

OVER DE Z.G. „VERWELKINGSZIEKTEN”, IN HET
BIJZONDER DIE, WELKE DOOR VERTICILLIUM
ALBOATRUM VEROORZAAKT WORDEN.

(Vervolg van jaargang XXIV, bl. 219).

II. De Ziekteverschijnselen.

Wij willen nu in de eerste plaats een korte karakteristiek van de ziekte geven. Wij hebben reeds herhaaldelijk 't woord „verwelkingsziekte” gebezigd. Dit is inderdaad de benaming waarmede men deze en verwante ziekten pleegt aan te duiden (Eng. „wilt-diseases”, Duitsch „Welkekrankheiten”). Men zou hieruit licht kunnen afleiden, dat verwelking een van de meest typische en geregeld optredende verschijnselen is. Wat moeten we echter verstaan onder verwelking?

Het is een ieder bekend, dat de hogere planten voortdurend waterdamp afstaan aan de omgeving (transpiratie) en wel hoofdzakelijk door middel van de bladeren. Dit waterverlies moeten zij natuurlijk aanvullen en zij doen dit door middel van de wortels, die het bodemwater opnemen. Men noemt deze voortdurende stroming van water, dat door de wortels wordt opgenomen, door de stengels omhoog gevoerd en door de bladeren weer wordt afgestaan aan de omgeving wel den transpiratiestroom. Doordat dit water verschillende stoffen, in opgelosten toestand bevat, die voor de plant onmisbaar zijn, is het echter tevens een belangrijk voedingsproces. Ook het water zelf is noodig voor den opbouw van het plantenlichaam en blijft dus voor een deel in de plant terug. Vooral zal dit het geval zijn bij jonge zich ontwikkelende planten; het is duidelijk, dat deze meer water moeten opnemen, dan zij weer afstaan en het is dus ook geen wonder, dat in het algemeen de ontwikkeling van het wortelstelsel die van de bovenaardsche

plant vooruitsnelt. Ook is het begrijpelijk, daar het niet alleen om 't water, maar ook om de voedingszouten te doen is, dat in een schralen bodem het wortelstelsel zich vaak meer uitbreidt en de ontwikkeling van het loof wat wordt teruggehouden.

De transpiratie van de bovenaardsche plant is in hooge mate afhankelijk van uitwendige factoren (temperatuur, vochtigheidstoestand van de lucht e. a.); de plant beschikt echter over het vermogen zich daarnaar te regelen; zij doet dit hoofdzakelijk door middel van de huidmondjes, die zij meer of minder wijd kan openen. Zij kan dus de transpiratie doen verminderen, wanneer het waterverlies te groot dreigt te worden. Dit geldt echter slechts tot op zekere hoogte. Ieder heeft wel eens op zeer warme zonnige dagen gezien, dat verschillende kruidachtige gewassen, vooral op drogen bodem, de bladeren slap lieten hangen, begonnen te verwelken. Dit was een bewijs, dat de plant er niet meer in geslaagd was de transpiratie te regelen naar de wateropname, het evenwicht was verbroken. Het eerste zichtbare gevolg hiervan is het verloren gaan van den toestand van *turgescentie*, van spanning in de groene plantendeelen, die niet kan gehandhaafd worden, wanneer het waterverlies niet wordt gedekt door den aanvoer. Het zijn vooral ook de jonge krachtig groeiende deelen, die daar onder lijden, want juist deze hebben krachtigen watertoevoer noodig; de plant laat dan „den kop hangen.”

Het is duidelijk, dat het verbreken van dit evenwicht aan zeer verschillende oorzaken te wijten kan zijn. In het bovengenoemde voorbeeld was het vooral de bovenmatig sterke verdamping, in andere gevallen wordt het in de eerste plaats door de vermindering van wortelwerkzaamheid veroorzaakt, b.v. door uitdroging van den bodem, of ook wel door koude. Zoo heeft men b.v. in het Westland wel komkommerplanten (in de open lucht gekweekt) zien verwelken na hevige regenbuien, waardoor blijkbaar de wortel-

werking, tengevolge van de sterke afkoeling door 't koude water, sterk was afgenomen.

De hier beschreven verschijnselen zijn echter nog geen ziekelijke, geen pathologische symptomen. Zij zijn eenvoudig het gevolg van het feit, dat het reguleerend vermogen van de plant niet opgewassen blijkt te zijn tegen zekere abnormale omstandigheden; deze zijn echter in den regel van voorbijgaanden aard: de plant, die overdag tengevolge van overmatige hitte verwelkt, herstelt zich 's nachts weer; (in bepaalde streken van Egypte vertoont de katoen bijna geregeld op het heetst van den dag verwelkingsverschijnselen); een gewas, dat na langdurige droogte verwelking gaat vertoonen, herstelt zich weer na een regenbui. Wanneer we echter temidden van volkomen normale aardappelplanten er een opmerken, die verwelking vertoont, hebben we hierin reeds een aanwijzing, dat er „iets mis" moet wezen; bij onderzoek kan dan blijken, dat de stengelvoet door vreterij beschadigd is, waardoor het de plant blijvend onmogelijk is haar waterverlies aan te vullen, zoodat zij ten gronde moet gaan.

Men moet echter verwelking niet verwarren met andere verschijnselen van verslappen en afsterven van het loof. Wanneer een aardappelgewas aangetast wordt door *Phytophthora* kan in korten tijd het loof slap hangen en afsterven; hetzelfde kan men zien optreden, wanneer er b.v. gesproeid wordt met een te sterke oplossing van koperzouten. In deze gevallen wordt het loof gedood, door de woekering van de zwam of door de inwerking van de koperverbinding en tengevolge daarvan verslapt het en sterft af; van een verbreking van evenwicht tusschen wateropname en transpiratie is hierbij echter geen sprake.

Reeds uit het voorafgaande volgt, dat de benaming „verwelkingsziekten" niet gelukkig gekozen is, immers verwelkingsverschijnselen kunnen uit de meest verschillende oorzaken voortkomen en zijn zeer vaak volstrekt niet de

uiting van een ziekte-toestand. Bovendien, wanneer we de vraag stellen, of inderdaad verwelkingsverschijnselen typeerend zijn voor de hier behandelde ziekten, dan moet het antwoord ontkennend luiden. Dit was mij door nauwkeurige waarneming mijner proefplanten reeds duidelijk geworden en het blijkt evenzeer uit de literatuur over het onderwerp. Van echte verwelkingsverschijnselen wordt zelden gewag gemaakt, soms zelfs wordt uitdrukkelijk vermeld, dat er weinig te zien is van verwelking. PETHYBRIDGE (1916) b.v. op wiens zorgvuldig onderzoek van de aardappelverticilliose we nog nader terugkomen, zegt: „Men moet het beschouwen als een type van een verwelkingsziekte (wilt disease), ofschoon feitelijk verwelking van het loof, d.i. in een toestand van slapheid, van turgor-verlies in de nog groene bladeren uiterst zeldzaam is en alleen opgemerkt werd in die gevallen, waarin gezonde planten kunstmatig geïnfecteerd werden.”

Welke zijn dan wel de kenmerkende verschijnselen? „The symptoms of the disease vary a good deal” zegt PETHYBRIDGE (1916); dit is inderdaad zoo en het maakt het niet gemakkelijk ze in beknopte vorm weer te geven.

Bij de komkomerverticilliose, die men vooral in de warenhuizen (waar de afzonderlijke planten beter dan in de bakken in hun geheel waar te nemen zijn), goed kan bestudeeren, heeft het reeds de aandacht der practici getrokken, dat vaak ergens op vrij willekeurige hoogte aan den stengel een blad plotseling slap gaat hangen, waarbij het verkleurt, dof-groen, geelachtig, bruin) en afsterft (zie plaat II); spoedig wordt dit gevolgd door andere op eenigen afstand daarvan. Verloopt de ziekte snel en hevig, dan kan de groeiende top verwelking vertoonen, doch regel is dit niet. Gewoonlijk sterft dan de plant vrij spoedig af. In de bakken ontsnappen de eerste verschijnselen gewoonlijk aan de aandacht der kweekers en merkt men de ziekte in den regel niet op voor de plant grootendeels slap ge-

worden is („verwelkt”) en gaat afsterven. Slaat men echter de ziekte van het eerste begin af aan nauwkeurig gade, dan bemerkt men, dat ook de bladeren gewoonlijk niet in hun geheel gelijkmatig ziek worden: niet zelden is b.v. reeds de eene helft verkleurd en slap, terwijl de andere nog groen en turgescens is. (Zie Pl II, blad b).

Kenmerkend is dan ook voor alle verticilliosen het partieel afsterven der bladeren: men ziet bruin verschrompelde bladgedeelten, die in den regel door een gelen rand zich afgrenzen tegen het nog groene deel van het blad. Bij den aardappel heeft deze gele rand vaak ongeveer den vorm van een halven ring, van daar de naam ringvuur, die de praktijk aan de aardappelverticilliose gegeven heeft.

