

ENKELE PROEVEN MET STAMMEN VAN HET X- EN HET AUCUBABONTVIRUS VAN DE AARDAPPEL

*With a summary: Some experiments with strains of virus X and
aucuba virus of the potato*

DOOR

B. MARIS¹⁾ en A. ROZENDAAL

Laboratorium voor Phytopathologie der L.H., Wageningen

INLEIDING

Bij voorgaand onderzoek was Spaanse peper (*Capsicum annuum*) als een voor het aucubabontvirus tamelijk snel en sterk reagerende waardplant naar voren gekomen. Het bleek zelfs een geschikte toetsplant voor dit virus te zijn. Behalve voor het aucubabontvirus is Spaanse peper ook vatbaar en gevoelig voor het X-virus van de aardappel. De vraag deed zich dus voor of de door verschillende X- en aucubabontvirus-stammen teweeggebrachte symptomen voldoende van elkaar te onderscheiden zijn. Om dit uit te maken werd Spaanse peper met een aantal stammen van genoemde viren geïnoculeerd.

Een Amerikaanse publikatie van OSWALD (1950) werd aanleiding ook lucerne planten (*Medicago sativa*) met dezelfde stammen van het aucubabontvirus te inoculeren. De door OSWALD beschreven symptomen van het „tuber-necrosis virus” op loof en knollen van bepaalde aardappelrassen deden namelijk in hoge mate denken aan die van het aucubabontvirus. Beide viren geven afhankelijk van de gebruikte stam meer of minder duidelijke, gele verkleuringen of necrosen van de bladeren en de „tuber-necrosis”-verschijnselen lijken zelfs identiek met de door het aucubabontvirus veroorzaakte pseudo-netnecrose-symptomen in de knollen. Bij beide ziekten begint de necrose aan het navelende van de knollen en heeft de uitbreiding in hoofdzaak plaats gedurende de bewaring.

OSWALD (1950) bracht het bewijs, dat het „tuber-necrosis virus” een stam is van het lucerne mozaïek virus en dat in Californië de veelvuldig met dit virus besmette lucerne velden een gevaarlijke infectiebron vormen voor aangrenzende aardappelpercelen. Het lag dus voor de hand na te gaan in hoeverre lucerne ook met het aucubabontvirus geïnfecteerd kan worden, een en ander in combinatie met andere proeven ter vergelijking met het „tuber-necrosis virus”.

BESCHRIJVING VAN DE GEBRUIKTE X- EN AUCUBABONTVIRUS-STAMMEN

Wat het X-virus betreft werd met 4 verschillende stammen geëxperimenteerd, te weten:

1. een zwakke stam, die in de meeste aardappelrassen slechts een zeer zwak tussennervig mozaïek veroorzaakt; deze stam werd aanvankelijk in Bintje gevonden en aangeduid als zwak X-Bintje.
2. een sterke stam, die een zeer duidelijk tussennervig mozaïek teweegbrengt en eveneens in Bintje werd gevonden (sterk X-Bintje).

¹⁾ Thans werkzaam aan het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen, Wageningen.

3. een necrotische stam, die een hevig misvormend tussennervig mozaïek veroorzaakt, gepaard gaande met necrotische vlekjes tussen de nerven. In verband met de zeer scherp afgetekende mozaïekverschijnselen spreken we hier wel van scherp X-Bintje.
4. een stam uit het aardappelras Eersteling. Dit ras is steeds carrier van een X-virus, dat in de meeste rassen (o.a. ook in Bintje) een topnecrose veroorzaakt. Deze stam werd aanvankelijk onder de naam B-virus beschreven. Om de verwantschap met het X-virus uit te laten komen, zullen we deze stam X_B noemen.

