kanker” pas optreedt enige weken na het uitplanten, wijst niet in de richting van overgang met het zaad.

PATHOLOGISCHE ANATOMIE

Het mycelium van de schimmel kan de plant binnendringen via de niet beschadigde epidermis en via wonden, terwijl de kiembuizen van conidiën alleen via wonden de plant binnen kunnen komen. Komt het mycelium, van besmette grond uit bijvoorbeeld, bij de stengel van een tomataplant, dan verschijnen na enige dagen zwart gekleurde plekken op de stengel. Dit zijn afgestorven epidermiscellen. De necrotische plekken nemen in grootte toe, totdat ongeveer 15 tot 20 epidermiscellen zijn afgestorven. Enkele midden onder de necrose liggende schorsparenchymcellen sterven ook af. Daarna vindt het eigenlijke binnendringen plaats. Tussen de afgestorven cellen groeien enkele hyfen in de epidermis en in de buitenste schorsparenchymcellen, waarna intracellulaire ontwikkeling van het mycelium volgt.

Bij grondtemperaturen tussen 8° en 25°C verschijnen de eerste macroscopisch zichtbare necrotische plekken in de epidermis ongeveer zes dagen na de inoculatie. Het eigenlijke binnendringen vindt bij een grondtemperatuur van ca. 14°C ongeveer 12 dagen na de inoculatie plaats, bij hogere grondtemperaturen later (bij ca. 22°C grondtemperatuur na ongeveer 15 dagen).

Bij het binnendringen via wonden, of dit nu met mycelium of met kiembuizen van conidiën geschiedt, ontstaan geen necrotische plekken voor het binnengroeien van de hyfen. Er vindt direct intracellulaire groei van het mycelium plaats. Na het passeren van de schorsparenchymcellen, waarbij de celwanden op vele plaatsen doorboord worden, sterven deze cellen af. Vooral in zachtere weefsels, zoals het schorsparenchym van jonge stengels, ontstaan dan ook spoedig sterk ingezonken plekken. Bij hardere weefsels gebeurt dit niet zo snel en niet in zo sterke mate.

Volgens verschillende auteurs is voor het binnendringen van de schimmel verwonding van de epidermis niet noodzakelijk (KLEBAHN, 1921; LÜSTNER, 1927; OYLER & READ, 1942). LIESAU (1933) noemt de stomata als toegangsweg. Volgens BROOKS & PRICE (1913) is verwonding noodzakelijk om infectie van onrijpe vruchten te verkrijgen; voor rijpe vruchten zou dit niet nodig zijn. Uit het eigen onderzoek blijkt echter, dat alleen verwonding noodzakelijk is als de aantasting via sporen tot stand moet komen. Aantasting van planten door hyfen, b.v. van besmette grond uit, kan zonder verwonding plaatsvinden. Wel ontstaat na verwonding sneller een lesie. Dit komt overeen met de waarnemingen van SHEARD (1943).

Alle weefsels kunnen worden aangetast, maar naarmate de celwanden in een weefsel dikker zijn, wordt het des te moeilijker doorgroeid. Bij jongere planten

Percentage stengelstukjes, waaruit
D. lycopersici herisoleerd kon worden
Percentage of stempieces from which
D. lycopersici could be reisolated

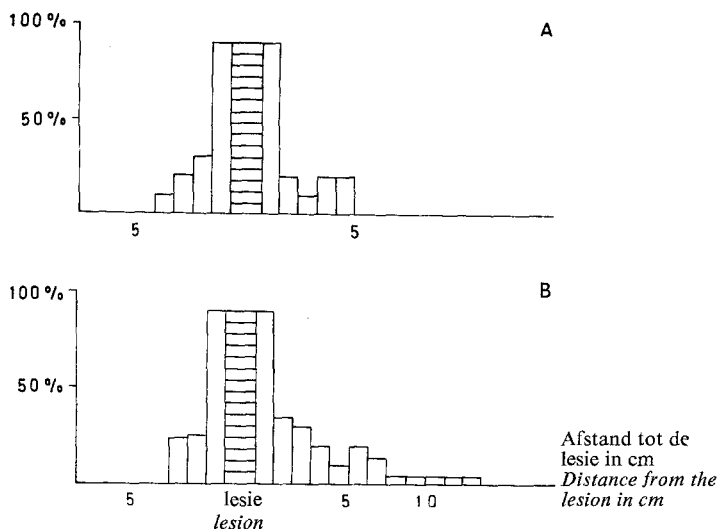


FIG. 1. Uitgroei van hyfen van *Didymella lycopersici* in de stengel boven en onder een lesie. De planten hadden 16 cm lange stengels ten tijde van de inoculatie. Per serie zijn 20 planten gebruikt.

Growth of hyphae of Didymella lycopersici in the stem, above and beneath a lesion. At the inoculation the plants had 16 cm long stems. For every series 20 plants have been used.

- A. Herisolatie 8 dagen na de inoculatie, stengellengte ca. 20 cm.
Reisolation 8 days after the inoculation, length of the stems about 20 cm.
- B. Idem na 28 dagen, stengellengte ca. 34 cm.
Idem after 28 days, length of the stems about 34 cm.

zijn schors- en mergparenchym al geheel doorwoekerd als het xyleem-gedeelte nog vrij gaaf is. Bij oudere planten zijn in het aangetaste schorsparenchym al vele pycniden ontwikkeld als het xyleem nog grotendeels vrij is van hyfen.

Het mycelium breidt zich in transversale, maar vooral in longitudinale richting uit, waarbij de hyfen door het schorsparenchym langs de centrale cilinder groeien. De afstand waarover de schimmel zich kan uitbreiden is afhankelijk van de tijd die verloopt tussen het begin van de aantasting en het afsterven van de plant en ook van de grootte van de plant. Zoals in de figuren 1 en 2 is weergegeven, kan de schimmel zich over grote afstanden uitbreiden.