Bij het doorsnijden van den stengel kan men, althans bij komkommers en tomaten, gewoonlijk een duidelijke geelachtig bruine verkleuring der vaatbundels waarnemen.

De verschijnselen, die men bij de tomatenverticilliose waarneemt, komen in hoofdzaak hiermede overeen. Dat *Verticillium albo-atrum* ook bij de tomaat een „verwelkingsziekte” veroorzaakt, was, voor zoover mij bekend, in Europa nog niet met zekerheid geconstateerd. Blijkens de onlangs verschenen mededeeling van JAGGER en STEWART (1918) hebben deze ze in 1917 in Noord-Amerika bij verschillende *Solanaceae*, waaronder ook de tomaat, waargenomen (zie het overzicht op blz. 208 van den vorigen jaargang). Ik kweekte de zwam uit tomatenplanten, die door den heer DE VIN, controleur bij den Phytop. Dienst, uit Lent waren toegezonden. Bij een bezoek aan verschillende kwekerijen te Lent en Elst kon ik mij er van overtuigen, dat bij velen in meer of mindere mate de verticilliose in de tomaten optrad. In verschillende kassen, die ik met den heer DE VIN bezocht, kwamen de zieke planten hier en daar verspreid tusschen de gezonde voor, niet zelden eenigszins pleksgewijs, b.v. twee naast elkaar op

dezelfde rij en dan soms op de aangrenzende rij ook een, zoodat deze drie een groepje van zieke planten vormden. Men kon gemakkelijk bij het langs loopen van de rijen de zieke planten onmiddellijk aanwijzen: zij zijn n.l. over het geheel aanmerkelijk achter gebleven in groei; te Lent, waren zij — als we afzien van enkele planten, die reeds zeer vroeg uitvallen — ongeveer $\frac{1}{3}$ à $\frac{1}{5}$ lager gebleven dan de gezonde. Verder vertoonden deze kasplanten vaak verwelking, vooral de top hangt slap neer. Lager aan den stengel ziet men verkleurde ziekelijke bladeren, zeer vaak met bruine doode bladgedeelten en met een min of meer duidelijken gele „ring”; later sterft zoo'n blad geheel af, komt slap omlaag te hangen en valt af.

Opvallend is nu, dat tomaten, die in den vollen grond gekweekt werden, ziekteverschijnselen vertoonden, die vrij sterk afweken van de bovenbeschrevene. Ik nam dit b.v. te Lent waar bij een spontaan ziek geworden plant en eveneens bij mijn proefplanten te Wageningen, welke laatste echter ook niet geheel met de planten uit de practijk te vergelijken waren, omdat ze door kunstmatige infectie (waarbij een weinig mycelium uit een reincultuur in een insnijding aan den stengelvoet gebracht werd) waren ziek geworden. Deze planten, die veel minder snel en hoog opschieten, vertoonden volstrekt geen verwelking, het achtereenvolgens en partieel afsterven der bladeren vormde hier feitelijk het eenige ziekteverschijnsel. In hoofdzaak hetzelfde nam ik later waar in een kas, waar het glas van binnen begroeid was door een vrij dichte druivenwingerd.

Om deze verschillende ziekteverschijnselen goed te begripen, dienen we thans wat nader op het ziekteproces in te gaan. Eerst een en ander over de parasiet zelf. Op blz. 218 (vorige jaargang) heb ik reeds meegedeeld, dat we te doen hebben met een bodemschimmel. Waar we dan ook planten aantreffen, die aan verticilliose lijden kunnen we

wel vrijwel als zeker aannemen, dat zij in den bodem aan de wortels geïnfecteerd werden (behalve dan bij aardappelplanten, gegroeid uit reeds geïnfecteerde knollen). Men mag hieruit echter nog niet aanstonds concludeeren, dat de bodem zelf, daar waar men de planten aantreft besmet is. Waar men met tweejarige of vaste planten of wel met houtgewassen te doen heeft, bestaat de mogelijkheid, dat zij op een vorige standplaats besmet werden; ook kan de zwam met stalmest zijn meegekomen. In den grond moet zij als saprophyt leven; dat zij daartoe zeer goed in staat is, blijkt wel in de reincultuur: op allerlei, zeer verschillende voedingsbodems laat ze zich gemakkelijk kweken. Er is niets van bekend of zij in de vrije natuur ook wel als parasiet, bijv. van verschillende onkruiden optreedt.

Wel vermeldt CARPENTER (1918) het voorkomen in twee onkruiden (in New-Jersey), een *Abutilon*- en een *Xanthium*-soort en JAGGER en STEWART ook in wilde *Solanum*-soorten, doch hoogstwaarschijnlijk hebben wij hier te doen met onkruiden op bouwlanden, waar wellicht reeds een zeer virulente stam in den bodem aanwezig was; *Solanum dulcamara*, het bekende bitterzoet, werd niet aangetast.

Het staat wel vast, dat de zwam volkomen intacte wortels kan aangrijpen; er behoeft geenerlei beschadiging, noch van grof mechanischen aard, noch door andere parasieten vooraf te gaan om deze daartoe gelegenheid te geven; zij is dus geen wondparasiet, evenmin een „Folgeparasiet”. Het indringen van de zwam heeft men weliswaar nog nooit direct waargenomen; bij de wortelinfectieproeven, die ik dezen zomer gedaan heb, is er echter veel zorg voor gedragen, dat het wortelstelsel op geenerlei wijze beschadigd werd; toch vertoonden de planten in vele gevallen zéér snel ziekteverschijnselen en bij onderzoek bleek, dat de wortels aangetast waren. In de fijnste vertakkingen was de zwam te vinden; niet zelden waren de vaten er bijna opgevuld met mycelium. Het is dus duidelijk, dat de zwam

de jonge teere worteltakjes aantast, ook als deze volkomen intact zijn. Ook een geheel normaal wortelstelsel biedt echter steeds gelegenheid aan parasieten om binnen te dringen; de zijtakken van een wortel worden nl. niet oppervlakkig aangelegd, maar in een dieper gelegen cellaag, de z.g. pericykel, en banen zich een weg door parenchym en opperhuid naar buiten. Zoo heeft dan ook een normale wortel vele „zwakke plekken” en ik vermoed, dat het ook deze zijn, die aan *Verticillium alboatrum* doortocht verleen.

Is de zwam eenmaal in de houtvaten doorgedrongen, dan groeit ze daarin omhoog, de celdraden verloopend in hoofdzaak volgens de lengterichting der vaten. Dit doorgroeien zal ongetwijfeld in 't eene geval langzamer, in 't andere sneller plaats grijpen; waarvan dit afhangt is vooralsnog moeilijk te zeggen. Onder de uitwendige factoren, die van invloed zijn is vooral de vochtigheidstoestand van den bodem van beteekenis: men heeft reeds herhaaldelijk kunnen opmerken, dat droogte deze ziekten zeer in de hand werken. Het hevig optreden ervan in 1918 is dan ook zeker wel voor een groot deel aan den drogen voorzomer te wijten. Ook inwendige factoren, in de geaardheid van de plant zelf gelegen, zijn zeker van invloed; dit blijkt b.v. reeds uit het feit, dat de eene aardappelvariëteit veel vatbaarder en gevoeliger is voor verticilliose dan de andere. Het is echter moeilijk hiervoor een verklaring te vinden, vooral bij een ziekte als deze, waar de zwam zich gedurende het geheele eerste stadium bijna uitsluitend in de houtvaten, dus in „doode elementen” ophoudt. Het meest waarschijnlijk lijkt mij wel, dat ook hier de meer of mindere vatbaarheid bepaald wordt door de physiologische eigenschappen der cellen, in de eerste plaats van de levende protoplasten der fijnste wortelvertakkingen.

In de vaten doorgroeiend doorwoekert de zwam de geheele plant, dringt in zijtakken en door de bladstelen in de

bladeren binnen. Deze laatste vertoonen dus spoedig de reeds genoemde ziektesymptomen; opvallend is hierbij zooals boven gezegd is, dat zelden een blad in zijn geheel gelijkmatig wordt aangetast, dikwijls is de eene helft nog groen en turgescient, terwijl de andere reeds verkleurd en slap is, of zelf reeds geheel afgestorven en verdroogd. In deze laatste gedeelten is de zwam van uit de houtvaten in de andere weefsels doorgedrongen, heeft deze tot afsterven gebracht, treedt nu — althans in vochtige omgeving — door de opperhuid naar buiten en vormt aan de oppervlakte de conidiëndragers. Deze zijn dan op de afstervende deelen zichtbaar, vooral met een loupe, als een zeer fijne dauw. (Zie Pl. II fig. 2). Vooral bij de komkommers — in de vochtige lucht der bakken — kan men dit vaak zeer fraai waarnemen; de zwam vormt in de afstervende weefsels, vooral in de bladstelen en de hoofdnerven der bladeren donkergekleurde sclerotiumachtige rustmyceliën, waardoor deze deelen zich zwart kleuren (zie Pl. I fig. 1); hierop zijn de conidiëndragers vaak goed zichtbaar.

