

VOETROT BIJ TOMAAT, VEROORZAAKT DOOR
*RHIZOCTONIA SOLANI*¹

Footrot of tomatoes, caused by Rhizoctonia solani

DOOR

K. VERHOEFF

Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek, Wageningen²

INLEIDING

Bij het telen van tomaten in kassen en warenhuizen wordt veel schade aangericht door schimmels, die de stengel van de planten ter hoogte van het grondoppervlak binnendringen. Deze vorm van aantasting wordt „voetrot” of „rot-poot” genoemd. De veroorzakers zijn *Botrytis cinerea* Pers. ex Fr., *Didymella lycopersici* Kleb. (stat. conid. *Ascochyta hortorum* (Speg.) C.O.Sm. emend. Vogl., *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk (stat. myc. *Rhizoctonia solani* Kühn) en soms *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary. De aantasting door het mycelium-stadium van *Thanatephorus cucumeris*, in dit artikel verder aangeduid als *Rhizoctonia solani* omdat alleen deze vorm van de schimmel is waargenomen, volgt in belangrijkheid achter *Botrytis cinerea* en *Didymella lycopersici*, hoewel er soms plaatselijk ernstige schade door kan ontstaan. Mede in verband met de mogelijkheid van secundair optreden van *Botrytis cinerea* op door *R. solani* aangetaste tomatplanten, werd het van belang geacht de levenswijze en de bestrijding van laatstgenoemde nader te bestuderen.

BESCHRIJVING VAN DE SYMPTOMEN

Het ziektebeeld, dat ontstaat als tomatplanten door *R. solani* worden aangetast, is afhankelijk van het ontwikkelingsstadium van de waardplant. Worden kiemplanten aangetast, dan kleuren de cotylen geel; het gehele plantje verwelkt en sterft af. Voordat algehele verwelking is opgetreden, vallen aangetaste planten veelal om. Ter hoogte van en juist onder het grondoppervlak is de stengel bruin gekleurd en ingeschrumpeld. Deze stengelsymptomen kunnen zich over een afstand van 2 tot 3 cm uitstrekken, voor het grootste deel onder het grondoppervlak (Plaat 1A).

Bij planten die vier tot zes bladeren hebben ontwikkeld (stengellengte ca. 15 cm), kleuren de onderste bladeren geel en verwelken; de kop van de plant krijgt een donkergroene kleur; de gehele plant blijft vergeleken met niet aangetaste planten in ontwikkeling achter en sterft af. Op de stengel is een bruin gekleurde, ingezonken plek ontstaan. Deze plek heeft zich meestal om de gehele stengelvoet en over een afstand van 1 tot 2 cm over de stengel uitgebreid (Plaat 1B); het grootste deel hiervan bevindt zich juist onder het grondoppervlak. Bij planten van deze grootte wordt het afsterven ook vaak door omvallen voorafgegaan.

¹ Aangenomen voor publikatie 26 november 1962.

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

Bij oudere planten leidt een aantasting door *R. solani* meestal niet tot omvallen en afsterven van de plant. De onderste bladeren kleuren geel en verwelken; de kop van de plant krijgt een donkergroene kleur. Aangetaste planten blijven in ontwikkeling sterk achter. Ter hoogte van en juist onder het grondoppervlak ontstaat een bruin gekleurde stengellesie, die scherp van het gezonde weefsel is gescheiden (Plaat 1C). Deze plek breidt zich meestal om de gehele stengelvoet en over een afstand van 2 tot 3 cm over de stengel uit. Boven de lesie beginnen zich vaak adventieve wortels te vormen.

In al deze genoemde gevallen zijn de stengellesies vochtig; deze kunnen echter bij oudere planten opdrogen. Bruingekleurde weefselresten blijven dan als schilfers tegen de stengel zitten. Na enige weken kunnen dergelijke planten zich hersteld hebben. Blijft de lesie echter nat, bijvoorbeeld als gevolg van de aanwezigheid van natte grond tegen de stengel, dan komen andere organismen op deze plek tot ontwikkeling. Naast bacteriën neemt *Botrytis cinerea* hierbij een belangrijke plaats in. Ten gevolge van deze secundair optredende organismen kan een aangetaste plant dan afsterven.

