

HET VOORKOMEN VAN PHYSIO 4 VAN PHYTOPHTHORA INFESTANS IN NEDERLAND

With a summary:

The occurrence of race 4 of Phytophthora infestans in the Netherlands

DOOR

C. MASTENBROEK

Veredelingsbedrijf Centraal Bureau, Hoofddorp

en

TH. DE BRUIN,

Laboratorium voor Phytopathologie, Wageningen

De veredeling van de aardappel op resistentie tegen *Phytophthora infestans* begon in Nederland in 1942 met het maken van de eerste kruisingen tussen *Solanum demissum* en rassen van *Solanum tuberosum*. Op dat tijdstip waren reeds twee physio's van de schimmel bekend, nl. 0 en 1 (nomenclatuur volgens BLACK, MASTENBROEK, MILLS & PETERSON, 1953). Deze onderscheiden zich van elkaar door het ontbreken resp. het aanwezig zijn van pathogeniteit voor de W-rassen. Zaailingen uit terugkruisingen van het resistente materiaal met praktijkrassen werden geselecteerd op resistentie tegen deze twee physio's. Na enkele jaren werden sommige van deze resistente klonen echter te velde aangetast door wat bij nader onderzoek nieuwe physio's bleken te zijn. Deze nieuwe physio's bleken gelukkig niet voor alle hybriden pathogeen te zijn, zodat zij in het selectiewerk betrokken konden worden. Evenwel, het beschreven proces herhaalde zich enkele malen, waardoor het aantal in Nederland aangetroffen physio's zich in de periode 1945-1950 tot acht uitbreidde (MASTENBROEK, 1952). In 1954 werden wederom enkele voor Nederland nieuwe physio's gevonden; hierover zal in een apart artikel mededeling gedaan worden. Ook in andere landen, waar soortgelijk werk wordt uitgevoerd, bleek de schimmel in verscheidene physio's gedifferentieerd te zijn.

Voortgezet onderzoek in verschillende landen leidde tot de conclusie, dat er tenminste vier verschillende factoren voor resistentie (bedoeld wordt hier steeds de infectie-resistentie, die berust op overgevoeligheidsreacties) bestaan. Deze vier factoren kunnen in 16 verschillende combinaties voorkomen. BLACK (1952) veronderstelde nu, dat er theoretisch ook 16 verschillende physio's van *P. infestans* zullen voorkomen. Elk physio is gekenmerkt door een bepaald spectrum (MASTENBROEK, 1952) ofwel pathogeniteit voor een bepaalde reeks van resistentie-genotypen. BLACK (1952) bracht dit samenspel tot uitdrukking in de nomenclatuur van physio's en resistentiefactoren. Samenwerking tussen onderzoekers uit drie landen leidde tot het voorstel, dit nomenclatuur-systeem internationaal te gaan gebruiken (BLACK, MASTENBROEK, MILLS & PETERSON, 1953). Met behulp van de 16 resistentie-genotypen (of een deel daarvan) kan vastgesteld worden, tot welk physio een bepaalde isolatie behoort.

Van het theoretisch mogelijke minimum aantal van 16 physio's zijn er thans

maar weinig meer onbekend. Ons interesseert, in het kader van dit artikel, echter in 't bijzonder het voorkomen van physio 4. Dit physio werd in 1945, laat in het seizoen, voor het eerst in Nederland geïsoleerd van een voor de physio's 0 en 1 onvatbare kloon. Van 1947 af werden te Hoofddorp waarnemingen gedaan over het voorkomen te velde van dit en andere physio's. Vrijwel steeds verscheen physio 0 het eerst en de overige physio's, indien zij al optraden, later. Dit gaf aanleiding tot de veronderstelling, dat physio 0 in de veldpopulatie t.o.v. de overige physio's nog zeer sterk in de meerderheid was, of dat elk jaar opnieuw uit physio 0 de overige physio's ontstaan. Dat deze „overige” physio's steeds het eerst op veredelingsbedrijven werden gevonden, behoeft geen verbazing te wekken. Immers alleen dáár zijn planten aanwezig, door welker aantasting de aanwezigheid van de physio's kan blijken.