Van het aucubabontvirus werden een 6-tal stammen bestudeerd. Voor de aanduiding van 3 dezer stammen werd gebruik gemaakt van de oplopende hevigheid van de pseudo-netnecrose-verschijnselen in de knollen: psn. I, II en III. De andere stammen kunnen helaas hieronder niet gevangen worden, omdat de teweeggebrachte symptomen te veel afhankelijk zijn van het aardappelras. Van het gebruikte materiaal kan het volgende worden opgemerkt:

1. het psn. I-virus geeft in het loof van bijna alle aardappelrassen verschijnselen van aucubabont en in de knollen van een aantal rassen een meer of minder zwakke pseudo-netnecrose.
2. het psn. II-virus veroorzaakt in het loof van dezelfde rassen slechts een onbestemde, enigszins bronzig aangelopen tussennervige, lichte verkleuring; de knollen vertonen echter een veel opvallender pseudo-netnecrose.
3. het psn. III-virus geeft een duidelijk tussennervig bronsachtig bont met wat necrotische vlekjes; de knollen reageren met een zeer hevige pseudo-netnecrose.

Bovengenoemde 3 stammen waren aanwezig in het ras Friso.

4. het zgn. May Queen-aucubabontvirus bevindt zich altijd in het ras May Queen. Verschillende rassen reageren op deze stam met een sterke misvorming; Friso daarentegen vertoont geen enkel ziekteverschijnsel. Bij de proeven werd uitgegaan van besmet Friso-materiaal.
5. het Gloria-aucubabontvirus komt ongeveer overeen met de in het ras Albion voorkomende stam, die in Eersteling en Eigenheimer een topnecrose veroorzaakt.
6. het Albion-aucubabontvirus was niet direct afkomstig van het „carrier”-ras Albion, maar via passage door *Nicotiana rustica*, waarin het een bontheid en een zwakke tot vrij duidelijke figuurnecrose veroorzaakt.

Van bovengenoemde aucubabontviren werden er ook enkele bij het onderzoek betrokken, nadat zij eveneens *N. rustica* hadden gepasseerd. Dit om een eventuele verzwakking of versterking na te gaan. Het betrof hier:

- a. het May Queen-aucubabontvirus, dat in *N. rustica* eigenlijk geen duidelijk te onderkennen ziektesymptomen veroorzaakt.
- b. het psn. I-virus, dat in *N. rustica* dezelfde symptomen als de Albion-stam teweegbrengt, echter veel geringer in intensiteit.
- c. het psn. II-virus, dat in *N. rustica* symptomen veroorzaakt die in intensiteit staan tussen die van de psn. I- en de Albionstam.

SAPINOCULATIE VAN SPAANSE PEPER MET DE BESCHREVEN X- EN
AUCUBABONTVIRUSSTAMMEN

Op 22 mei 1953 werden series van 4 Spaanse peper planten met behulp van een ruw gemaakt glazen staafje en carborundumpoeder geïnoculeerd met het virus houdende ruwe plantensap. Terwille van de plaatsruimte zal afgezien worden van afzonderlijke volledige symptoomomschrijvingen. Volstaan zal worden met een vergelijkend overzicht.

Duidelijk kwam naar voren, dat de stammen behorende tot de X-virusgroep heel andere symptomen geven dan die van de aucubabontvirusgroep. De X-viren geven op Spaanse peper als primaire symptomen op de geïnoculeerde bladeren scherp begrensde, rondachtige, bruin gekleurde, necrotische vlekjes; de aucubabontviren geven veel minder scherp begrensde, grijsbruine vlekjes, waarvan de vorm onregelmatig en hoekig is (fig. 1).

Als spreidsymptomen geven de X-viren overwegend een duidelijk mozaïekbeeld, terwijl de ontwikkeling van de planten verder normaal is (fig. 2). De aucubabontviren daarentegen geven veel ingrijpender spreidsymptomen; het blad vertoont een donkergroene kleur met een grijzige „veinclearing”, vaak gevolgd door een sterke misvorming. Een en ander gaat dikwijls gepaard met veel bladverlies en necrosen (fig. 3).

Intussen komen er ook grote verschillen tot uiting tussen de viren, behorende tot dezelfde groep. Dit blijkt onder andere uit de incubatietijd. Zo was de incubatietijd voor het zwak X-Bintje virus 16, voor het sterk X-Bintje virus 11 en voor het scherp X-Bintje virus 5 dagen. Met beide eerstgenoemde stammen werden ook spreidsymptomen verkregen, met het scherp X-Bintje virus echter niet. De snelle en hevige locale reactie (fig. 1) alsmede het vroegtijdig afvallen van de geïnoculeerde bladeren gaven het virus geen gelegenheid verder in de plant door te dringen. We hebben hier dus te doen met een soort overgevoeligheidsreactie. De incubatietijd voor de X_B stam uit Eersteling bedroeg 16 dagen; de spreidsymptomen waren slechts uitermate zwak.