De conidiëndragers (zie Pl. I fig. 3) zijn zeer karakteristiek; zij bestaan uit een hoofdtak, die een of meer kransen van zijtakjes draagt; deze zijn van onderen wat dikker, naar 't uiteinde eenigszins toegespitst. Aan den top der takjes worden conidiën gevormd, die echter niet afzonderlijk worden afgestooten, doch waarvan er een zeker aantal — althans in vochtige lucht — door een slijmachtige substantie bijeengehouden worden, zoodat ze zuiver ronde kopjes vormen aan de uiteinden der takken. De conidiën kiemen gemakkelijk en snel op allerlei vochtige organische stoffen; de rustmyceliën zijn tegen uitdroging bestand, komen met de afgestorven plantendeelen weer in den bodem en kunnen dan eveneens weer spoedig vegetatief mycelium voortbrengen.

Nadat we zoo, althans in hoofdzaken den bouw van de zwam hebben leeren kennen, dienen we nog even aan haar levenswijze eenige aandacht te schenken. KLEBAHN

(1913) wijst er op, dat we hier met een eigenaardigen vorm van parasitisme te doen hebben: „In dit eerste stadium, waarin ze nog tot de houtvaten beperkt is, heeft ze niet de eigenschappen van een aggressieve parasiet; weliswaar kan ze de vaatwanden doorboren en zoo in aangrenzende houtvaten doordringen, doch niet in de aangrenzende levende (protoplasmarijke) cellen. Klaarblijkelijk hebben we hierbij te doen met een wisselwerking tusschen de protoplasten, waarbij de zwam de zwakste partij is”. KLEBAHN beschouwt nu de zwam in dit stadium „als saprophyt binnen in de plant levend”; ze voedt zich met de minerale zouten en de organische stoffen, die zich in het sap der houtvaten bevinden. „Later”, zegt hij, „treedt dan die merkwaardige verandering in het gedrag van de zwam op, die zich uit in het doordringen van de hyphen in het omringende (levende) celweefsel.”

Het komt me voor, dat deze opvatting wel wat te schematisch is. M.i. mag men de zwam ook in dit eerste stadium niet als saprophyt beschouwen; reeds het feit, dat zij in een gave levenskrachtige plant binnendringt, pleit hiertegen. Alles wijst er op, dat zij, alvorens in de houtvaten door te dringen, levende weefselementen moeten aantasten; dat zij, eenmaal in het vaatstelsel, dit niet doet, moeten we waarschijnlijk veeleer hieraan toeschrijven, dat ze hier alles vindt wat ze noodig heeft en er zich dan snel kan ontwikkelen. Ook is het duidelijk, dat ze inwerkt op de — zij 't dan ook doode — elementen der vaatbundels: de geelbruine verkleuring, die men steeds waarneemt, het doorboren van van de wanden en (vooral bij de komkommers) een abnormaal sterke thyllenvorming, wijzen er op, dat de zwam in dit stadium stoffen afscheidt, die de wanden der vaten aantasten; wellicht verschaft ze zich organisch voedsel; ook is het mogelijk, dat er protoplasmaresten aanwezig zijn, die zij kan verbruiken. Bovendien, het is niet volkomen juist te zeggen, dat er „later een verandering optreedt in het

gedrag van de zwam". Immers, terwijl de zwam aan een lager gedeelte van den stengel reeds tot in de bladeren doordringt en daar begint de levende weefsels te doorwoekeren en tot afsterven te brengen, groeit zij hooger op steeds verder in de houtvaten door. Men krijgt dus veeleer den indruk, dat er, zoolang zij in de houtvaten groeit voor haar geen oorzaak bestaat om deze te verlaten; wanneer ze echter in de bladeren de fijnste vertakkingen van het vaatnet bereikt, wordt dit wel noodzakelijk. Daar komt wellicht bij, dat hier de elementen teeder zijn en dat misschien, zooals KLEBAHN vermoedt, „giftige secrete", door de zwam in de vaten afgescheiden, hier reeds een toestand van zwakte kunnen veroorzaakt hebben.

Uit het voorafgaande blijkt reeds, dat de werking van de zwam, die de ziekteverschijnselen der voedsterplant veroorzaakt, niet zoo eenvoudig is al men zich in den regel wel voorstelt. De gangbare opvatting is: de zwam woekert in de houtvaten, verstopt deze en belemmert den sapstroom, de plant moet dus door watergebrek ten gronde gaan. Onder invloed van deze beschouwingwijze heeft men gemeend, dat verwelkingsverschijnselen als regel bij deze ziekte optreden en ze gekarakteriseerd als „verwelkings-ziekten" Op bldz. 20 heb ik reeds uiteengezet, dat dit niet juist is; deze beschouwing is inderdaad ook te grof, te mechanisch, en beantwoordt niet aan de waargenomen feiten.

Onderzoekt men zieke planten, dan wordt men telkens weer getroffen, door de betrekkelijk geringe hoeveelheden mycelium, die men in de vaten aantreft. Ook KLEBAHN heeft dit opgemerkt: „Zwar ist die Menge der Hyphen in den Gefäßen nicht überall so groß, daß eine wesentliche Störung der Wasserleitung ohne weiteres einleuchtet; nur gelegentlich trifft man Ansammlungen, die einer Verstopfung nahe kommen." KLEBAHN houdt echter in hoofdzaak aan de verstoppingstheorie vast. Volgens mijn meening

echter is zij niet goed vol te houden, de mechanische verstopping der houtvaten speelt m.i. slechts een ondergeschikte rol in het geheele ziekteproces.

Gaan we eens na, welke gevolgen de zwamwoekering voor de plant heeft:

In de eerste plaats, zooals we zagen (p. 23) worden de teere wortels aangetast; de werking dezer wortels kan hierdoor belemmerd worden, mechanische verstopping is hierbij wellicht niet geheel zonder beteekenis. Ik heb dit onderdeel van het ziekteproces vooral duidelijk kunnen waarnemen bij jonge komkommerplanten, die op de volgende wijze geïnfecteerd waren: de plantjes waren gekweekt in stekpotjes in gesteriliseerden grond; zij werden voorzichtig uitgeklopt en overgebracht in groote potten met steriel zand. Hierin was in 't midden een holte gemaakt, iets grooter dan de kluit, die er in moest komen en de wand deze holte werd bekleed met grond, welke na sterilisatie geënt was met reïnculturen van *Verticillium albo-atrum*. De jonge wortels moesten dus aan alle kanten bij het uitgroeien door een laagje geïnfecteerden grond heendringen. Het gevolg was verrassend: binnen weinige dagen deden de planten zich zéér ziek voor, zij waren meerendeels geheel verwelkt. Bij onderzoek bleek, dat de worteltjes op vele plaatsen bruingekleurd waren en men vond in de vaten het mycelium; de centrale vaatbundel der fijnste worteltakjes leek op vele plaatsen wel opgevuld met mycelium. Dat hierdoor hun functie, en in het bijzonder het watertransport sterk belemmerd wordt, is duidelijk. Ik verwachtte dan ook niet anders, als dat deze jonge planten in korten tijd geheel zouden afsterven. Dit was echter niet het geval, de planten herstelden zich na eenige dagen weer bijna geheel.

Hieruit blijkt, dat deze jonge planten nog volstrekt niet doorwoekerd waren met mycelium, er had alleen een zwaminvasie plaats gehad in een deel der wortels, waardoor

tijdelijk de wateraanvoer zoozeer verminderd was, dat er verwelking optrad.

Uit het feit, dat ze zich later weer herstelden — ongetwijfeld door de vorming van nieuwe wortels — volgt, dat we hier als 't ware te doen hebben met een strijd tusschen de parasiet en de voedsterplant. De planten groeiden nog geruimen tijd vrijwel normaal door, ofschoon wel spoedig te zien was, dat ze in ontwikkeling bij de gezonde achter bleven en begonnen na eenige weken op nieuw ziekteverschijnselen te vertoonen. De geïnfecteerde planten stonden voor een deel in een plantenkasje, voor een deel in bakken. De eerste waren, wat warmte en vochtigheid betreft, in veel beter condities dan de laatste en het was dan ook duidelijk zichtbaar, dat de laatste meer leden door de infectie. Door dus de planten onder zoo gunstig mogelijke voorwaarden te brengen voor hun groei en ontwikkeling was het mogelijk de gevolgen van de infectie minder sterk tot uiting te doen komen en het ziekteproces te verlangzamen.