Alle tot nu toe gevonden physio's zijn pathogeen voor rassen van *S. tuberosum*; deze bezitten dus geen factoren voor infectie-resistentie. Dat *S. tuberosum* rassen vrijwel steeds het eerst aangetast worden en hybriden met resistentiefactoren later en sporadisch, maakt het onwaarschijnlijk, dat in de praktijkvelden (van rassen van *S. tuberosum*) andere physio's dan physio 0 zullen worden aangetroffen. Een door BLACK & HAIGH (1947) in Schotland uitgevoerd onderzoek bevestigt deze veronderstelling. LEHMANN (1938) deed eenzelfde, uitgebreid onderzoek met hetzelfde resultaat. Later is in Duitsland, met het uitbreiden van de teelt van W-rassen (met factor R_1) de situatie waarschijnlijk grondig gewijzigd. In Nederland komen rassen met factoren voor infectie-resistentie in de praktijk nog slechts sporadisch voor. De veronderstelling, dat physio 0 momenteel nog verre in de meerderheid zal zijn, ligt dus voor de hand.

Een onderzoek als boven bedoeld, werd in Nederland tot nog toe niet ingesteld. De eerste auteur stelde evenwel van 1948 af op het Veredelingsbedrijf van het Centraal Bureau te Hoofddorp de identiteit van de ter plaatse voorkomende physio's vast. Hierbij werden van 1951 af ook een aantal isolaties van rassen van *S. tuberosum* gemaakt vóór en ná het optreden van *P. infestans* in klonen met verschillende resistentiefactoren. Tabel 1 geeft een overzicht van de resultaten:

TABEL 1. De frequentie van de op *S. tuberosum*-rassen aangetroffen physio's van *P. infestans*
Frequency of races isolated from varieties of S. tuberosum

Physio Race Jaar Year	0	1	2	4	1, 4	2, 4	1, 2, 4	2, 3, 4	Aantal isolaties Number of isolates
1951	20	2	—	2	—	1	1	2	28
1952	22	2	—	59	—	1	1	—	85
1953	—	—	—	4	—	—	—	9	13
1954	—	—	—	15	1	—	—	—	16

In 1951 werd dus nog in het grootste deel der gevallen physio 0 geïsoleerd. Dit is dus geheel in overeenstemming met de hierboven uitgesproken verwachting.

In 1952 werd — naar verhouding — reeds in een groot aantal isolaties physio 4 aangetroffen. Zeer opvallend was in 1953 het ontbreken van physio 0. In dat jaar werd te Hoofddorp alleen aantasting van *S. tuberosum*-rassen (r-genotype) en R_3 - en R_2R_4 -genotypen geconstateerd. Voor de aantasting van de laatste genotypen was physio 2, 3, 4 verantwoordelijk. Van de r-genotypen werd echter

niet, zoals verwacht werd, physio 0, maar physio 4 en physio 2, 3, 4 geïsoleerd. In 1954 werden, onmiddellijk na het eerste optreden van *P. infestans* in standaardperceeltjes Eersteling, Bintje en Eigenheimer, een aantal isolaties gemaakt in een poging physio 0 terug te vinden. Doch ook nu werd weer uitsluitend physio 4 gevonden (later in het seizoen ook enkele andere physio's).

De tweede auteur maakte in de jaren 1953 en 1954 om dezelfde reden een aantal isolaties in praktijkpercelen. De isolaties werden, op enkele uitzonderingen na, op een zo vroeg mogelijk tijdstip gemaakt in verschillende delen van het land en meestal ver verwijderd van veredelingsbedrijven. Alleen physio 4 kon worden aangetoond. Ook uit in najaar 1953 uit Baflo (Gron.) en najaar 1954 uit Sinderen (Gld.) ontvangen zieke knollen kon alleen physio 4 worden geïsoleerd (tabel 2).

TABEL 2. Overzicht van de gemaakte veldisolaties in de jaren 1953 en 1954
Survey of the field isolates made in 1953 and 1954

Datum van isolatie <i>Date of isolation</i>	Plaats <i>Place</i>	Ras <i>Variety</i>
2 Juni 1953	Grootebroek (NH)	Eersteling
29 Juni	Wageningen (Gld)	Bintje
13 Juli	Wageningen (Gld)	Meerlander
Najaar	Baflo (Gr)	Eigenheimer (knol) (<i>tuber</i>)
30 Juni 1954	Aarle Rixtel (NB)	Wilpo
1 Juli	Grootebroek (NH)	Eersteling
7 Juli	Wilhelminadorp (Z)	Bintje
7 Juli	Zaltbommel (Gld)	Schoolmeester
16 Juli	Mantinge (Dr)	Bintje
22 Juli	Wageningen (Gld)	Eersteling
24 Juli	Bennekom (Gld)	Eigenheimer
Najaar	Sinderen (Gld)	Libertas (knol) (<i>tuber</i>)

Alle isolaties, met uitzondering van die van 22 en 24 Juli 1954, werden gemaakt toen de ziekte nog maar op enkele bij elkaar staande planten voor kwam in overigens (nog) gezonde gewassen.