Bij een infectie van vruchten kunnen de hyfen via het vruchtvlees de zaden aantasten. Deze aantasting blijft beperkt tot de zaadhuid.

Dat het mycelium zich over enige afstand boven en onder een lesie in de stengel kan uitbreiden, was reeds vastgesteld (BROOKS & PRICE, 1913; WILLIAMS & HACK, 1957). Volgens WILLIAMS & HACK (1957) bevindt de schimmel zich 10 tot 18 cm boven en onder een lesie in de stengel. Het blijkt echter, dat de afstand waarover de schimmel zich kan uitbreiden afhankelijk is van de grootte van de

Percentage stengelstukjes, waaruit
D. lycopersici kon worden herisoleerd
 Percentage of stempieces, from which
D. lycopersici could be reisolated

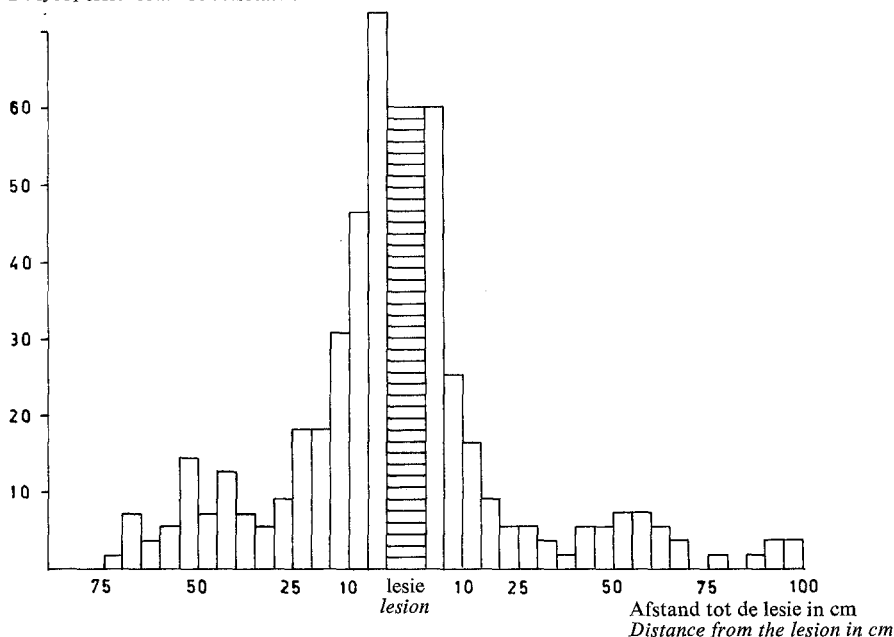


FIG. 2. Uitgroei van hyfen van *Didymella lycopersici* in de stengel boven en onder de lesie. Plantlengte gemiddeld 220 cm. Herisolaties van 55 planten, 8 weken na de inoculatie. Growth of hyphae of *Didymella lycopersici* in the stem above and beneath a lesion. Length of the stems about 220 cm. Reisolutions have been made from 55 plants, 8 weeks after the inoculation.

plant en de tijd die verloopt tussen het begin van de aantasting en het afsterven van de plant als gevolg van die aantasting.

Besmetting van zaad is door verschillende onderzoekers vastgesteld, o.a. door SCHOEVERS (1929), FISHER (1954) en MAUDE (1962).

INVLOED VAN DE TEMPERATUUR

a. Invloed van de temperatuur op de groei van de hyfen op agar

De ontwikkeling van het mycelium op Conns agar (samenstelling zoals deze opgegeven wordt door PHILLIPS (1956b) per 1000 cc water: 7,0 g maltose, 2,0 g KNO_3 , 1,2 g MgSO_4 , 2,7 g KH_2PO_4 , 15,0 g agar) is bij verschillende temperaturen nagegaan. De diameters van de kolonies na zeven dagen groei op dit medium zijn in fig. 3 weergegeven. Het blijkt, dat de minimum-, optimum- en maximumtemperatuur van de in deze proeven gebruikte isolatie respectievelijk bij ca. 4°, 21° en 32°C liggen. Deze waarden komen ongeveer overeen met die, welke gevonden zijn door SHEARD (1944) en WILLIAMS, SHEARD & READ (1953). ORTH (1939) noemt 17° tot 19°C als het temperatuur-optimum voor de groei in vitro.

Diameter der kolonies in mm,
na 7 dagen groei
*Colony diameter in mm, after
7 days of growth*

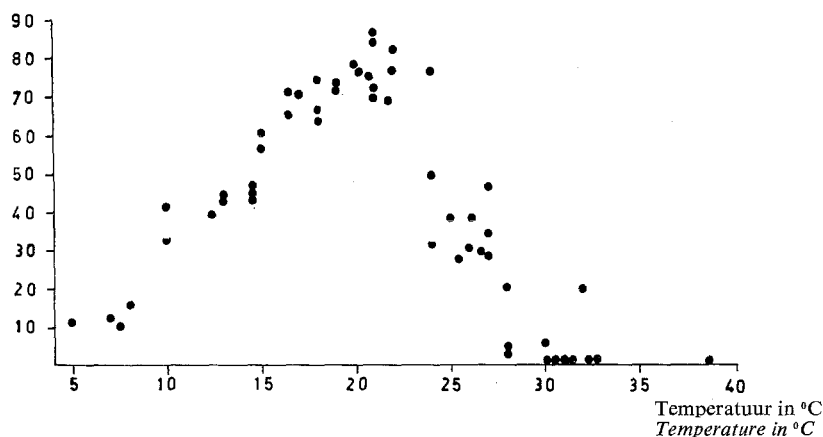


FIG. 3. Ontwikkeling van het mycelium van *Didymella lycopersici* op Conns agar bij verschillende temperaturen.