De incubatietijden voor de verschillende aucubabontviren liepen onderling veel minder uiteen en bedroegen bij deze proef in de meeste gevallen 9 dagen. Een veel groter verschil tussen deze aucubabontviren kwam tot uiting in de hevigheid der aantasting van de Spaanse peper planten. Het psn. I-virus bleek de plant het zwakst aan te tasten, hoewel hierbij nog heel wat blad te gronde ging. Tengevolge van het psn. II-virus verloren de planten nagenoeg al hun blad, terwijl het psn. III-virus de planten meestal doodde.

Het May Queen-aucubabontvirus via Friso gaf in principe dezelfde symptomen als het psn. II-virus. Hetzelfde kon gezegd worden van het Gloria-aucubabontvirus, alleen bedroeg hier de incubatietijd geen 9 (zoals bij voorgaande stammen het geval was) maar 13 dagen.

Interessant is, dat de viren die *N. rustica* hebben gepasseerd de Spaanse peper heviger aantasten. Zo geeft het psn. I-virus afkomstig uit Friso geen insterving van de top, na bovengenoemde passage echter wel; infectie met het psn. II-virus heeft tot gevolg, dat de Spaanse peper tenslotte vrijwel al het blad verliest, maar infectie met hetzelfde virus na passage heeft afsterven van de Spaanse peper tengevolge (fig. 4). Voor het psn. I-virus werd de incubatietijd tevens verkort tot 5 dagen; voor het psn. II-virus bleef deze 9 dagen. Zonder nader onderzoek is het moeilijk de invloed van de passage te interpreteren. Misschien hebben we hier te

doen met een verhoging van de virulentie. Het is ook mogelijk, dat de gebruikte stammen niet zuiver waren en dat in *N. rustica* om een of andere reden de meer virulente componenten een voorsprong krijgen.

Vermeldenswaard is dat OSWALD (1955) met het „tuber-necrosis virus” na herhaalde passage door WHITE BURLEY tabak eveneens een voor deze plant „verhoogde virulentie” kon constateren. Het lijkt hem echter waarschijnlijk, dat hier een bepaalde selectie van stammen in het spel is.

BEPALING VAN HET THERMALE INACTIVERINGSPUNT VAN EEN TWEETAL STAMMEN VAN HET AUCUBABONTVIRUS

Volgens OSWALD (1950) zou het thermale inactiveringspunt van het „tuber-necrosis virus” tussen 53° en 55°C liggen en het was dus vanzelfsprekend na te gaan in hoeverre die van het aucubabontvirus hiermede overeenstemt. Daartoe werd op 9 juni zowel psn. I- als psn. III-virus bevattend Friso-sap gedurende 10 minuten onderworpen aan resp. 45°, 50°, 53°, 55° en 57°C. Na de warmtebehandeling werd direct afgekoeld onder de kraan en werd het sap na vermengd te zijn met een weinig carborundumpoeder uitgestreken op Spaanse peper planten.

In tegenstelling met de hiervoor beschreven proeven verschenen de eerste locale symptomen reeds na 4 dagen. De zoveel kortere incubatietijd dient vooral in verband gebracht te worden met het feit, dat hier de planten in een veel jonger groeistadium werden geïnoculeerd. Overigens bleek de incubatietijd afhankelijk te zijn van de temperatuur waarop verhit was geworden. Naarmate deze hoger was geweest, werd de incubatietijd iets langer.