In de praktijk treedt door *R. solani* veroorzaakt voetrot voornamelijk korte tijd na het uitplanten in de kassen op. De symptomen zijn zoals die, welke voor oudere planten werden beschreven. Deze beschrijving komt overeen met die van SMALL (1925, 1927). Op andere delen dan op de stengel ter hoogte van het grondoppervlak is *R. solani* niet waargenomen.

PATHOLOGISCHE ANATOMIE

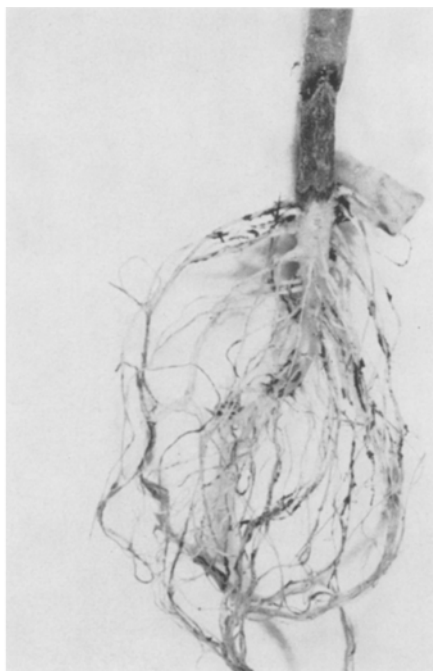
Om het binnendringen en de uitbreiding van *R. solani* in de plant na te gaan, werden kiemplanten en oudere planten van het ras 'Ailsa Craig' met deze schimmel geïnoculeerd. De inoculatie geschiedde door een ponsstukje van een agar-culture of door met de schimmel besmette grond bij de stengelvoet te brengen. Stengelstukjes van kiemplanten werden op verschillende tijdstippen na de inoculatie in lactofenol-alcohol opgehelderd en daarna gekleurd in katoenblauw in lactofenol. Daarnaast werden dergelijke stukjes en geïnoculeerde stengeldelen van oudere planten in mengsels van formaline – azijnzuur – alcohol 50% gefixeerd, waarna er microtoomcoupes van gemaakt werden. De preparaten werden gekleurd met katoenblauw in lactofenol.

Uit het inoculum groeien de hyfen in alle richtingen over de epidermis, zodat een geheel netwerk van schimmeldraden ontstaat (Plaat 2A). De onder de hyfen liggende epidermiscellen blijven geheel gaaf. Uit de over de epidermis groeiende hyfen dringen infectiehyfen ongeveer 30 uur na de inoculatie (bij ca. 20°C) de epidermis binnen, waarbij de celwanden doorboord worden. Meestal worden verschillende epidermiscellen naast elkaar tegelijkertijd aangetast. Binnendringen kan ook plaatsvinden tussen twee epidermiscellen door; daarna worden dan de epidermiscellen zelf aangetast. Zogenaamde infectie-kussens worden niet gevormd. Als de infectiehyfen zijn binnengedrongen, sterven de epidermiscellen af. De celwanden blijven echter nog enige tijd zichtbaar.

De eerste uitbreiding van de hyfen vindt intracellulair plaats, maar over een afstand van slechts enkele cellen. Daarna volgt intercellulaire groei, waarbij de middenlamellen van de schorsparenchymcellen oplossen, zodat de intercellulaire ruimte wordt vergroot. Ongeveer 45 uur na de inoculatie (bij ca. 20°C) begint de schimmel met het vormen van pseudo-sclerotia. Deze ontstaan in het



A



B



C

PLAAT 1

- A. Aantasting door *Rhizoctonia solani* bij jonge tomatoplant, juist onder het grondoppervlak.

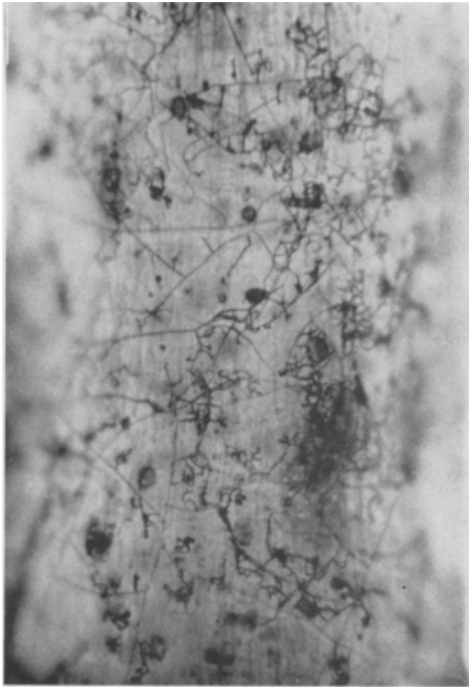
Young tomatoplant, attacked by Rhizoctonia solani just below soil level.