Uit het voorafgaande blijkt dus, dat er onder bepaalde omstandigheden wel verwelkingsverschijnselen kunnen optreden; wij zagen dit ook reeds bij de tomaten en ook bij de aardappel kan het soms wel degelijk optreden.

Ze zijn dan echter niet zoozeer te wijten aan een verstopping der hoofdbanen van den sapstroom, dan wel aan 't buiten werking stellen van de fijnere worteltakjes. Ware het eerste het geval, dan is het spoedige en geheele herstel van den turgescenzen toestand onverklaarbaar.

Willen wij dus van „verwelkingsziekten” blijven spreken, dan kan dit alleen zijn in dien zin, dat de zieke planten meer dan normale geneigd zijn, om onder voor de wateropname ongunstige omstandigheden te gaan verwelken tengevolge van de verzwakte werking van het wortelstelsel; tevens

moeten wij er echter bij bedenken, dat in zeer vele gevallen het geheele ziekteproces verloopt zonder echte verwelkingsverschijnselen.

Als tweede factor, die zich zou kunnen doen gelden, dienen we dan te beschouwen de mechanische verstopping der hoofdbanen van den transpiratiestroom. Na al het voorafgaande is het overbodig hier lang bij stil te staan; ik heb er reeds op gewezen, dat de resultaten van het microscopisch onderzoek zelden of nooit op een d.g. verstopping wijzen. Ook de volgende waarnemingen, (vermeld in mijn „Verticilliose van den komkommer”, 1918) pleiten er tegen:

Ten einde mij een juiste voorstelling te vormen van de verspreiding van het mycelium in een zieke komkommerplant ging ik aldus te werk: Hier en daar werd een blad met den bladsteel van de plant genomen, de laatste werd, na zorgvuldige reiniging, in een buis met agar gebracht en de toestand van het blad genoteerd (de bladschijf werd gedroogd). Op deze wijze bleek steeds, dat de zwam reeds in het blad was doorgedrongen, wanneer dit ook maar iets verdachts vertoonde — nog lang geen „verwelking” of afsterven — doch b.v. slechts een nauwelijks zichtbaar verbleeken van de groene kleur.

Het is duidelijk, dat deze waarnemingen geheel in strijd zijn met de verstoppingstheorie: steeds blijkt zelfs de bladsteel reeds doorgroeid te zijn met mycelium en nog vertoont het blad geen verstopping, geen zichtbaar verlies van turgescentie, ofschoon toch reeds het geheele vaatstelsel doorwoekerd is; eerst als de zwam in het blad zelf binnendringt, beginnen de ziektesymptomen zich te vertoonen: eerst verkleuren, verbleeken van het groen, daarna vergelen, dan verslapping. Het staat m.i. dan ook vast, dat de bladeren alleen „verwelken”, omdat ze afsterven en niet omgekeerd.

Mijn waarnemingen zijn hier ook volkomen in overeenstemming met die van KLEBAHN bij de dahliaplant: „an

solchen Stellen, die noch nicht welk und geschrumpft waren, ergab sich an Mikrotomschnitten, dass nur in den Gefäßen der Blattadern Mycel vorhanden war", — dus ofschoon het mycelium reeds tot in de houtvaten der nerven was doorgedrongen, nog geen verwelking — „das Mesophyll zeigte sich unverändert und gab gute klare Bilder. An den welken Stellen ist dagegen das ganze Blattgewebe von Hyphen durchzogen".

Het wekt wel eenige bevreemding, dat KLEBAHN, ondanks zijn zeer juiste waarnemingen aan de onjuiste opvattingen in hoofdzaak vasthoudt.

Als derde en meest verderfelijke onderdeel van het ziekteproces moeten we dan noemen het binnendringen van de zwam in de bladeren en het aantasten van het bladparenchym. Ook hier behoeven we niet lang bij stil te staan. Zooals we reeds zagen, is hiervan het verkleuren en slap worden der bladeren het gevolg, gewoonlijk echter vertoonen zij dit niet in hun geheel doch pleksgewijs (zie bldz. 21). Niet zelden vindt men b.v. de eene helft van een blad reeds sterk aangetast en de andere nog gezond; in sommige gevallen kan men dan ook in den bladsteel duidelijk de eenzijdige verkleuring van de vaatbundels waarnemen. Ongetwijfeld moet dit zoo verklaard worden, dat het vaatbundelsysteem ongelijkmatig is aangetast, zoodat van de vaatbundels, die een blad verzorgen, de een reeds sterk doorwoerd is, de andere nog vrij of althans in veel mindere mate aangetast. Ge-regeld kan men aan zieke planten bladeren vinden, die dit partieele afsterven duidelijk vertoonen; soms vindt men aan een blad, dat overigens nog oogenschijnlijk geheel gezond is, een enkel blaadje (of bij de tomaat, een enkele bladslip), die verkleuring en verslapping vertoont. Bij de komkommer neemt men vaak zeer fraai „wigvormige necrosen" waar: ter weerszijde van een der hoofdnerfen ziet men een verkleuring, die naar 't uiteinde toe 't breedst is en ook, naar

de kleur te oordeelen, reeds 't verst gevorderd is; naar de basis van 't blad wordt deze smaller en ook wat den graad van verkleuring betreft, geringer. Dit geeft den indruk, dat het mycelium tot aan 't uiteinde van de bladnerf doorgegroeid is, alvorens het begon uit te groeien en te woekeren in 't omringende weefsel en dat dit laatste proces van daar basipetaal voortschrijdt. D.g. wigvormige necrosen treft men soms aan langs de middennerf van het blad, soms langs een nerf van een der zijlobben. In dit laatste geval begint dan die lob reeds slap te hangen en te verkleuren, als de rest van het blad en de bladsteel nog geheel in turgescenzen verkeerden.

Op de processen, die zich in het inwendige van het blad afspelen, wil ik hier niet ingaan; KLEBAHN heeft dit bestudeerd bij de Dahlia, aan microtoomdoorsneden, doch het is nog lang niet in alle bijzonderheden bekend. K. kon echter waarnemen, dat ook in dit stadium de hoeveelheid mycelium in de vaten niet sterk vermeerderde, doch dat de aangrenzende niet verhoude elementen, doorgroeid werden door aanzienlijke hoeveelheden mycelium. Het is duidelijk, dat met het doorwoekeren en ten gronde richten van het bladweefsel de eindphase bereikt is: het blad sterft af, komt slap langs den stengel te hangen en valt gewoonlijk af. Het ziekteproces van de plant als geheel kan echter in vele gevallen langzaam verlopen; bij de aardappelplant vooral kan men vaak een vrij regelmatig afsterven van de bladeren waarnemen — in hoofdzaak van onder naar boven voortschrijdend — waarbij dan daar boven nog een stengelstuk met eenige oogenschijnlijk gezonde bladeren te zien is, alweer een bewijs dat van verwelking door verstopping weinig sprake is.

Wij hebben nu het ziekteproces, voorzoover onze tegenwoordige kennis dit toelaat, geanalyseerd en willen thans nagaan of we ons hierdoor beter rekenschap kunnen geven van de waargenomen verschijnselen en de verschillen, die we daarin opmerkten.

Bij de tomaten trof ons in de eerste plaats het achterblijven in groei (zie bldz. 22), ook bij de kunstmatig door bodeminfectie ziek geworden komkommerplanten (zie bldz. 28) was dit zeer opvallend; in veel mindere mate of zelfs in 't geheel niet was dit het geval bij verschillende planten (aardappelen, tomaten), die ziek waren tengevolge van infectie met reïnculturen in een insnijding aan de stengelbasis. Hieruit blijkt ten duidelijkste, dat deze slechte ontwikkeling het gevolg is van de aantasting der fijnere wortels: de opname van water en voedingszouten vermindert, de plant gedraagt zich dus vrijwel als een die op schralen en drogen bodem groeide. Is de wortelaantasting zeer hevig, zooals bij bovengenoemde komkommerplantjes, dan is hiervan verwelking het gevolg, die echter — door vorming van nieuwe wortels — weer opgeheven kan worden. Ontkomen deze aan de infectie, (bij de komkommerplanten was dit vermoedelijk het geval, doordat er slechts een dunne laag van geïnfecteerden grond aanwezig was; eenmaal daardoorheen, dan kwamen zij in het zuivere, met voedingsoplossing gedrenkte kwartszand) dan kan de plant zich aanmerkelijk herstellen, totdat ze later, tengevolge van het doorgroeien van het mycelium, toch opnieuw ziek wordt.