Hoewel geen van de temperaturen de virus-stammen geïnactiveerd had, viel er toch een duidelijk verschil in de aantasting te constateren (fig. 5). Bij de 45°C-serie hadden beide virus-stammen gemiddeld ongeveer 250 locale necrotische vlekjes per plant gegeven; voor de 57°C-serie bedroeg dit aantal slechts ongeveer 10. Verhitting tot 57°C heeft dus reeds tot gevolg, dat de grote massa van de virusdeeltjes wordt geïnactiveerd. Uiteindelijk viel er ook een groot verschil in de hevigheid van de spreidsymptomen waar te nemen. Terwijl de planten van de 45°, 50° en 53°C-serie zeer veel bladverlies vertoonden was dit niet het geval met de planten van de 55° en 57°C-serie.

Aangezien bij bovengenoemde proeven het thermale inactiveringspunt niet was bereikt werd op 21 juli een soortgelijke proef opgezet en wel met temperaturen van resp. 55°, 57°, 59°, 61°, 63° en 65°C. Het tot 55°C verhitte psn. I- resp. psn. III-virus houdende sap bleek reeds na 4 dagen locale verschijnselen op Spaanse peper te geven; bij de 57°C-serie duurde dit voor het psn. I-virus 6 dagen (bij 1 plant zelfs 17 dagen) en voor het psn. III-virus 5 tot 7 dagen; bij de 59°C-serie werd nog slechts een aantal van de planten ziek en bedroegen voor het psn. I- en psn. III-virus de incubatietijden resp. 13–15 en 19 dagen. Bij 59°C zijn de viren dus nog niet geïnactiveerd, bij 61°C en hoger bij deze proeven echter wel. Het thermale inactiveringspunt ligt hier dus zowel voor het psn. I- als het psn. III-virus tussen 59° en 61°C.

Zoals reeds eerder vermeld is, vond OSWALD, dat het thermale inactiveringspunt voor het „tuber-necrosis virus” was gelegen tussen 53° en 55°C, dus wel zeer verschillend van dat der aucubabontviren.

Bij deze tweede inactiveringsproef kwam eveneens tot uiting, dat naarmate het virus tot een hogere temperatuur was verhit, de met dit virus verkregen symp-

tomen op Spaanse peper minder hevig waren. De vraag deed zich dus voor in hoeverre deze „verzwakking” van tijdelijke of blijvende aard is.

ONDERZOEK BETREFFENDE DE „VERZWAKKING” VAN HET PSN. I-VIRUS TENGEVOLGE VAN VERWARMING

Om na te gaan of bovengenoemde „verzwakking” tengevolge van verhitting behouden blijft na overenting werd op 6 augustus sap uitgeperst van de Spaanse peper planten, die geïnfecteerd waren met tot 50°C verhit psn. I-virus houdend aardappelsap en als gevolg daarvan tenslotte nog maar enkele bladeren hadden behouden; dit sap werd uitgewreven op gezonde Spaanse peper planten. Hetzelfde werd gedaan met sap van zwak zieke planten uit de 57°C-serie.

De eerste symptomen op de Spaanse peper planten verschenen na 8 resp. 11 dagen. Reeds 11 dagen na de inoculatie bleken de planten van de 50°C-serie veel heviger aangetast te zijn dan die van de 57°C-serie; na 48 dagen waren de planten van de eerst genoemde serie alle dood, die van de laatste hadden alleen de lagere bladeren verloren, terwijl de hogere slechts zwakke symptomen vertoonden (fig. 6).

Duidelijk blijkt hieruit, dat de „verzwakking” niet van tijdelijke maar van blijvende aard is. Dat het aan dit zwakke ziektebeeld ten grondslag liggende virus werkelijk een aucubabontvirus is, bleek niet alleen uit de voor dit virus typische symptomen op Spaanse peper, maar ook uit premunitetsproeven. De zwak zieke planten bleken steeds beschermd te zijn tegen de oorspronkelijke meer virulente psn. I-stam van het aucubabontvirus. Opnieuw rijst dus de vraag in hoeverre we hier met een werkelijke verzwakking dan wel met een selectie of een evenwichtsverschuiving van een stammenmengsel te doen hebben. Vroegere onderzoeken wijzen er evenwel op, dat het psn. I-virus een eenheid vertegenwoordigt; verder onderzoek zal nodig zijn om dit te bewijzen.