Hyphal development of Didymella lycopersici on Conn's agar at different temperatures.

b. Invloed van de temperatuur op het ontkiemen der sporen

Het ontkiemen der sporen bij verschillende temperaturen is nagegaan in hangende druppels. De sporensuspensie werd verkregen door twee 14 dagen oude cultures van de schimmel, groeiend in buizen op Conns agar bij 21 °C, met 10 ml gedistilleerd water te schudden. De resultaten zijn in fig. 4 weergegeven. Hoewel de kiemingspercentages bij de diverse temperaturen onderling soms sterk uiteenlopen, blijkt toch wel dat de minimum-, optimum- en maximumtemperatuur voor dit proces respectievelijk bij ca. 4°, 20° en 31 °C liggen. Dit komt overeen met de resultaten van LIESAU (1933).

c. Invloed van de temperatuur op de groei van de hyfen in steriele grond

Hiervoor zijn groeibuizen gebruikt, zoals die door EVANS (1954) zijn beschreven. Deze buizen werden met gezeefde potgrond gevuld. Na het steriliseren werd het gewicht van de buis bepaald om het gewichtsverlies ten gevolge van uitdrogen vast te stellen. Door toevoeging van steriel water kon het vochtgehalte tijdens de proef op peil worden gehouden. Aan één zijde werd de buis dan geënt meteen ponsstukje van een op Conns agar groeiende cultuur. Op verschillende tijdstippen na het enten werd wat grond via de zijbuisjes op Conns agar uitgelegd om na te gaan hoever de groei van de hyfen in de grond was gevorderd. Bij 20 °C blijkt de groei van de hyfen ca. 2 mm per etmaal te zijn (fig. 5). Dit komt ongeveer overeen met de door SHEARD (1947) vastgestelde groeisnelheid in gestoomde grond.

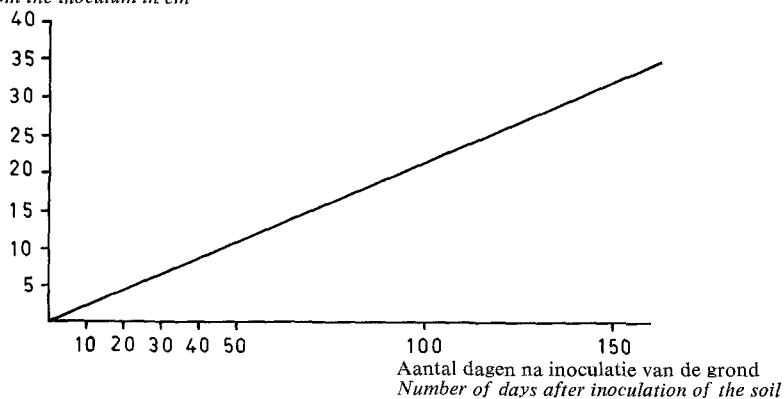
d. Invloed van de temperatuur op het ontstaan van stengellesies ter hoogte van het grondoppervlak

De proeven werden uitgevoerd in Wisconsin-tanks. De planten hadden bij de inoculatie ongeveer 15 cm lange stengels. De inoculatie geschiedde door een vier

Temperature in °C
Temperature in °C

tot zes weken oude cultuur van de schimmel, groeiend op grond waaraan wat havermoutextract was toegevoegd, tegen de stengelvoet aan te brengen. Vijf en twintig dagen na de inoculatie werd het aantal planten met geheel doorwoekerde stengelbasis geteld. De uitkomsten van deze proeven zijn in fig. 6 weergegeven. Het blijkt, dat van ca. 12°C tot ongeveer 17°C alle planten na 25 dagen een geheel doorgroeide stengelbasis hebben. Bij hogere grondtemperaturen neemt dit aantal snel af. Ook langere tijd na de inoculatie blijkt dat bij grondtemperaturen van 19°C en hoger een betrekkelijk klein aantal planten wordt aangetast.

Afstand tot het inoculum in cm
Distance from the inoculum in cm



304

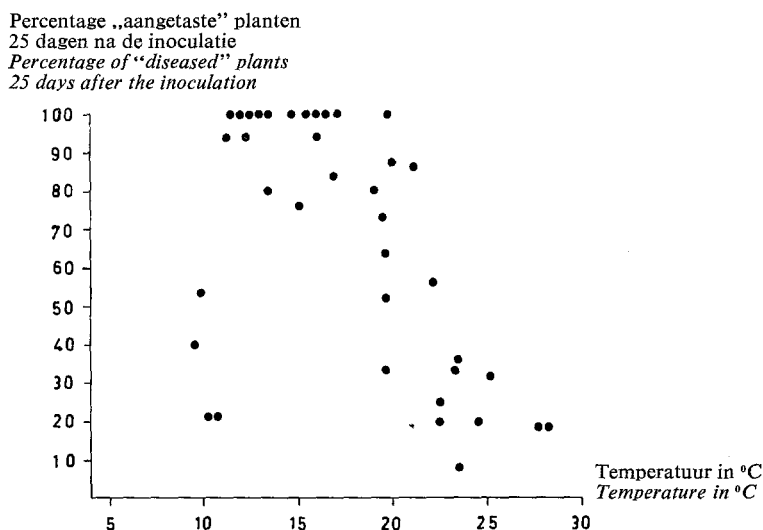


FIG. 6. Invloed van de grondtemperatuur op het ontstaan van geheel doorwoekerde stengelbases, 25 dagen na inoculatie met *Didymella lycopersici*. Elk punt geeft een proef met 15 planten weer.