Inmiddels is door GRAHAM (1954) in Canada waargenomen, dat daar physio 4 naast physio 0 voorkomt op rassen van *S. tuberosum*. Hij maakte isolaties uit zieke knollen, afkomstig uit de 10 provincies van Canada.

Bij determinatie van een aantal uit andere landen toegezonden isolaties in 1953 en 1954 is aan het licht gekomen, dat in Zweden, Denemarken, Zwitserland, Portugal en Jordanië physio 4 voorkomt op rassen zonder factoren voor infectie-resistentie.

Van BLACK werden op aanvraag isolaties van wat physio 0 behoorde te zijn, verkregen; driemaal werden geïnoculeerde knollen ontvangen. Echter ook hier was physio 4 in het spel. Alleen de laatste zending tastte R_4 -planten in mindere mate aan. Het isoleren van physio 0 uit een eventueel mengsel is tot nu toe niet gelukt.

Opvallend is het dus, dat physio 4 in vele landen de laatste jaren een belangrijke rol is gaan spelen. Aardappellrassen met factor R_4 voor infectie-resistentie worden echter nergens in de praktijk geteeld. De verklaring van deze opvallende verschuiving in de *Phytophthora*-veldpopulatie kan dus niet gezocht worden in een invloed van een wijziging in het rassensortiment.

Vervolgens kan men overwegen of een verandering in de R_4 -plant oorzaak zou kunnen zijn van de veelvuldige aantasting van deze plant in inoculatieproeven (waaruit dan verkeerde conclusies zouden worden getrokken). Uit het feit, dat het genotype in kwestie door physio 4 wordt aangetast, volgt, dat geen R-factor of uitsluitend R_4 aanwezig is. De nog steeds aanwezige resistentie van de bewuste plant tegen de physio's 1 en 2 wijst op de aanwezigheid van een R-factor; deze moet dus R_4 zijn. Een verandering van het genotype is dus onwaarschijnlijk.

Als derde mogelijkheid kan een verandering in de agressiviteit van physio 4 van de schimmel worden genoemd. Veldwaarnemingen van MASTENBROEK (1952) deden evenwel juist een geringere agressiviteit van de recente physio's vermoeden. BLACK (1952) nam enige proeven over deze kwestie en kwam tot de conclusie, dat de physio's, die planten met R-factoren kunnen aantasten, in mengsels met physio 0 op loof van *S. tuberosum* meer of minder snel het onderspit delven. In grote lijnen gezien verdwenen zij des te sneller uit het mengsel, naarmate hun spectrum breder was. Er waren evenwel aanzienlijke variaties; physio 2, 4 was b.v. in een proef na 10 overentingen op *S. tuberosum* nog volop aanwezig (de mede-aanwezigheid van de physio's 0 en 4 werd in deze proef niet aangetoond). In een andere proef leek physio 2, 4 op bladeren van *S. tuberosum*-rassen echter toch minder sporen te vormen dan op R_2 - en R_4 -genotypen. BLACK kwam tot de conclusie, dat „the specialised strains must be regarded as less virulent than the common strain in relation to *S. tuberosum*”.

THURSTON & EIDE (1952, 1953) komen tot eenzelfde gevolgtrekking voor een van Cherokee geïsoleerd physio (vermoedelijk identiek aan physio 1) t.o.v. physio 0. De veronderstelling, dat wij thans te maken zouden hebben met een tot physio 4 behorende vorm van *P. infestans*, die agressiever zou zijn dan physio 0 ook op rassen van *S. tuberosum*, ligt weliswaar niet voor de hand, maar lijkt niettemin voorlopig toch de meest waarschijnlijke verklaring. Deze hypothese zal nog nader op haar juistheid getoetst dienen te worden; men moet hiervoor echter over physio 0 beschikken. Het bestaan van verschillen in agressiviteit en andere eigenschappen tussen isolaties met eenzelfde spectrum mag, nu ook talrijke variaties in pathogeen opzicht bekend zijn, waarschijnlijk worden geacht. WAGGONER & WALLIN (1952) en LARANCE & MARTIN (1954) toonden het bestaan van enkele verschillen aan.