SAPINOCULATIE VAN LUCERNE MET VERSCHILLENDE STAMMEN VAN HET AUCUBABONTVIRUS

Volgens OSWALD (1950) geeft het „tuber-necrosis virus” na sapinoculatie op lucerne locale, zwarte, necrotische stipjes en als spreidsymptomen vaak gele, al dan niet ringvormige vlekjes. Ter vergelijking hiermee werden op 30 juni de reeds eerder beschreven 6 verschillende stammen van het aucubabontvirus geïnoculeerd op lucerne planten en wel steeds in vijfvoud. Locale verschijnselen deden zich niet voor, evenmin als spreidsymptomen. Om na te gaan of de lucerne planten wellicht „carrier” waren geworden (ook het „tuber-necrosis virus” geeft onder bepaalde omstandigheden weinig duidelijke of geen zichtbare spreidsymptomen in lucerne), werden alle planten afzonderlijk uitgeperst en het verkregen sap uitgewreven op Spaanse peper planten, echter zonder enig resultaat. Voor alle zekerheid werd de gehele proef nog eens herhaald op 17 september, echter met dezelfde negatieve uitslag. De conclusie, dat het aucubabontvirus niet identiek of nauw verwant is aan het „tuber-necrosis virus”, is dus zeker gerechtvaardigd.

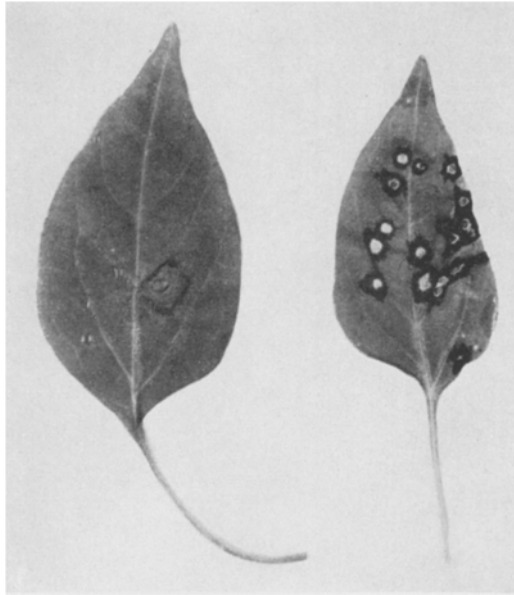


FIG. 1. Primaire locale verschijnselen op Spaanse peper veroorzaakt door de psn. III-stam van het aucubabontvirus (links) en door het scherp X-Bintje virus (rechts).

Primary local lesions on pepper caused by a virulent strain of aucuba virus (left) and a virulent strain of virus X (right).



FIG. 2. Spreidsymptomen op Spaanse peper, veroorzaakt door een zwakke stam van het X-virus (links), en een gezonde plant (rechts).

Systemic symptoms on pepper caused by a mild strain of virus X (left) and a healthy plant (right).