Influence of the soil temperature on the girdling of the stembases 25 days after inoculation with Didymella lycopersici. Each point is an experimental result with 15 plants.

e. *Invloed van de temperatuur op het ontstaan van aantastingen via het wortelstelsel*

De proeven zijn eveneens in Wisconsin-tanks uitgevoerd. De inoculatie geschiedde door cultures van de schimmel, groeiend op grond waaraan haver-moutextract was toegevoegd, in steriele grond te brengen. Hierin werd een tomataplant gezet, waarbij er naar gestreefd werd zo min mogelijk wortels te beschadigen.

Een aantasting kon worden waargenomen als de schimmel de stengelbasis van een plant had bereikt. De uitkomsten van deze proeven wijzen in eenzelfde richting als die welke in de vorige paragraaf werden beschreven: een lage grondtemperatuur bevordert de aantasting. Veertig dagen na de inoculatie is bij grondtemperaturen tussen 10° en 15°C ongeveer 30% van de planten aangetast; na 90 dagen 100%. Bij grondtemperaturen tussen 20° en 25°C was na 40 dagen slechts een enkele plant zichtbaar aangetast en na 90 dagen nog slechts 15%.

f. *Invloed van de temperatuur op het ontstaan van bovengrondse stengellesies en op de aard van de symptomen*

De proeven werden uitgevoerd in kasruimten met verschillende temperaturen. Inoculatie van de planten, die op dat moment ongeveer 20 cm lange stengels hadden, geschiedde met behulp van ponsstukjes van een cultuur van de schimmel op agar, die met cellotape op een beschadiging van de epidermis werden gedrukt. Ook kan gebruik worden gemaakt van een sporensuspensie die op een stengelwond wordt gebracht. Deze laatste methode is echter minder bedrijfszeker.

Een invloed van de temperatuur op het ontstaan en de uitbreiding van de lesies is duidelijk waarneembaar. Bij temperaturen tussen 10° en 15°C ontstaan 10 dagen na de inoculatie 2 tot 3 cm lange lesies. Deze zijn donkerbruin van kleur en iets in het stengelweefsel ingezonken; in het aangetaste weefsel worden pycniden gevormd. Vijftien dagen na de inoculatie hebben de lesies zich tot 5 cm uitgebreid en zijn tot op de helft van het stengelweefsel ingezonken. Twintig dagen na de inoculatie zijn de lesies ca. 7 cm lang en tot over de helft van de stengel in het weefsel gezonken. De plant reageert met het vormen van enkele adventieve wortels boven en onder de stengellesie. Sommige planten verwelken boven de lesie. Vijf en twintig dagen na de inoculatie sterven de planten boven de lesie af.

Bij hogere temperaturen verlopen deze processen langzamer, terwijl de plant sneller met het vormen van adventieve wortels reageert. Bij temperaturen tussen 24° en 28°C bijvoorbeeld worden 25 dagen na de inoculatie 3 tot 4 cm lange lesies gevormd, die soms tot het midden van de stengel zijn ingezonken. De lesie is lichter van kleur dan bij lagere temperaturen, terwijl de plant veel adventieve wortels tracht te ontwikkelen. Bij temperaturen boven ca. 30°C treden geen aantastingen op.

De beschreven symptomen treden op bij planten, die bij veel licht opgroeien. Planten die bij kortere dag en bij lagere lichtintensiteit worden opgekweekt, reageren minder sterk met de vorming van adventieve wortels, terwijl de schimmel sneller de gehele stengel kan doorwoekeren, waardoor de planten afsterven. Bij temperaturen van 24° tot 28°C zijn de planten 30 dagen na de inoculatie verwelkt.

INVLOED VAN HET INOCULUM EN VAN WORTELBSCHADIGINGEN OP HET ONTSTAAN VAN „VOETROT VIA HET WORTELSTELSEL”

Om experimenteel voetrot te verkrijgen via een aantasting van het wortelstelsel zijn twee mogelijkheden aanwezig. De ene is die waarbij aangetaste stengelstukken in de grond worden gebracht, terwijl bij de andere een cultuur van de schimmel, groeiend op grond waaraan havermoutextract is toegevoegd, als inoculum wordt gebruikt. Deze laatste methode leidt sneller tot het afsterven

TABEL 1. Invloed van het inoculum en van wortelbeschadigingen op het ontstaan van voetrot, veroorzaakt door *Didymella lycopersici*, bij grondtemperaturen tussen 15° en 17°C. *Influence of the inoculum and of root damage upon footrot development, caused by Didymella lycopersici, at soil temperatures between 15° and 17°C.*

Inoculum	Beschadigingen aan het wortelstelsel Root damage	Percentage planten met voetrot op verschillende tijdstippen na de inoculatie Percentages of plants with footrot at different times after the inoculation Tijd in dagen/Time in days			
		18	21	38	63
Cultuur op grond met havermout-extract <i>Sand-oatmeal culture</i>	—	0%	0%	5%	35%
	+	70%	80%	100%	—
Aangetaste stengelstukjes <i>Diseased stem pieces</i>	—	5%	—	—	20%
	+	40%	—	80%	90%

van de planten dan de eerstgenoemde. In beide gevallen kan wegval echter bespoedigd worden door het wortelstelsel van de plant bij de inoculatie te beschadigen. De resultaten van enkele proefseries zijn in tabel 1 weergegeven.

INVLOED VAN HET ONTWIKKELINGSSTADIUM WAARIN DE PLANTEN OP HET TIJDSTIP VAN INOCULATIE VERKEREN

Bij inoculatie van planten, waarbij de schimmel via de wortels naar de stengelbasis toe moet groeien, is er een duidelijke correlatie tussen de grootte van de planten ten tijde van het inoculeren en het optreden van de eerste symptomen. Naarmate de planten op dat moment groter zijn is deze periode langer.