Ook al zou de opgestelde hypothese naderhand juist blijken te zijn, dan blijft toch het tempo, waarin de physio-verschuiving zich heeft voltrokken, raadselachtig snel.

SUMMARY

Since 1942 when breeding of potatoes for resistance to *Phytophthora infestans* started in the Netherlands, it has seemed that the fungus was differentiated into several races. These races were always found at breeding stations where the differentials were grown. During 1951–1954 in trial plots of the Breeding Station Centraal Bureau at Hoofddorp a number of races were found on varieties of *S. tuberosum*. These varieties are susceptible to all races of *P. infestans* (table 1). Since 1951 a shifting of races occurred so that in 1953 and 1954 race 4 (nomenclature according to BLACK, MASTENBROEK, MILLS and PETERSON) was predominantly found and race 0 had disappeared. The same phenomenon

was also observed in fields where varieties of *S. tuberosum* were exclusively grown. In the years 1953 and 1954 a number of isolations were made from fields situated far away from breeding stations. At breeding stations specialized races usually appeared later than race 0. Therefore it was important to make these isolations in the field as soon as the disease was observed (table 2). Notwithstanding, only race 4 was found. Race 4 has also been isolated from material obtained from Sweden, Denmark, Switzerland, Portugal and Jordan. Moreover in Canada the occurrence of race 4 has been demonstrated by GRAHAM in tubers of *S. tuberosum*-varieties.

Since varieties of the R₄-genotype are not grown in the Netherlands, the occurrence of race 4 cannot be due to a change of varieties grown in the field. A change in the resistance of the R₄-genotype in the series of the test-plants is unlikely too because of the demonstrated resistance of this genotype to race 1 and 2. A third possibility would be an increase in aggressiveness of race 4; so that it is now more aggressive to varieties of *S. tuberosum* than race 0 is. Although investigations of BLACK (1952) and THURSTON and EIDE (1952, 1953) point to a lesser degree of aggressiveness of the new races with respect to race 0 on *S. tuberosum* varieties, there is no a priori reason to assume that an increase in aggressiveness should be impossible, since variation in pathogenicity and other properties has been observed.

LITERATUUR

- BLACK, W., - 1952. A genetical basis for the classification of strains of *Phytophthora infestans*. Proc. Roy. Soc. Edinb. B. 45: 36-51.
- BLACK, W. & J. C. HAIGH, - 1947. Strains of potato blight in Scotland. Scot. J. Agric. 27: 49-50.
- BLACK, W., C. MASTENBROEK, W. R. MILLS & L. C. PETERSON, - 1953. A proposal for an international nomenclature of races of *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. Euphytica 2: 173-179.
- GRAHAM, K. M., - 1954. Distribution of races of *Phytophthora infestans* in Canada. Phytopathology 55: 490 (Abstr.).
- LARANCE, R. S. & W. J. MARTIN, - 1954. Comparison of isolates of *Phytophthora infestans* at different temperatures. Phytopathology 44, p. 495 (Abstr.).
- LEHMANN, H., - 1938. Ein weiterer Beitrag zum Problem der physiologischen Spezialisierung von *Phytophthora infestans* de Bary, dem Erreger der Kartoffelkrautfäule. Phytopath. Z. 11: 121-154.
- MASTENBROEK, C., - 1952. Over de differentiatie van *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary en de vererving van de resistentie van *Solanum demissum* Lindl. Diss. L.H.S. Wageningen, 121 pp.
- THURSTON, H. D. & C. J. EIDE, - 1952. The appearance and survival of new races of *Phytophthora infestans*. Phytopathology 42: 481-482 (Abstr.).
- THURSTON, H. D. & C. J. EIDE, - 1953. The survival of races of *Phytophthora infestans* in a mixture. Phytopathology 43: 486 (Abstr.).
- WAGGONER, P. E. & J. R. WALLIN, - 1952. Variation in pathogenicity among isolates of *Phytophthora infestans* on tomato and potato. Phytopathology 42: 645-648.