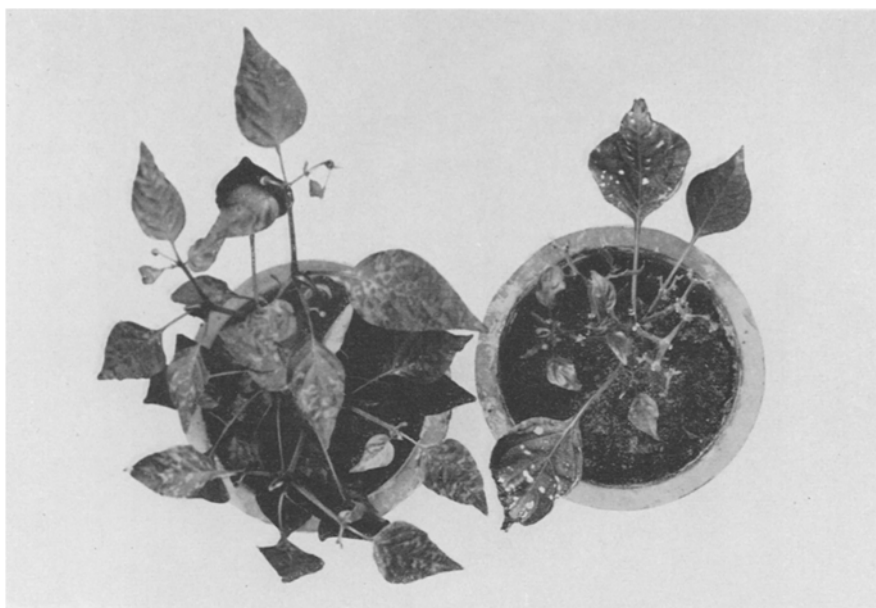


FIG. 3. Spreidsymptomen op Spaanse peper, veroorzaakt door zwakke stammen van het X-virus (links), en het aucubabontvirus (rechts).

Systemic symptoms on pepper caused by mild strains of virus X (left) and aucuba virus (right).



FIG. 4. Spaanse peper planten; van links naar rechts: 1. gezonde plant; 2. geïnfecteerd door een zwakke stam van het aucubabontvirus (psn. I); 3. geïnfecteerd door een sterkere stam van het aucubabontvirus (psn. II); 4. als 2, na passage door *N. rustica*; 5. als 3, na passage door *N. rustica*.

*Pepper plants; from left to right: 1. check plant; 2. infected by a mild strain of aucuba virus; 3. infected by a more virulent strain of aucuba virus; 4. same as 2, after passage through *N. rustica*; 5. same as 3, after passage through *N. rustica*.*



FIG. 5. Spaanse peper planten, geïnoculeerd met een zwakke stam (psn. I) van het aucubabont virus na een temperatuurbehandeling van 45°, 50°, 53°, 55° en 57°C (van links naar rechts). Gefotografeerd 8 dagen na inoculatie.

Pepper plants inoculated with sap of a mild strain of aucuba virus after a temperature treatment of 45°, 50°, 53°, 55° and 57°C respectively, from left to right. Photographed 8 days after inoculation.



FIG. 6. Spaanse peper planten (1 en 2 links), geïnfecteerd met een tengevolge van een temperatuurbehandeling van 57°C blijvend verzwakte stam van het aucubabontvirus, in vergelijking met planten (3 en 4 rechts), die geïnfecteerd zijn met de oorspronkelijke stam.

Pepper plants (1 and 2 left) infected by a permanently weakened strain of aucuba virus resulting from a temperature treatment of 57°C in comparison with plants (3 and 4 right) infected by the original strain.

INOCULATIE VAN AARDAPPELPLANTEN MET RESP. PSN. I-, PSN. II- en
PSN III-VIRUS BEVATTEND SAP AFKOMSTIG VAN SPAANSE PEPER PLANTEN

Dat het aucubabontvirus niet identiek is met het „tuber-necrosis virus” bleek ook uit het volgende. Volgens OSWALD (1950) zou het praktisch niet mogelijk zijn aardappelplanten te infecteren met sap van Spaanse peper planten, die aangetast zijn door het „tuber-necrosis virus”. Onze inoculaties van de aardappelrassen Friso en Paul Krüger met resp. psn. I-, psn. II en psn. III-virus houdend sap van Spaanse peper hadden daarentegen een duidelijk succes. Bij Paul Krüger was zelfs in dertig procent van de gevallen een overgang van de ziekte tot stand gekomen.

CONCLUSIE

Uit de vergelijking van de symptomen van een aantal representatieve stammen van het aucubabontvirus en het X-virus van de aardappel op Spaanse peper blijkt duidelijk, dat bij het gebruik van deze plant als toetsplant voor het aucubabontvirus geen storende invloed van het X-virus ondervonden wordt. De door de X-viren veroorzaakte symptomen wijken principieel af van die der aucubabontviren.