Het opvallende verschil tusschen de kas- en de vollegrond-tomaten (zie bladz. 22) laat zich gevoeglijk verklaren door het feit, dat de eerste veel sneller en weelderiger opschieten en daardoor veel hoogere eischen stellen aan de watervoorziening; ook de hoogere temperatuur in de kas, waardoor de transpiratie toeneemt, speelt een rol. Zoo merkte ik op, bij de meermalen genoemde, door bodeminfectie ziek gemaakte komkommerplanten, dat deze (ook toen ze door 't eerste acute stadium heen en oogenschijnlijk normaal waren, alleen wat kleiner dan de gezonde), wanneer de temperatuur in het kasje eens wat hoog steeg, begonnen te verwelken, terwijl de andere planten dit niet deden. Deze verwelking was echter van voorbijgaanden aard,

daalde de temperatuur, dan herstelden zich ook deze zieke planten. Dit bracht mij dan ook op 't denkbeeld, dat men van verwelkingsziekten wel kan spreken, mits men hier onder verstaat, dat de planten meer dan normale geneigd zijn tot verwelking (zie bldz. 29); de „water-balance” wordt licht verbroken, wanneer de omstandigheden voor de water-opname ongunstig zijn en de transpiratie zeer sterk is.

Dat er bij de tomaten in de beschaduwde kas (zie p. 22) geen verwelking optrad, meen ik in verband met 't voorafgaande ook zóó te mogen verklaren, dat hier de temperatuur niet zoo hoog steeg; wellicht ook ontwikkelden de planten zich langzamer; beide factoren veroorzaken een geringer waterverbruik.

De volle-grond-tomaten verraden reeds door hun langzameren groei en hun meer gedrongen bouw, dat zij minder water behoeven; het is dan ook duidelijk, waarom hier, noch bij de spontaan ziek geworden (waarbij het wortelstelsel was aangetast), noch bij de aan den stengelvoet geïnfecteerde planten, verwelking optrad.

Ik wil het hier bij deze algemeene beschouwingen van het ziekteproces laten; verschillende details, die bij de infectieproeven waargenomen werden laat ik hier rusten; zij zijn voor een deel — voor zoo ver zij op den komkommer betrekking hebben — beschreven in mijn bovengenoemde verhandeling. Alleen wil ik hier vermelden, dat ook bij tomaten en aardappelen infectie door middel van sporen zeer goed gelukken kan, mits men een voldoende vatbare soort heeft en de infectie verricht volgens de in genoemde verhandeling beschreven methode. Evenals bij den komkommer blijkt ook bij deze infectieproeven (zoo wel met sporen als met mycelium), dat in den regel de eerste ziekteverschijnselen zich niet in de onderste bladeren, doch wat hooger op aan den stengel vertoonen (zie Pl. II). Of dit aan een verschillende vatbaarheid van de in leeftijd eenigs-

zins verschillende bladeren is toe te schrijven of dat er andere factoren in 't spel zijn moet ik voorloopig in 't midden laten.

III. De aardappelverticilliose.

Oeconomisch verreweg het belangrijkste is de aardappelverticilliose; deze is dan ook, zooals wij zagen, reeds in 1879 door REINKE en BERTHOLD beschreven, onder den naam van „Kräuselkrankheit”. Ik zal hier niet ingaan op de verwarring met de krul- of bladrolziekte en evenmin een historisch literatuuroverzicht geven. Het is er hier in de eerste plaats om te doen de verschijnselen, die zich voordoen, nauwkeurig te leeren kennen en dan daarvan zoo goed mogelijk rekenschap te geven.

Wij wezen er reeds op (zie bldz. 217, van den vorigen jaargang), dat de aardappel een bijzondere plaats inneemt onder de voedsterplanten van *Verticillium alboatrum*, omdat deze plant aan de zwam gelegenheid biedt, wanneer de geheele overige plant is afgestorven, zich in stand te houden in de overwinterende knollen.

Behalve aan het feit, dat de aardappel op zoo reusachtige schaal gekweekt wordt, is het zeker hieraan toe te schrijven, dat de aardappel de voedsterplant bij uitnemendheid geworden is van *Verticillium alboatrum*: de zwam had gelegenheid zich buitengewoon eng aan te sluiten bij haar „gastheer” en vond voorts, krachtdadig door den mensch geholpen, in de knollen een middel om zich uiterst sterk te verspreiden en nieuwe gronden te besmetten. Dat de zwam in de knollen doordrong, was reeds lang bekend; aan de afwijkende beschouwingen van REINKE en BERTHOLD hebben we reeds eenige woorden gewijd (zie bldz. 218, vorige jaargang) en te kennen gegeven, dat deze zeer waarschijnlijk op verkeerde waarnemingen berusten. Ook het feit, dat knollen, waarin de zwam doorgedrongen is, in den regel weer zieke planten opleveren, is reeds sedert

lang vastgesteld. Het is echter gebleken, dat een aan verticilliose lijdende plant volstrekt niet uitsluitend geïnfecteerde knollen voortbrengt; het is zeer goed mogelijk, dat een of meer knollen aan de infectie ontsnappen. Volgens PETHYBRIDGE (1916) bereikt de zwam in den regel alleen de oudere en grootere knollen, terwijl de kleine, jongere niet zelden vrij er van blijven.

Over de vraag of nu deze zwamvrije knollen al of niet gezonde planten voortbrengen is veel gestreden. Het hangt samen met het vraagstuk van de oorzaak der z.g. bladrol-ziekte (phloeemnecrose); zonder er diep op in te gaan, wil ik hier alleen vermelden, dat men deze ziekte langen tijd beschouwd heeft als direct of indirect veroorzaakt door zwamwoekering in de houtvaten; in dit verband is het dan ook begrijpelijk, dat SPIECKERMANN (1911) nog meende te kunnen zeggen, dat planten, die zich uit niet geïnfecteerde knollen (afkomstig van zieke planten) ontwikkelden, niet volkomen gezond waren. We weten thans met zekerheid, dat dit onjuist is en dat PETHYBRIDGE (1916), die een nauwkeurig onderzoek heeft ingesteld naar de aardappelverticilliose, gelijk heeft: „knollen, die niet geïnfecteerd waren, geven volkomen gezonde planten”.

Alle waarnemers zijn het er over eens, dat de zwam uitsluitend door de vaatbundels in de knollen binnendringt; zij komt er dus aan het naveleinde in en blijft ook tot het vaatbundelsysteem beperkt. Zodoende veroorzaakt zij dan ook geen opvallende woekeringen of rottingen in de knollen; deze blijven integendeel zoowel in- als uitwendig bijna geheel gaaf en hard en het is geen wonder, dat de aantasting steeds onopgemerkt blijft. Heteenige wat men kan waarnemen, is een bruinachtige verkleuring van den vaatbundelring, echter in den regel volstrekt niet door den geheelen knol heen: snijdt men deze aan het naveleinde dwars door dan neemt men ze gewoonlijk wel waar. Verder is nog te vermelden, dat de aangetaste knollen in den regel niet zeer groot zijn

en dat ook de geheele opbrengst der zieke planten aanzienlijk minder is dan van gezonde. Zooals gezegd lijdt overigens de knol zeer weinig van de zwam en ze loopt in het voorjaar dan ook normaal uit. DALE (1912) heeft gemeend het niet tot ontwikkeling komen van oogen aan *Verticillium* te moeten toeschrijven, doch PETHYBRIDGE betwijfelt dit op goede gronden. Hij heeft echter op fraaie wijze aangetoond, dat de zwam toch niet geheel in een rusttoestand verkeert gedurende den winter; het bleek hem nl. dat zij langzaam van het naveleinde naar den neus doorgroeit. Dit althans scheen wel het geval te zijn bij de volgende proef, waarbij tevens bleek, dat het niet juist is aan te nemen, dat de zwam in 't algemeen overwintert in een betrekkelijk eng beperkt deel van het naveleind van den knol, zooals door REINKE en BERTHOLD en door SPIECKERMANN (1911) beweerd was.

Vijftig knollen werden uitgezocht en er werd vastgesteld, dat zij *Verticillium*-mycelium bevatten. Van deze 50 werden er 25 in Augustus dwars doorgesneden (dus in een voor- en een achterhelft) en 25 eerst in April van het volgende jaar. Het bleek nu, dat er van de eerste partij 63% van de planten, die zich uit de voorhelften ontwikkelden ziek werden, van de tweede partij 76%. Er is dus een duidelijke toename te bespeuren; tevens echter volgt reeds uit het eerste cijfer (63%), dat in zeer veel gevallen de zwam ook reeds in Augustus in de voorste helft van den knol was doorgedrongen.

De vraag naar de localisatie van de zwam in de knollen zou van practische beteekenis kunnen zijn; indien zij werkelijk tot een klein deel van het naveleind beperkt was, zou wellicht het wegsnijden daarvan zijn nut kunnen hebben bij het bestrijden van de ziekte. Uit deze en andere waarnemingen van PETHYBRIDGE blijkt echter, dat dit niet het geval is; inderdaad schijnt de zwam in den regel reeds veel verder in den knol te zijn doorgedrongen, dan men, afgaande op de bruine verkleuring, wel zou zeggen.