Worden kiemplanten (met cotylen en het eerste blad in ontwikkeling) in grond geplant waarbij in het plantgat besmette grond is gebracht, dan treden bij grondtemperaturen tussen 18° en 20°C de eerste symptomen gewoonlijk 14 dagen na de inoculatie op. De cotylen kleuren geel en de planten verwelken. Worden iets oudere planten (met het begin van de ontwikkeling van het derde blad) onder gelijke omstandigheden en op dezelfde manier geïnoculeerd, dan duurt de incubatieperiode 18 dagen. Behalve het geelkleuren van de cotylen en van de oudste bladeren treedt de vorming van adventieve wortels op, zij het in geringe mate. Daarna verwelken de planten. Worden oudere planten (met het begin van de ontwikkeling van de eerste tros, stengellengte ca. 22 cm) op dezelfde wijze behandeld, dan kunnen de eerste symptomen 40 tot 50 dagen na de inoculatie optreden, soms echter pas na drie of vier maanden. Naast de vorming van adventieve wortels, het geelkleuren van de oudste bladeren en het in ontwikkeling achterblijven van de planten, treedt soms sterke epinastie op van de onderste bladeren, voordat deze geel kleuren en afsterven.

Bij aantastingen ter hoogte van het grondoppervlak (na inoculatie met een cultuur van de schimmel op grond met havermout-extract) en bij aantastingen op bovengrondse stengeldelen (inoculatie met een sporensuspensie op een wond) kon geen duidelijk verschil in vatbaarheid worden vastgesteld tussen oudere en jongere planten. LIESAU (1933), SHEARD (1944) en WILLIAMS, SHEARD & READ (1953) menen daarentegen dat oudere planten vatbaarder zijn dan jongere.

EPIDEMIOLOGIE

Natuurlijke besmetting kan op verschillende manieren plaatsvinden, nl. via geïnfecteerd zaad en via planteresten in de grond.

Worden rijpe vruchten na verwonding van de vruchtwand met een ponsstukje van een op agar groeiende cultuur van *D. lycopersici* geïnoculeerd, dan kunnen na ongeveer vier weken een aantal besmette zaden uit deze vruchten worden verkregen. Deze zaden zijn geheel of gedeeltelijk zwart van kleur. Op en in de zaadhuid is mycelium en zijn pycniden aanwezig. Het embryo is echter niet aangetast. Deze waarnemingen komen overeen met die van SCHOEVERS (1929), ORTH (1939), FISHER (1954), PHILLIPS (1956b), KNIGHT & KEYWORTH (1960) en MAUDE (1962).

Na het uitzaaën van besmette zaden ontstonden bij een klein aantal planten (ca. 5%) lesies op het hypocotyle stengeldeel, waardoor de kiemplanten drie weken na het zaaën begonnen weg te vallen. Ook DERBYSHIRE (1960) nam waar,

dat kiemplanten wegvielen na het uitzaaien van besmette zaden, echter in grotere hoeveelheden, nl. 38 % en 23 %. MAUDE (1962) verkreeg niet alleen wegvallen van kiemplanten, maar ook van oudere planten die waren opgekweekt uit besmette zaden. Van 14 dagen na het zaaien tot ongeveer 20 weken daarna ontstonden op het hypocotyle stengeldeel aantastingen, die in de meeste gevallen het gevolg waren van uitgroeien van hyfen van de besmette zaadhuid uit. Vooral bij hoge luchtvochtigheid kon deze ontwikkeling van het pathogeen uit op de resten van de zaadhuid, die op de zaadlobben aanwezig waren, via de cotylen duidelijk worden gevolgd.

Uit het feit dat bij de teelt van tomaten onder glas de eerste zieke planten pas drie tot vier weken na het uitplanten, d.w.z. 11 tot 15 weken na het zaaien, worden waargenomen, blijkt echter dat in de praktijk besmetting via geïnfecteerd zaad hoogstens een ondergeschikte rol kan spelen. Bovendien is de kans op besmetting van tomatenzaad de laatste jaren zeer gering. Verreweg het meeste zaad wordt gewonnen uit vruchten die in kassen of in warmere streken (Israel), gekweekt zijn, waar de kans op ontwikkeling van *D. lycopersici* zeer gering is.

Het is dan ook zeer waarschijnlijk, dat een eerste aantasting verkregen wordt via besmette planteresten in de kasgrond. Als door *D. lycopersici* geïnfecteerde stengelstukken en worteldelen worden vermengd met gestoomde grond, blijkt deze grond na anderhalf jaar in een bak buiten bewaard te zijn geweest nog infectieus te zijn. Weliswaar is het aantal planten dat binnen vier maanden na het uitplanten in deze grond wordt aangetast niet groot (5 tot 10 %), maar het is voldoende om verdere uitbreiding van de ziekte te verkrijgen. Bovendien ligt tussen twee tomateteelten meestal geen langere tijd dan zes maanden. Bij uitplanten van tomatplanten in besmette grond binnen zes maanden na een vorige teelt wordt nog 35 % van de planten aangetast. Overblijven van de schimmel in geïnfecteerde planteresten in de grond verklaart niet alleen dat de eerste aantastingen reeds drie tot vier weken na het uitplanten optreden, maar ook de grote invloed van wortelbeschadigingen op het uitbreken van de ziekte. Ook volgens andere onderzoekers is deze wijze van overblijven het belangrijkste (ORTH, 1939; SMALL, 1939; WILLIAMS & HACK, 1957; PHILLIPS, 1956a, 1956c; MAUDE, 1959).

Daar bij de teelt van tomaten in kassen geen gebruik wordt gemaakt van stokken of van reeds in een tomategewas gebruikt touw waarin zich aangetaste planteresten kunnen bevinden, speelt deze wijze van besmetting geen rol. Bij de teelt van buitentomaten is dit daarentegen wel het geval (o.a. KNIGHT & KEYWORTH, 1960). Ook het overblijven door middel van conidiën zal van geen belang zijn, omdat deze een betrekkelijk korte levensduur hebben (SHEARD, 1945, 1946; WILLIAMS, SHEARD & READ, 1953). Peritheciën werden niet gevonden.