- B. Aantasting door *Rhizoctonia solani* bij oudere tomatoplant. Stengellesie ter hoogte van het grondoppervlak.

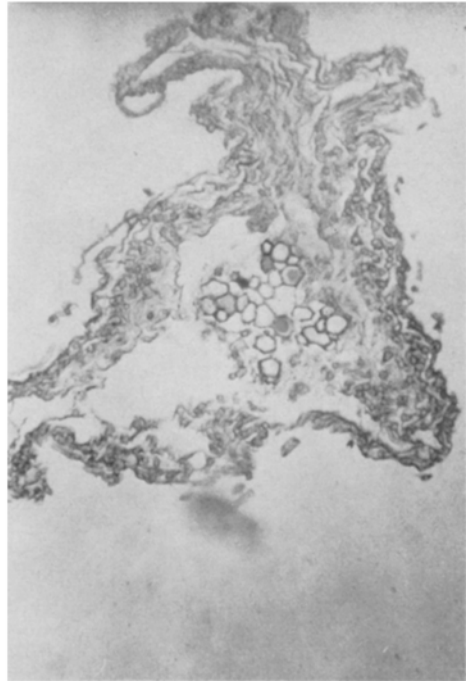
Older tomatoplant, attacked by Rhizoctonia solani. Stem-lesion at soil level.

- C. Overlangs doorgesneden stengel van een tomatoplant, aangetast door *Rhizoctonia solani*. Scherpe begrenzing van aangetast en niet aangetast weefsel.

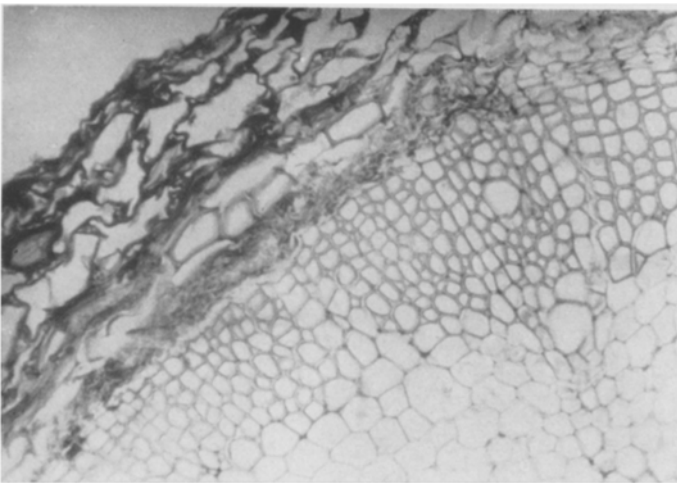
Longitudinal section of a tomato-stem, attacked by Rhizoctonia solani. Lesion distinctly separated from the healthy tissue.



A



B



C

PLAAT 2

- A. Hyfen-netwerk van *Rhizoctonia solani* over de stengel van jonge tomatoplant. Op enkele plaatsen begin van pseudosclerotien-vorming. $35\times$.
Network of hyphae of Rhizoctonia solani on the stem of a young tomatoplant. At some places the onset of pseudosclerotia. $\times 35$.
- B. Dwarse doorsnede door jonge tomatestengel, geheel met hyfen van *Rhizoctonia solani* doorgroeid. $80\times$.
Cross-section of young tomato-stem, entirely filled up with hyphae of Rhizoctonia solani. $\times 80$.
- C. Dwarse doorsnede door stengel van oudere tomatoplant. Mycelium-ontwikkeling van *Rhizoctonia solani* tot het secundaire xyleem. $100\times$.
Cross-section of older tomato-stem. Spreading of the mycelium of Rhizoctonia solani up to the secondary xylem. $\times 100$.

hyfennetwerk, dat zich over de epidermis uitstrekt. Soms worden ze gedeeltelijk in de epidermis aangelegd. Al spoedig kleuren de pseudo-sclerotiën donkerbruin.