Ook bij de ontwikkeling van de jonge spruiten uit den zieken knol blijkt de zwam tot de houtvaten beperkt. Ook dit punt is door PETHYBRIDGE onderzocht en het is daarbij gebleken, dat het mycelium niet onmiddellijk de spruiten aantast. Deze doen zich aanvankelijk geheel gezond voor (zij kunnen misschien vaak wat minder krachtig zijn) en men vindt bij onderzoek er nog geen mycelium in. Maar na korten of langen tijd beginnen de symptomen voor den dag te komen en spoedig kan men nu ook het mycelium in de houtvaten van den stengel constateeren. Het is echter ook begrijpelijk, dat wanneer deze tusschenpauze wat lang is (hetzij dan, dat de aanwezige hoeveelheid mycelium aanvankelijk zeer gering was, hetzij doordat het ver van de ontwikkelende spruit gelocaliseerd was), de mogelijkheid bestaat, dat de plant gedurende het geheele seizoen gezond blijft en ook gezonde nakomelingen voortbrengt. Zoo is het ongetwijfeld te verklaren, dat PETHYBRIDGE uit waarnemingen gedurende 1912—1915 gedaan afleidt, dat van de aangetaste knollen 96 % zieke planten geven en 4 % gezonde, met gezonde nakomelingen.

Een punt, waarop verschillende auteurs gewezen hebben, is het weinig standvastige der ziekteverschijnselen. Hierop wijst reeds SPIECKERMANN (1911) en ook PETHYBRIDGE (1916) legt er den nadruk op, zonder dat zij er overigens verder op in zijn gegaan.

Het is m.i. niet twijfelachtig, dat het — behalve aan verschillende uitwendige factoren en aan rassenverschillen — in de eerste plaats toegeschreven moet worden aan het feit, dat we bij den aardappel met twee, in wezen niet onbelangrijk uiteenlopende fasen, van de verticilliose te doen hebben:

1o. De plant kan zich uit een gezonden knol ontwikkelen, doch door bodembesmetting ziek zijn geworden.

2o. De plant kan zich uit een geïnfecteerden knol ontwikkelen.

Voorbeelden van het eerste hebben wij hier in de omgeving van Wageningen vaak waargenomen. Niet ver van ons Instituut is b.v. een veldje, waar ieder jaar geregeld de verticilliose optreedt. Dit jaar was het er buitengewoon hevig, zoozeer, dat alle planten er ziek werden; de eigenaar deelde mij mede, dat hij van dezelfde partij poters een ander deel elders had uitgeplant, en dat het gewas daar volkomen gezond bleef. Het is dus duidelijk, dat de bodem hier door en door besmet is. Op dit veldje kon men gedurende warme en droge dagen reeds midden Juni sterke verwelking waarnemen, waarvan de planten zich bij verandering van het weder weer geheel herstelden; het gewas zag er dan weer vrijwel normaal uit — althans er waren volstrekt nog geen verschijnselen van verticilliose waar te nemen. Wat zich hier voordeed was dus volkomen vergelijkbaar met hetgeen we zagen bij de door bodeminfectie ziek gemaakte komkommerplanten in het kasje (zie bldz. 28), zoodat het dan ook overbodig is bij de verklaring lang stil te staan. Er blijkt echter uit deze en dergelijke waarnemingen, dat ook de aan verticilliose lijdende aardappelplant wel een zekere neiging vertoont tot verwelking, wanneer de omstandigheden de „water-balance” in gevaar brengen. Mijn ervaringen komen dus niet geheel overeen met die van PETHYBRIDGE, volgens wien „actual wilting of the foliage is extremely rare in this country” (Ierland).

Ik wil hiermede echter volstrekt niet zeggen, dat zijn waarnemingen minder juist zouden zijn. Terecht voegt P. er bij „in this country”; ik houd het er voor, dat ook bij ons de verwelkingsverschijnselen zich vooral zullen voordoen op hooge droge zandgronden en dan nog speciaal in geval van bodeminfectie, waarbij ook het wortelstelsel in de eerste plaats is aangetast.

Waar, zooals in het boven beschreven geval een geheel gewas aan *Verticilliose* lijdt zal men terecht de gevolgtrekking maken, dat men met bodembesmetting te doen

heeft en ook, wanneer de ziekte pleksgewijs optreedt, is deze conclusie niet gewaagd. Merkt men echter in een overigens gezond gewas hier en daar verspreid afzonderlijke verticillium-zieke planten op, dan is er alle reden om aan te nemen, dat deze zich uit geïnfecteerde knollen hebben ontwikkeld. Dit heeft men in den loop van dezen zomer (1918) op verschillende plaatsen in ons land opgemerkt; de heer VERHOEVEN (asp. rijkslandbouwleeraar, gedetacheerd bij den Phytopathologischen dienst) heeft de verschijnselen o.a. nauwkeurig waargenomen op de kleigronden der Z. Hollandsche eilanden en deelde mij mede, dat ze hier in hoofdzaak beantwoorden aan de beschrijving, die ik ervan gegeven had in mijn „Onderzoekingen over Tracheomycosen” (1917).

Hij kon ook hier opmerken, dat er bij deze planten geen sprake was van verwelking, doch alleen van een afsterven der bladeren, onder de bekende verschijnselen, in hoofdzaak van onder naar boven gaande, (pleksgewijs geel worden, daarna bruin met gelen rand). Volgens de hier ontwikkelde beschouwing is dit ook volkomen begrijpelijk: bij de plant, die zich uit een zieken knol ontwikkelt, is er alle kans, dat het wortelstelsel geruimen tijd — zoo niet doorlopend — intact blijft. Er is nog geen nauwkeurig onderzoek naar ingesteld, in hoeverre de zwam ook bij een d.g. plant de wortels aantast, doch het lijkt me niet aan twijfel onderhevig, dat dit van weinig beteekenis is. Uit alles blijkt, dat de zwam hoofdzakelijk omhoog groeit of juist gezegd met den sapstroom mede, dus wanneer zij eenmaal in den stengel is, akropetaal; zoo dringt zij dan ook in zijtakken en bladeren, doch ook in de stolonen en de jonge knollen binnen; de groei in tegengestelde richting, van den stengel uit in de wortels naar beneden heeft blijkbaar weinig te beteekenen. SPIECKERMANN (1911) vermeldt reeds, dat de ziekte bij kunstmatige infectie — waarmede ongetwijfeld stengelinfectie bedoeld wordt — niet zoo gemakkelijk op de knollen over-

gaat: „bei den Infektionen im Jahre 1909 ist dies nur in den wenigsten Fällen geschehen". PETHYBRIDGE vermeldt weliswaar gevallen, waarin hij het waarnam; de mogelijkheid is natuurlijk ook niet geheel uitgesloten. Het is een punt, wat nog wel een nader onderzoek waard is. Het komt me voor, dat het uit elkaar houden van deze beide ziektypen reeds voor een groot deel het weinige standvastige der ziekteverschijnselen zal kunnen verklaren en het is misschien gewenscht, dat hier wat meer de aandacht aan geschonken wordt, omdat het ook voor de praktijk zijn nut wel kan hebben om in een gegeven geval met zekerheid vast te stellen of men met bodembesmetting of met geïnfecteerde moederknollen te doen heeft.

Het spreekt vanzelf, dat het onderwerp der aardappelverticilliose hiermee nog lang niet uitgeput is; ik wil hier echter alleen datgene vermelden, wat in verband met de andere verticilliosen en het daarbij waargenomene van beteekenis is; verschillende andere kwesties, waaronder zeer belangrijke, bv. de verschillende vatbaarheid der onderscheidene cultuurvariëteiten laat ik hier geheel buiten bespreking.

IV. *Verspreiding der verticilliosen; bestrijding.*

Over de verspreiding kunnen we voorloopig niet veel anders geven dan eenige notities: In den aanvang is gezegd, dat de verticilliosen, in den zomer van 1918 in buitengewone mate de aandacht hebben getrokken; ongetwijfeld is de hevigheid, waarmede zij optrad, grootendeels aan de buitengewone droogte gedurende den voorzomer te wijten. Ook het veelvuldig optreden van de tomatenverticilliose moet hiermede wel in verband staan, althans volgens het oordeel van deskundigen, doet zich een d.g. aanhoudende droogte wel degelijk ook in de kassen en warenhuizen

gevoelen, wanneer tenminste hier geen ondergrondse bevoeiing wordt toegepast.