Zoals uit het voorgaande blijkt, zal de verspreiding van de schimmel plaatsvinden via besmette grond of, als er reeds tomatplanten in deze grond zijn gepoot, via op deze planten gevormde conidiën. Is de verspreiding via besmette grond in de praktijk niet gemakkelijk na te gaan, met het begin van de verspreiding via conidiën is dit wel het geval. In de eerste plaats kan bij het optreden van stengelaantastingen op een bepaalde plaats in een kas vrijwel altijd worden vastgesteld, dat in de nabijheid een plant met voetrot staat of heeft gestaan. In de tweede plaats is één van de typische kenmerken van een „kanker”-aantasting voor de kwekers, dat de eerste aantastingen worden waargenomen bij planten, die in één rij staan. Het blijkt dan, dat de ziekte zich van een plant met voetrot

in de werkrichting van de kweker in het gewas verspreidt. Door het wegnemen van zijscheuten („dieven”) en van oude bladeren ontstaan wonden, waardoor de aan de handen en kleren meegenomen sporen gemakkelijk een aantasting kunnen veroorzaken.

BESPREKING VAN DE RESULTATEN

Bij het overzien van de diverse gegevens blijkt dat het probleem van de zogenoemde „kanker” grotendeels kan worden teruggebracht tot het besmet zijn van de kasgrond en tot een te lage temperatuur. Ook als de grond, waarin tomatenplanten worden uitgepoot, zeer licht besmet is, waardoor slechts een enkele stengelvoet via de wortels wordt aangetast, blijkt dit voldoende te zijn om vele andere stengelaantastingen te doen optreden.

Bij de bestrijding van deze ziekte moet er dan ook van worden uitgegaan, dat door het voorkomen en tegengaan van voetrot de bron voor alle verdere aantastingen wordt weggenomen. Dat dit bij lagere temperaturen moeilijker zal gaan dan bij hogere is ook duidelijk geworden. Grondtemperaturen beneden ongeveer 18°C en luchttemperaturen beneden ongeveer 22°C zijn gunstig voor de ontwikkeling van de schimmel in de planten. Bij aantastingen van de stengelvoet via het wortelstelsel heeft de temperatuur van de grond ook een indirecte invloed op de snelheid waarmee de planten na uitpoten in besmette grond wegvallen. Bij een grondtemperatuur beneden 14°C vormt de plant veel minder wortels en is het wortelstelsel minder vertakt dan bij hogere temperaturen. Worden van een matig of slecht ontwikkeld wortelstelsel nog een aantal wortels aangetast, dan zal dit van grotere invloed zijn voor de groei van de plant dan wanneer het een goed ontwikkeld wortelstelsel betreft. Als dan de grondtemperatuur zo laag blijft dat er weinig nieuwe wortels worden gevormd en de ontwikkeling van de schimmel nog vrij goed is, zal een dergelijke plant snel afsterven. Bij grondtemperaturen boven 14°C wordt een veel gunstiger wortelontwikkeling verkregen. In de praktijk is dan ook gebleken, dat bij een dergelijke grondtemperatuur in het vroege voorjaar voetrot niet alleen in een later stadium van ontwikkeling van de planten, maar ook in mindere mate optreedt dan op plaatsen met lagere grondtemperaturen.

De temperatuur is ook van invloed op het gehele ziektebeeld. Hierbij is het van belang hoe snel de schimmel de plant doorwoekert. Bij lagere temperaturen gaat dit zo snel, dat andere reacties van de plant dan geelkleuren en afsterven van de oudste bladeren of van de nabij de stengellesie zittende bladeren, gevolgd door afsterven van de plant, niet mogelijk lijken. Bij hogere temperaturen verloopt het doorgroeien van de stengel langzamer; naast geelkleuren van bladeren treedt nu ook de vorming van adventieve wortels en soms epinastie van enkele bladeren op.

De grote invloed van de temperatuur moet een belangrijke rol hebben gespeeld bij het veelvuldig optreden van aantastingen door *D. lycopersici* in het teeltseizoen 1962. Mogelijk is dit ook het geval in de proefuitkomsten over de overgang van de schimmel met zaad bij MAUDE (1962), die bij het uitzaaien van besmet zaad in januari een veel hoger percentage zieke planten verkreeg dan bij uitzaaien in maart of april (toen de temperaturen hoger waren dan in januari). Hierbij was het niet waarschijnlijk dat de schimmel aan virulentie had ingeboet,

omdat deze op besmet zaad vier jaren kan blijven leven (KNIGHT & KEYWORTH, 1960).

SAMENVATTING

Naast *Botrytis cinerea* Pers. ex Fr. en *Rhizoctonia solani* Kühn is *Ascochyta hortorum* (Speg.) Sm. emend. Vogl., de imperfecte vorm van de schimmel *Didymella lycopersici* Kleb., een belangrijke veroorzaker van voetrot bij tomaten. Bovendien worden, behalve stengelbases, ook andere delen van de plant aangetast, waardoor grote schade wordt aangericht.

De optredende symptomen zijn afhankelijk van de wijze waarop de schimmel de plant aantast: van de grond uit via de wortels naar de stengelbasis, van de grond uit direct naar de stengel ter hoogte van het grondoppervlak of op bovengrondse delen van de plant. De optredende symptomen zijn ook afhankelijk van de temperatuur en van het ontwikkelingsstadium waarin de planten verkeren als zij worden aangetast.

Van de grond uit kunnen de hyfen de plant binnendringen zonder dat deze verwond hoeft te zijn. Via enkele door de schimmel beschadigde epidermiscellen groeien de hyfen intracellulair door vrijwel alle weefsels van de plant. Bovengrondse aantastingen, die via conidiën tot stand komen, kunnen alleen na verwonding van de epidermis ontstaan. Van de plaats van binnendringen af kunnen de hyfen over betrekkelijk grote afstanden in de stengel uitgroeien.