Langs indirecte weg kon het zeer waarschijnlijk worden gemaakt, dat er geen enkel verband bestaat tussen het aucubabontvirus van de aardappel en het „tuber-necrosis virus” waarvan OSWALD kon bewijzen, dat het behoort tot het lucerne mozaïek virus. Zo bleken de symptomen van de verschillende stammen van het aucubabontvirus op Spaanse peper in geen enkel opzicht overeen te komen met de door OSWALD (1950) beschreven verschijnselen, te weten: een opvallende vergeling van de bovenste helft van het blad, gepaard gaande met een donkere verkleuring langs de nerven. Als verdere verschilpunten kunnen genoemd worden: het hogere thermale inactiveringspunt van het aucubabontvirus, alsmede het feit, dat lucerne met dit virus blijkbaar niet geïnfecteerd kan worden. Ook bleek het aucubabontvirus, in tegenstelling met OSWALD's ervaring met het „tuber-necrosis virus”, veel gemakkelijker over te brengen van geïnfecteerde Spaanse peper planten op aardappel.

Tijdens het verblijf van OSWALD hier te lande (aug. 1953-juni 1954) werden door hem onderzoeken verricht, waarbij ook het „tuber-necrosis virus” was betrokken. Met behulp van meegebracht materiaal kon door hem langs directe weg het bewijs worden geleverd, dat er geen verwantschap tussen beide viren bestaat. Verder bleek het OSWALD c.s. (1955), dat ook in Nederland het lucerne mozaïek virus veelvuldig in lucerne en witte klaver voorkomt.

SUMMARY

From the results of trials in which pepper plants (*Capsicum annum*) were inoculated with 4 strains of potato virus X and 6 strains of potato aucuba virus it appears that the symptoms induced by the viruses of both groups do not overlap each other, so that it is possible to use pepper as an indicator plant for aucuba virus. The virus X strains produce preponderantly clearly defined, round, necrotic primary local lesions and the aucuba virus strains cause vague, greyish

brown, irregular necrotic local lesions (Fig. 1). The virus X strains often produce a clear mosaic as a systemic symptom; by the aucuba virus strains the leaves are severely malformed and become abnormally dark green. Besides the plants are heavily disturbed in their development. By some strains of the aucuba virus they are even killed, whereas the virus X strains hardly influence the development of the plants (Fig. 2 and 3).

If the aucuba virus strains have passed through *Nicotiana rustica* beforehand, the pepper plants are still more affected (Fig. 4). It is unknown whether we have to do here with a real increase in the virulence of the original strain or only with a selection from a mixture of strains.

A publication of OSWALD (1950) on tuber-necrosis virus (a strain of alfalfa mosaic virus) gave rise to some experiments with the strains of aucuba virus. Because both viruses cause symptoms in the leaves and tubers of the potato plant which are clinically almost the same, it was supposed that there should exist some relationship between the viruses. According to OSWALD the thermal inactivation point of tuber-necrosis virus lies between 53° and 55°C. In our experiments with 2 strains of aucuba virus it was stated that for both strains this point was lying between 59° and 61°C (test plant pepper). The higher temperature treatments (above $\pm 53^\circ\text{C}$) had a weakening effect on both strains (Fig. 5) and it could be proved by transmission experiments on pepper that this attenuation was not temporal but permanent (Fig. 6). By cross protection tests it was shown that the weakened strains preimmunise against the original more virulent strains.

As alfalfa is a very susceptible host for tuber-necrosis virus, 6 strains of aucuba virus were inoculated on alfalfa plants. None of the plants reacted with the symptoms typical for tuber-necrosis virus and sap inoculations on pepper plants proved that the alfalfa plants were not infected with aucuba virus.

According to OSWALD it is practically not possible to transfer the tuber-necrosis virus from pepper plants back to potatoes. Our inoculations on potatoes with sap from pepper plants, infected with aucuba virus had much more success; in the case of the variety President even 30 percent of the inoculations were positive.

From the above it is concluded that none of the aucuba virus strains is identical with or closely related to the tuber-necrosis virus.

LITERATUUR

- OSWALD, J. W., – 1950. A strain of the alfalfa-mosaic-virus causing vine and tuber necrosis in potato. *Phytopath.* 40: 973–991.
- OSWALD, J. W., ROZENDAAL, A. and WANT, J. P. H. VAN DER, – 1955. The alfalfa mosaic virus in The Netherlands, its effect on potato and a comparison with the potato aucuba mosaic virus. *Proc. 2nd Conf. Potato Virus Diseases, Lisse – Wageningen 1954*: 137–147.