Nadat te Lent de verticilliose in de tomaten was geconstateerd, werd zij ook spoedig elders waargenomen, in de eerste plaats door verschillende controleurs bij den Phytopathologischen dienst, wier aandacht er op gevestigd was; zoo te Maarssen, Bunnik, Blokker, Oterleek (door den heer SCHENK); de heer DE VIN trof haar aan in verschillende kweekerijen te Elst en Lent; uit Huizum werden zieke tomatenplanten gezonden, eveneens aan verticilliose lijdende. Nergens trad de ziekte bepaald verwoestend op; het was in den regel slechts een klein percentage der planten hetwelk aangetast werd. Het is niet twijfelachtig, dat er vaak verband is tusschen de verticilliose van de tomaten en van de aardappelen. In één geval was duidelijk waar te nemen, dat in een nieuwe kas, geplaatst op een aardappelveld, de ziekte het sterkst optrad. Hier vond ik ook op een aangrenzend veld verticilliose bij aardappelen en in de vollen grond gekweekte tomaten. Ook bij de komkommers en meloenen is het in den regel slechts een klein percentage der planten, wat aangetast wordt; hierop zijn echter uitzonderingen. Wij ontvingen zieke komkommerplanten uit Boskoop (ZWARTENDIJK), Oude-water, Groningen, en uit Berkel en Rodenrijs. De heer DE VIN verzamelde in het Westland eenige gegevens over de verticilliose, waaruit bleek, dat ze daar niet zonder beteekenis is en er vooral in de komkommers, minder in meloenen en in tomaten schijnt voor te komen; in het Westland was het voorgekomen, dat een kweker honderd ramen komkommers geteeld had, waarvan er dagelijks drie à vier afstierven, zoodat de schade aanzienlijk was.

Dat echter de ziekte ook in meloenen zeer schadelijk kan optreden, bleek mij bij een bezoek aan de proeftuin te Vinkenveen. Hier waren drie reeksen meloenplanten, ieder van 30 ramen, in korten tijd zéér ziek geworden, zoodat er

bijna geen gezonde meer tusschen te vinden was. De bodem is hier zwarte veengrond, die vijf jaar geleden nog grasland was; aardappelen waren er nooit geteeld. Wat hier het merkwaardigste was, is, dat de komkommers op hetzelfde veld verbouwd alle gezond bleven. (De meloenenbakken vormden, zooals gezegd, drie reeksen; aan weerskanten daarvan lagen eenige reeksen van komkommerbakken). De meloenen behoorden tot twee variëteiten (Westlandsche Netmeloen en Haarlemmer Bonte); beide werden vrijwel even sterk aangetast. De behandeling, bemesting enz. van alle bakken was dezelfde. Het feit is vrij raadselachtig.

Wat de aardappelverticilliose betreft, deze is eveneens zeer sterk opgetreden; in verschillende streken van ons land, zoowel op klei- als op zandgronden (Friesland, Zuid-Holland, Gelderland) heeft zij de aandacht getrokken, wellicht meer dan eenige andere aardappelziekte. Nauwkeurige gegevens werden hieromtrent echter niet verzameld.

Ook over de bestrijding der ziekte wil ik kort zijn. Van een directe bestrijding zal m. i. bij een ziekte als deze, waar het kwaad in den bodem schuilt, weinig sprake kunnen zijn. Men zal zich allicht het eerst afvragen of het mogelijk is de zwam in den bodem te doden, b.v. door middel van fungicide stoffen. Nu zijn de resultaten der proeven, die in deze richting genomen zijn, weinig hoopvol. Dergelijke proeven zijn, met 't oog op den landbouw op grooten schaal en met een aantal verschillende stoffen in N.-Amerika genomen, o. a. door JONES und GILMAN (1915), ter bestrijding van de „Cabbage yellows”, een tracheomycose van de kool, door *Fusarium conglutinans* veroorzaakt. Hun resultaat is eensluidend, dat er van deze methode niet veel heil te verwachten is: „De conclusie is duidelijk, er bestaat geen hoop, dat behandeling van den bodem met fungicide stoffen ook maar in 't minst zal kunnen baten tegen deze ziekte” (JONES and GILMAN, 1915). Sterilisatie door middel van stoom is

in den landbouw al evenmin toe te passen. Zij kan, volgens JONES en GILMAN, niet eens voor de zaadbedden der koolplanten in aanmerking komen. JOHNSON (1914) had deze methode met goed gevolg toegepast op de zaadbedden voor tabak in Wisconsin. Ook voor de tomaten- en de komkommercultuur zie ik er weinig heil in, vooral voor de laatste, waarbij men in den regel met groote hoeveelheden broeimest werkt; in de kassen worden de planten op verhoogingen uitgeplant, uit een mengsel van kleizoden en paardenmest bestaande, waarbij men later, als er aan den stengelvoet wortels zichtbaar worden, successievelijk nog meermalen met hetzelfde mengsel den grond aan den stengelvoet ophoopt. Bij een d.g. cultuur is het steriliseeren van den bodem vrijwel uitgesloten.

Het ziet er dus, wat de directe bestrijding der ziekte betreft niet zeer rooskleurig uit. Bij de aardappelverticilliose kan men zich nog de vraag stellen of het mogelijk is de zwam in de knollen te doden zonder de knollen zelf te schaden. De proeven van PETHYBRIDGE (1917) geven hier eenig uitzicht op goed resultaat. Hij plaatste knollen, waarvan hij zich overtuigd had, dat zij *Verticillium*-mycelium bevatten, gedurende 5, 10 en 20 uur in een thermostaat, waarin de t° 46° bedroeg, waarbij de t° binnen in de knollen tenslotte steeg tot 44.5° . Al deze knollen ontwikkelden zich na uitplanting goed, ofschoon de vijf twintig-uur knollen zichtbaar geleden hadden; drie van deze gaven ook eenigszins zwakkere planten. Geen van deze vijf planten leed aan verticilliose, terwijl alle contrôleplanten, zoo ook diegene, die 5 uur verwarmd waren, ziek werden. Van de 5 gedurende 10 uur verwarmde planten werden er drie ziek, een gezond en een twijfelachtig. Verdere proeven zullen moeten uitmaken of het mogelijk is de verwarming zoo te regelen, dat de zwam gedood wordt zonder de knollen te schaden. Wellicht kan dit blijken voor de practijk zijn nut te hebben.

Het belangrijkste echter wat men m. i. zal moeten doen

ter bestrijding der ziekte is, dat men tracht variëteiten te kweken, die een hooge mate van resistentie tegen de verticilliose bezitten. Men heeft vooral ook op het gebied der „wilt diseases", hiermede in Amerika gunstige resultaten verkregen, die in het bijzonder ook daarom zeer belangrijk zijn, omdat eenige van die variëteiten reeds gedurende tal van jaren hun weerstandsvermogen onverminderd hebben bewaard.

Zoo slaagde ORTON (1909, 1913) er in variëteiten van katoen te kweken, die een bijna volkomen resistentie tegen de fusariose bezitten, een ziekte (eveneens een vaatmycose), die in de Zuidelijke Vereenigde Staten zeer veel schade doet. JONES en GILMAN (1915) sloegen tenslotte denzelfden weg in ter bestrijding van de zooeven genoemde „Cabbage-Yellows", nadat alle andere pogingen schipbreuk hadden geleden. De resultaten, die CHRISTENSEN (1917) in Denemarken gekregen heeft met koolraapvariëteiten, die een buitengewoon weerstandsvermogen hebben tegen *Plasmodiophora Brassicae*, de veroorzaker van den knolvoet, verdienen eveneens de aandacht.

Een eerste vereischte voor dit werk is, dat men kan beschikken over gelijkmatig en door en door besmette stukken land, waar zooveel mogelijk alle vatbare planten ziek worden. Want het is er om te doen planten te vinden, die een buitengewoon weerstandsvermogen hebben; deze gebruikt men als uitgangsmateriaal, kweekt ze voort en tracht, hetzij direct, hetzij na kruising met andere variëteiten, rassen te verkrijgen, die de verschillende gewenschte eigenschappen in zich vereenigen.

ORTON noemt het als een van de groote moeilijkheden, die zich bij dit werk voordoen, het vinden van dóór en dóór besmette gronden; voldoet een stuk land niet aan dezen eisch, dan heeft men groote kans, dat talrijke planten aan de infectie ontsnappen, waardoor men met ongeschikt materiaal doorwerkt. Misschien is het mogelijk deze moeilijkheid

te ontgaan en tevens de methode te verfijnen op de wijze, zooals ik dit heb aangegeven in „De Verticilliose van den komkommer” (1918). Men dan zich n.l. betrekkelijk gemakkelijk aanzienlijke hoeveelheden gelijkmatig besmetten grond verschaffen door deze kunstmatig (met reïnculturen) te infecteeren. Met dezen grond kan men een groot aantal potten vullen of kweekbakken en hierin de planten kweken, die men wenscht te vergelijken. Het spreekt van zelf, dat men op die wijze nooit op zoo groote schaal zal kunnen werken, als op besmette velden, maar aan den anderen kant heeft men ook veel grooter zekerheid, dat de planten, die gezond blijven ook inderdaad door weerstandsvermogen uitmunten. Mocht het dus b.v. niet mogelijk blijken de eerste keus, uit het ruwe materiaal, op deze wijze te doen, dan zou men het als tweede zeef kunnen gebruiken, waarbij men tevens de planten nauwkeurig kan observeeren.