De wijze van binnendringen, zoals deze hier is beschreven, komt geheel overeen met de beschrijving van FLENTJE (1957). Ook hij kon bij de tomaat geen vorming van infectie-kussens waarnemen. Bij andere gewassen, zoals boon en katoen, vormt *R. solani* voor het binnendringen wél infectie-kussens (ABDELL-SALAM, 1933; ULLSTRUP, 1936; BOOSALIS, 1950; CHRISTOU, 1962). Het mycelium breidt zich in de tomatestengel op gelijke wijze uit als in andere gewassen. De intercellulaire groei wordt spoedig gevolgd door de ontwikkeling van intracellulaire hyfen. Het aangetaste weefsel schrompelt daarbij in.

Of de gehele stengel doorgroeit wordt is afhankelijk van het ontwikkelingsstadium van de waardplant, met name van de ontwikkeling van het xyleem. Bij kiemplanten die twee tot drie bladeren hebben ontwikkeld (stengellengte ca. 8 cm), kunnen de hyfen de gehele stengel doorwoekeren, zodat alleen de houtvaten nog overblijven (Plaat 2B). Bij dergelijke planten bestaat de centrale cilinder uit vier of vijf bicollaterale vaatbundels, die door parenchym van elkaar zijn gescheiden, zoals dit ook door HAYWARD (1938) is beschreven. Via dit parenchym kan de schimmel het merg bereiken. Bij kiemplanten kan dit vier dagen na de inoculatie gebeurd zijn.

Bij planten die enkele dagen ouder zijn, begint het cambium van de vaatbundels een cilinder te vormen. Deze cambium-cilinder, die bij planten die zeven tot acht bladeren hebben ontwikkeld (stengellengte ca. 17 cm) twee tot vier cellagen dik is, vormt voor de hyfen nog geen barrière. Pas als door het cambium een vier tot zes cellagen dikke houtcilinder is gevormd, kan de schimmel het merg niet meer bereiken. Dit is het geval bij planten, die tien tot twaalf bladeren hebben ontwikkeld (stengellengte ca. 25 cm); alleen de epidermis, het schorsparenchym en het buiten het xyleem gelegen floëem worden geheel vernietigd (Plaat 2C). Soms worden enkele houtparenchymcellen aangetast, zodat de buitenste twee tot drie cellagen van het xyleem ook vernietigd worden.

De groei van de schimmel naar boven en naar beneden in de stengel is beperkt en bedraagt meestal slechts twee tot vier cm.

INVLOED VAN DE TEMPERAATUUR

a. *Groei van de schimmel in vitro*

De invloed van de temperatuur op de groei van deze isolatie is nagegaan in petrischalen met aardappel-dextrose-agar als medium. De diameter van de kolonies na vier dagen bij verschillende temperaturen zijn weergegeven in fig. 1. Deze grafiek laat zien, dat de minimum-, optimum- en maximumtemperatuur respectievelijk bij ca. 5°, ca. 25° en ca. 35°C liggen. Nabij het temperatuur-optimum groeien de hyfen 0,8 mm per uur. De optimumtemperatuur voor deze isolatie komt ongeveer overeen met die welke gevonden werd door SMALL (1925) bij een *R. solani*-isolatie van tomaat.

b. *Groei van de schimmel in steriele grond*

De invloed van de temperatuur op de groei van de schimmel in steriele grond is nagegaan met behulp van groei buizen volgens EVANS (1954). Na het vullen met potgrond en het steriliseren werd er aan één zijde een ponsstukje gebracht