De minimum-, optimum- en maximum-temperatuur voor de groei van de hyfen in vitro liggen bij respectievelijk 4°, 21° en 32°C. Voor het ontkiemen der conidiën gelden ongeveer dezelfde waarden. In steriele grond kunnen de hyfen nabij het temperatuur-optimum ongeveer 2 mm per etmaal groeien.

Temperaturen beneden 19°C zijn gunstig om snelle doorwoekering van de stengelvoet te verkrijgen. Voor het ontstaan van aantastingen van de stengelvoet via het wortelstelsel zijn temperaturen beneden 15°C gunstig. Bovengrondse aantastingen kunnen zich tot 28°C ontwikkelen, maar verlopen bij temperaturen beneden 15°C het snelste.

Besmetting van het gewas vindt plaats via geïnfecteerde planteresten in de grond. Na aantasting van een tomatenplant, die meestal via de wortels geschiedt, worden op de stengelbasis pycniden gevormd. Van hieruit vindt de verspreiding door middel van conidiën plaats.

Een effectieve bestrijding moet gericht zijn op het voorkomen en tegengaan van het door deze schimmel veroorzaakte voetrot.

SUMMARY

Footrot of tomatoes may occur after an attack by *Botrytis cinerea* Pers. ex Fr., *Ascochyta hortorum* (Speg.) Sm. emend. Vogl., *Rhizoctonia solani* Kühn and occasionally by *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary. Besides footrot, *Ascochyta hortorum*, the imperfect stage of the fungus *Didymella lycopersici* Kleb., causes stem-rot, the latter being most harmful to the growers.

The symptoms of the disease on tomatoes grown under glass, can be divided into three groups, depending upon the site of infection, viz. infection of the roots and via these of the stembase, infection of the stembase at soil level directly from the soil, and infection of aerial parts of the plant. With seedlings, the first two modes of infection result in the same symptoms. The young roots

and the basal part of the stem become brown and somewhat shrivelled and pycnidia are present in the diseased stem tissue.

With infection of the roots of older plants, the infected plants remain smaller than healthy ones. At first the younger leaves and then the older ones become dark green. A few weeks later, the plants wilt and the main root and some smaller roots are brown and somewhat shrivelled. Plants with a well developed rootsystem can withstand the fungus invasion for a longer time than plants with a badly developed one. By making a longitudinal section through the foot of the plant, it can be seen that the infected tissues are almost completely rotted, especially the cortex- and pith-parenchyma and the xylem elements have become brown. The discolouration is visible inside the stem above the lesion.

After infection of the stembase at soil level, directly from the soil, young plants show epinasty of the older leaves. Infected plants remain somewhat smaller than healthy ones: the leaves become dark green and small white spots appear on the stem: these are root initials.

Subsequently the older leaves become yellow and wilt and then the whole plant dies. By this time a brown, sunken lesion bearing many pycnidia has developed on the stem at soil level. The lesions on the stem may be small or large, depending upon the length of the period between the beginning of the infection and the wilting of the plant. In older plants, the symptoms occurring after infection of the stem at soil level are nearly the same as in young plants, except that there is no epinasty of the older leaves.

Infection of aerial parts occurs mostly on leaf scars or on wounds caused by pinching out shoots but occasionally on other parts. Brown, somewhat sunken lesions appear, with black pycnidia, in the diseased tissue. Fruits are rarely infected on tomatoes grown under glass.

It was found that the mycelium of the fungus could attack healthy stem tissue without wounding of the epidermis, but germ tubes of conidia attacked the plant only through fresh wounds.

A few days after the fungus had been applied to the stem, small black spots appeared, which consisted of dead epidermal cells. From these cells hyphae grew into the cortex parenchyma. With soil temperatures between 8° and 23 °C, the first macroscopically visible black spots appeared about six days after the inoculation.

In attacking the plants via wounds, the mycelium developed immediately intracellularly. After passing through parenchymal cells, these cells died and shrivelled. The weaker a tissue was (e.g. cortex parenchyma in young plants) the more sunken became a lesion. All the stem tissue could be infected, but the thicker the cell walls of a tissue the slower was the development of the fungus in it. In older plants for example, many pycnidia developed in the cortex parenchyma, whereas there were no hyphae in the xylem elements.

The mycelium developed longitudinally through the cortex parenchyma for a considerable distance, depending on the time between infection and the death of the plant (figs. 1 and 2).

After infection of fruits, the fungus grew into the seeds. In the seeds the fungus developed in the seedcoat only.

Mycelial development took place from 4° to 32°C, with an optimum at 21 °C (fig. 3). The minimum, optimum, and maximum temperatures for the germination of the pycnospores were 4°, 20° and 31°C respectively (fig. 4). The fungus

grew relatively slowly in steam sterilized soil and at 20°C the mycelium extended about 2 mm in 24 hours (fig. 5). The development of stem lesions at soil level was greatly influenced by the soil temperature. Up to 17°C nearly all the inoculated plants died off within 25 days after the inoculation. With higher soil temperatures, the number of wilted plants decreased rapidly (fig. 6). The same held true for the infection from the root system into the stem base.

The development of stem lesions was quicker at lower than at higher temperatures, but the plants produced more adventitious roots at the higher temperatures. For example, 20 days after inoculation via small wounds, at 10° to 15°C lesions were up to 7 cm long and constricted over the middle of the stem; pycnidia were developed and the plants formed some adventitious roots. After the same period at 24° to 28°C stem lesions were up to 3 cm long and somewhat sunken; pycnidia were formed and there was much adventitious root formation. At temperatures of 30°C and more, lesion development did not take place. Lesion development was more rapid in plants grown at low light intensities and with short days.