Welke methode men ook wil toepassen, het lijkt me zeer gewenscht, dat we ook bij ons te lande voor verschillende ziekten, in de eerste plaats de vaatmycosen, dezen weg inslaan. Ik twijfel er niet aan, dat hij in een richting leidt waarin zoowel voor wetenschap als practijk belangrijke resultaten te verkrijgen zijn.

H. A. A. VAN DER LEK.

VERKLARING VAN PLAAT I EN II.

PLAAT I.

Fig. 1. Gedeelte van een door *Verticillium alboatrum* aangetaste komkommerplant: Twee afgestorven bladeren, waarvan de bladstelen en ook de hoofdnerven zich zwart gekleurd hebben door de vorming van rustmycelium; daarop hebben zich in vochtige omgeving conidiëndragers ontwikkeld. Bezieet men den bladsteel met de loupe, dan krijgt men het beeld van:

Fig. 2. Een deel van een der bladstelen zichtbaar op fig. 1,

ongeveer $6\times$ vergroot. De conidiëndragers doen zich voor als een uiterst fijne dauw; men ziet zeer kleine druppeltjes, waarvan de grootere ontstaan zijn door samensmelting van de ronde slijmkopjes, afgebeeld op:

Fig. 3. Conidiëndragers van *Verticillium alboatrum*, sterk vergroot ($550\times$); de kransgewijs geplaatste zijtakjes vormen conidiën, waarvan er een aantal, door een slijmachtige substantie bijeengehouden, ronde knopjes vormen aan de uiteinden der takjes.

PLAAT II.

Komkommerplant, gekweekt in zuiver zand met voedingszouten, aan den stengelvoet geïnfecteerd met sporen uit een reïncultuur van *Verticillium alboatrum*; vijftien dagen later gefotografeerd. Het blad *a* is het eerst aangetast; men merke op, dat het geen gewone verwelking is (de bladsteel is nog stijf en opgericht); het blad *b* is eenzijdig ziek, de naar voren gewende bladlob begint reeds te verschrompelen; *c* vertoont nog alleen slechts een geringe verkleuring; *d* en *e* begonnen drie dagen later slap te hangen.

LITERATUUR.

ALLARD, H. A., 1915. Distribution of the virus of the mosaic disease in capsules, filaments, anthers and pistils of affected tobacco plants. Journ. of agric. research, Vol. V.

BROWN, N. A., 1914. A snapdragon wilt due to *Verticillium*. Phytopathology, Vol. IV, p. 217.

CARPENTER, C. W., 1918. Wilt diseases of okra and the *Verticillium* wilt problem. Journ. of agric. research, Vol. XII, p. 329—340.

CHRISTENSEN, C. J., 1917. Tiltraekning af kaalraeformer med saerlig Modstandsevne mod kaalbrokssvamp. Tidskrift for Plan-teavl. 24 Bd., p. 68—82.

DALE, E., 1912. On the fungi of the soil. I. Sandy soils; *Annales Mycologici*, X, p. 465.

DALE, E., 1912. On the cause of „Blindness in Potato Tubers. *Ann. Bot.*, Vol. XXVI, p. 129.

GUÉGUEN, F., 1906. *Acrostalagmus Vilmorinii* n. sp., *Mucédinée*

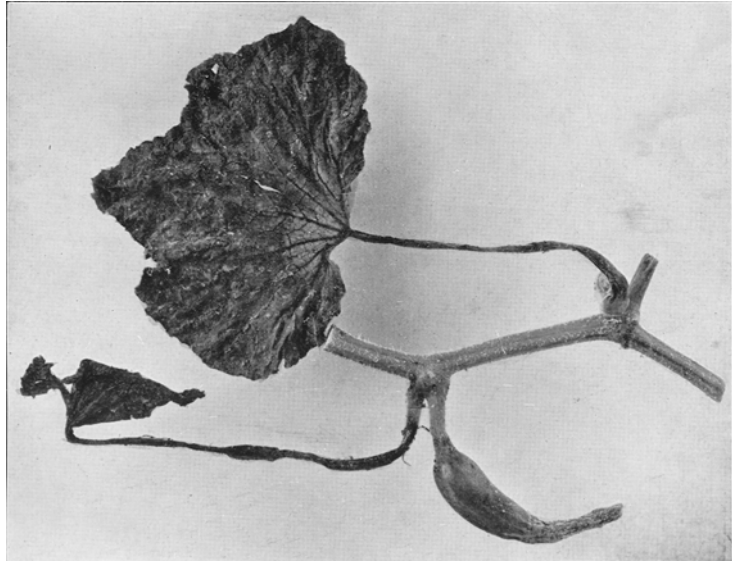


Fig. 1.



Fig. 2.

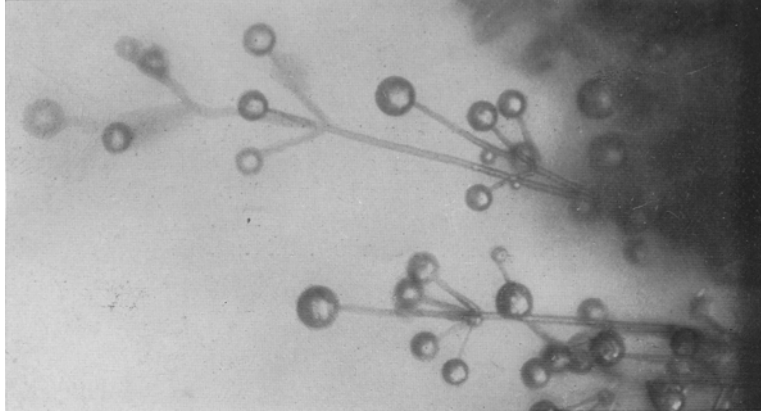


Fig. 3.



Fig. 4.

produisant une maladie à sclérotés du collet des Reines-Marguerites. Bull. Soc. Myc. de France, Tome XXII, p. 254—265.

VAN HOOK, J. M., 1904. Some diseases of gingseng. N. Y. Cornell Agr. Exp. Sta. Bul. 219, p. 165—186.

JAGGER AND STEWART, 1918. Some Verticillium diseases. Phytopathologie, Vol. VIII, p. 15—19.

JOHNSON, J., 1914. The control of damping-off disease in plant beds. Wis. Agr. Exp. Sta. Research Bul. 31.

JONES AND GILMAN, 1915. The control of cabbage yellows through disease resistance. Wis. Agr. Exp. Sta. Research Bul. 38.

KLEBAHN, H., 1913. Beiträge zur Kenntnis der Fungi Imperfecti. Eine Verticillium-krankheit auf Dahlien. Mycol. Centbl. Bd. III., p. 49—66.

LAWRENCE, W. H., 1912. Bluestem of the black raspberry. Wash. Agr. Exp. Sta. Bul. 108.

VAN DER LEK, H. A. A., 1918. Onderzoekingen over tracheomycosen: de Verticilliose van den komkommer. Mededeelingen van de Landbouw-Hoogeschool, Dl. XV, p. 1—45. (Met Fransch résumé).

LINDFORS, T., 1917. Om Vissnesjuka hos Gurkor förorsakad av Verticillium alboatrum. Rk. Berth. Meddelande nr. 159 från Centralanstalten för försöksväsendet på jordbudsområdet. Botaniska avdelningen, nr. 13.

ORTON, W. A., 1909. The Development of Farm Crops resistant to disease. Yearbook U. S. Dep. of Agric. 1908, p. 453—464.

ORTON, W. A., 1913. The development of Disease resistant varieties of plants. IVe Conférence internationale de Génétique Paris, 1911; Comptes rendus et rapports.

ORTON, W. A., 1914. The fungus genus Verticillium in its relation to plant diseases. Report of the fifth annual meeting of the American Phytopathological Society, Phytopathology, Vol. IV.

PETHYBRIDGE, G. H., 1916. The Verticillium disease of the potato. The Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society, Vol. XV (N.S.), No. 7, p. 63-92.

PETHYBRIDGE, G. H., 1917. Investigations on potato diseases. (Eighth report). Journ. of the Dep. of Agric. and technic. Instruction for Ireland, Vol. XVII, No. 4 (p. 11—12).

RANKIN, W. H., 1914. Thrombotic disease of maple. Phytopathology, Vol. IV, p. 395—396.

REINKE UND BERTHOLD, 1879. Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze. Untersuchungen a. d. Botan. Lab. d. Univ. Göttingen, I.

SPIECKERMANN, A., 1911, Beiträge zur Kenntnis der Bakterienring- und Blattrollkrankheiten der Kartoffelpflanze. Jahresber. des Ver. f. angew. Botanik, Jahrg. 8, p. 173—177.

WOLLENWEBER, W. H., 1913. Pilzparasitäre Welckkrankheiten der Kulturpflanzen. Ber. der Deutschen Bot. Gesell. Bd. 31, (p. 17—34).