Diameter der kolonies in mm
Diameter of the colonies in mm

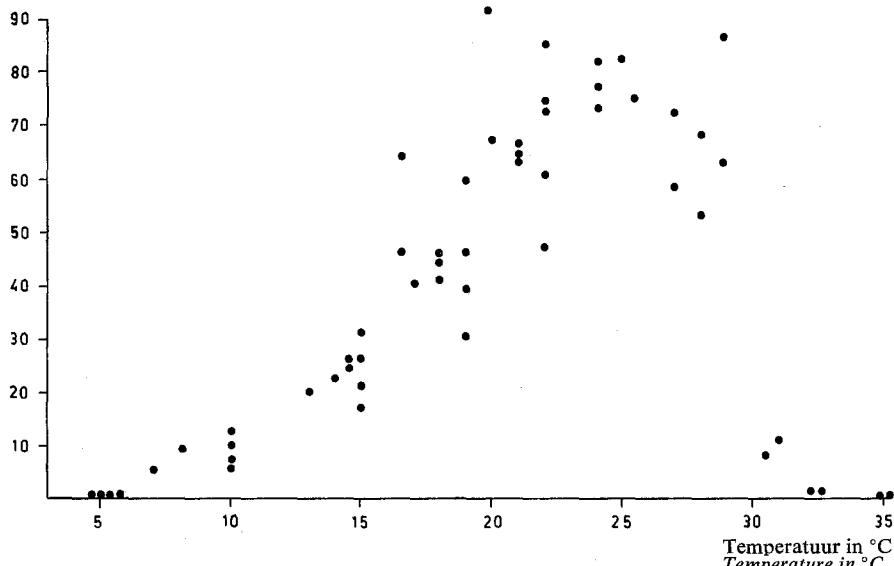


FIG. 1. Diameter der kolonies van *Rhizoctonia solani* bij verschillende temperaturen na vier dagen groei op aardappel-dextrose-agar.
Diameter of colonies of *Rhizoctonia solani* at different temperatures after four days growth on potato-dextrose-agar.

Lengte der hyfen in cm
Length of the hyphae in cm

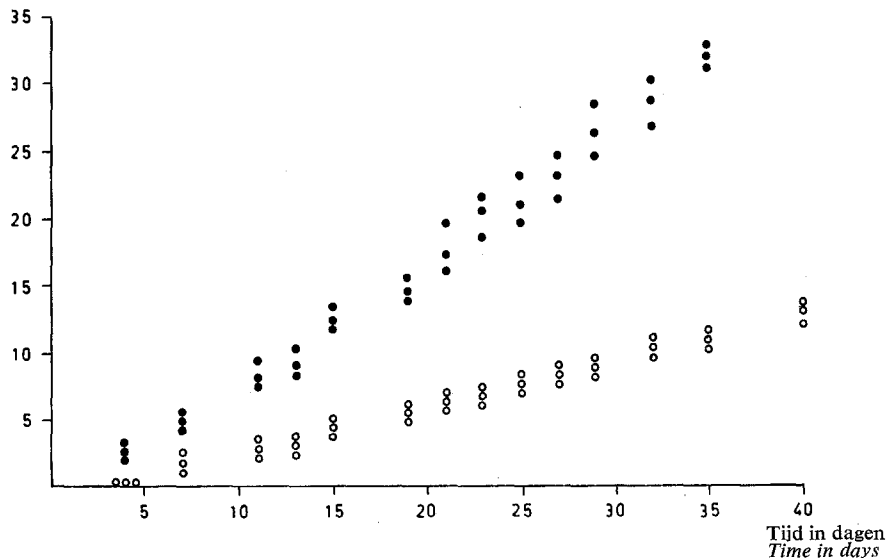


FIG. 2. Groei van *Rhizoctonia solani* in gestoomde grond bij 21°C (●) en 10°C (○).
Growth of *Rhizoctonia solani* in steam-sterilized soil at 21°C (●) and 10°C (○).

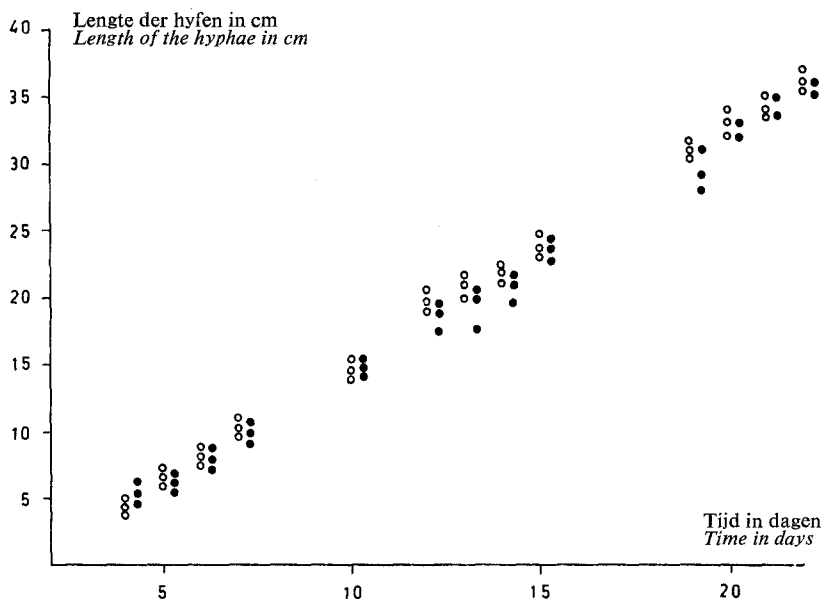


FIG. 3. Groei van *Rhizoctonia solani* in gestoomde grond bij 25°C.
Growth of *Rhizoctonia solani* in steam-sterilized soil at 25°C.