Plants which had been planted out with damaged roots died off sooner in infected soil than plants without damaged roots (table 1). The older the plants were the more time occurred between inoculation and the appearance of the first symptoms. For example, at soil temperatures of 18° to 20°C, the first symptoms appeared in seedlings about 14 days after the planting out in infected soil. With plants with a stemlength of about 22 cm, this took a minimum of 40 to 50 days.

Sowing of infected seeds, in this case in the month of February, can result in diseased seedlings. The first ones appeared at about 3 weeks after sowing. Infected hypocotyls occurred on about 5% to 10% of the seedlings. As in growing tomatoes under glass, the first plants attacked by *D. lycopersici* appear 3 to 4 weeks after planting out or later, i.e. 11 to 15 weeks after sowing or later, infection via infected seeds plays an unimportant role. Infected plant-debris in the soil is the main source of infection. Steam sterilized soil, mixed with infected stem parts, remained infective for at least 18 months.

The first spreading of the disease takes place with pycnosporos, which are formed in pycnidia on stembases of infected plants. These plants become infected by mycelium of the fungus growing on plant-debris in the soil. The conidia give rise to all infections of aerial parts. In controlling *D. lycopersici*, the most important thing is controlling footrot caused by this fungus.

ACKNOWLEDGEMENTS

De auteur betuigt zijn dank aan Ir. J. H. VAN EMDEN (I.P.O., Wageningen) voor welwillende kritiek. The authof is indebted to Dr. W. G. KEYWORTH (N.V.R.S., Wellesbourne) for correcting the English text.

LITERATUUR

- BROOKS, F. T. & S. R. PRICE, – 1913. A disease of tomatoes. *New Phytol.* 12: 13–21.
- DERBYSHIRE, D. M., – 1960. Seed transmission of *Didymella lycopersici*. *Plant Path.* 9: 152.
- EVANS, E., – 1954. Soil recolonization tube for studying recolonization of sterilized soil by micro-organisms. *Nature, Lond.* 173: 1196.
- FISHER, D. E., – 1954. Internal infection of tomato seed by *Didymella lycopersici* Kleb. *Nature, Lond.* 174: 656–657.
- KLEBAHN, H., – 1921. Der Pilz der Tomatenstengelkrankheit und seine Schlauchfruchtform. *Z. PflKrankh.* 31: 1–16.
- KNIGHT, D. E. & W. G. KEYWORTH, – 1960. *Didymella* stem-rot of outdoor tomatoes 1. Studies on sources of infection and their elimination. *Ann. appl. Biol.* 48: 245–258.
- LIESAU, O. F., – 1933. Zur Biologie von *Didymella lycopersici*, dem Erreger der Tomatenkrebskrankheit. *Phytopath. Z.* 5: 1–40.
- LÜSTNER, G., – 1927. Der Tomatenkrebs. *Obst- u. Gemüseb.* 11: 166–177.
- MAUDE, R. B., – 1959. *Didymella* stem and fruit rot of outdoor tomatoes. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 42: 298.
- MAUDE, R. B., – 1962. Seed transmission of *Didymella* stem-rot of tomatoes. *Ann. appl. Biol.* 50: 105–111.
- ORTH, H., – 1939. Untersuchungen über die Biologie und Bekämpfung des Erregers der Stengelfäule der Tomate (*Didymella lycopersici* Kleb.). *Zbl. Parasitenk.* II, 100: 211–244.
- OYLEK, E. & W. H. READ, – 1942. A stem-rot of tomatoes caused by *Didymella lycopersici*. *Gdnrs' Chron.* 112: 120.
- PHILLIPS, D. H., – 1956a. A study of the stem-rot of tomatoes caused by *Didymella lycopersici* Kleb., with particular reference to sources of infection. Thesis, Univ. London.
- PHILLIPS, D. H., – 1956b. Tomato seed transmission of *Didymella lycopersici* Kleb. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 39: 319–329.
- PHILLIPS, D. H., – 1956c. Soil-borne infection of tomatoes by *Didymella lycopersici* Kleb. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 39: 330–340.
- SCHOEVEERS, T. A. C., – 1929. De overgang van den tomatenkanker met het zaad. *Versl. Pl-Ziekt. Dienst Wageningen* 56: 12–15.
- SHEARD, E., – 1943. A stem-rot of tomato, caused by *Didymella lycopersici*. *Rep. exp. Res. Sta. Cheshunt* 1942: 30–32.
- SHEARD, E., – 1944. A stem-rot of tomato, caused by *Didymella lycopersici*. *Rep. exp. Res. Sta. Cheshunt* 1943: 33–37.
- SHEARD, E., – 1945. *Didymella* stem-rot of tomato. *Rep. exp. Res. Sta. Cheshunt* 1944: 24–25.
- SHEARD, E., – 1946. Stem-rot of tomato, caused by *Didymella lycopersici*. *Rep. exp. Res. Sta. Cheshunt* 1945: 31–42.
- SHEARD, E., – 1947. Stem-rot of tomato, caused by *Didymella lycopersici*. *Rep. exp. Res. Sta. Cheshunt* 1946: 24–29.
- SMALL, T., – 1939. Tomato stem-rot or canker (*Didymella lycopersici* Kleb.). *Rapp. États Jersey*: 22–32.
- VERHOEFF, K., – 1963. Voetrot bij tomaat, veroorzaakt door *Rhizoctonia solani*. *Neth. J. Plant Path.* 69: 265–278.
- WILLIAMS, P. H. & J. HACK, – 1957. The effect of certain soil treatments on *Didymella* stem-rot of tomatoes 1. Glasshouse experiments. *Ann. appl. Biol.* 45: 304–311.
- WILLIAMS, P. H., E. SHEARD & W. H. READ, – 1953. *Didymella* stem-rot of the tomato. *J. hort. Sci.* 28: 278–294.