○ agar-stukje van het inoculum aanwezig

agar inoculum present

● agar-stukje van het inoculum vier dagen na de inoculatie weggehaald

agar inoculum removed four days after inoculation

van een cultuur van de schimmel op agar. De ontwikkeling van het mycelium was van buiten af zichtbaar en kon aan de buitenzijde van de buis worden gemeten.

De groei van de hyfen verloopt bij de verschillende temperaturen vrijwel lineair. Bij 10°, 14°, 21° en 27°C bedraagt de toeneming van de lengte van het mycelium gemiddeld 3,2, 5, 9,3 en 7,8 mm per etmaal. De proefuitkomsten van twee temperaturen zijn weergegeven in fig. 2. Het aanwezig of afwezig zijn van het agar-stukje, gebruikt om de grond te inoculeren, blijkt geen invloed te hebben op de groei van de hyfen in de steriele grond (fig. 3). Dit komt overeen met de resultaten van PELTIER (1916), SANFORD (1952) en GARRETT (1962).

c. Aantasting van jonge tomatplanten

De invloed van de temperatuur op de aantasting is nagegaan in Wisconsin-tanks met behulp van jonge tomatplanten, die ongeveer 5 cm lange stengels hadden. De inoculatie geschiedde met ponsstukjes van een cultuur van de schimmel op agar. Deze stukjes werden juist onder het grondoppervlak tegen de stengel aangebracht. Als criterium werd het al of niet omvallen van de plantjes genomen. De resultaten zijn weergegeven in fig. 4 en 5.

Fig. 4 laat zien, dat aanvankelijk van een temperatuur-optimum gesproken kan worden. Dit ligt bij ca. 25°C. Vooral bij lagere temperaturen neemt de snelheid van het doorgroeien van de stengel af. Enkele dagen later (fig. 5) blijken ook bij lagere temperaturen de meeste planten te zijn weggevallen.

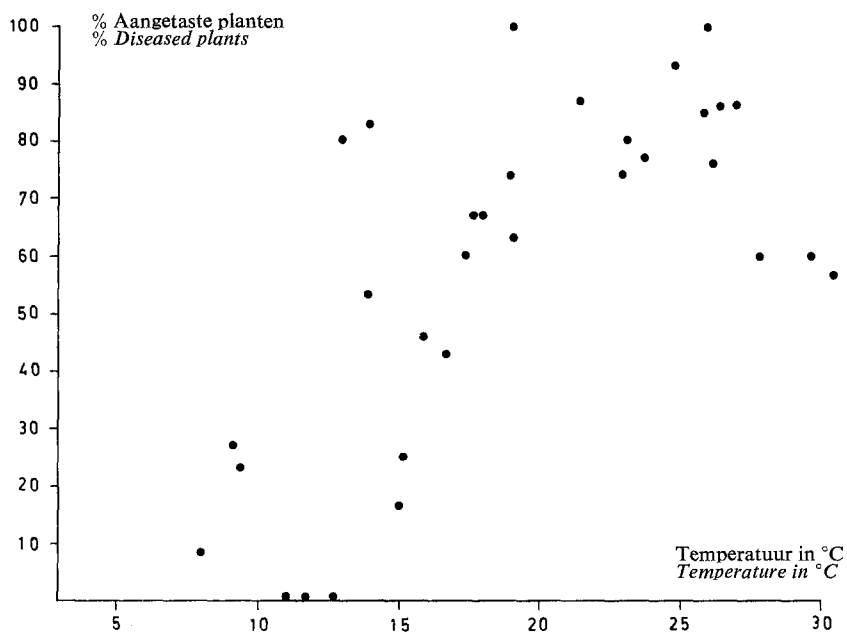


FIG. 4. Percentage aangetaste tomatoplanten bij verschillende temperaturen, zes dagen na de inoculatie met *Rhizoctonia solani*.
Percentages of diseased tomatoplants at different temperatures, six days after inoculation with *Rhizoctonia solani*.

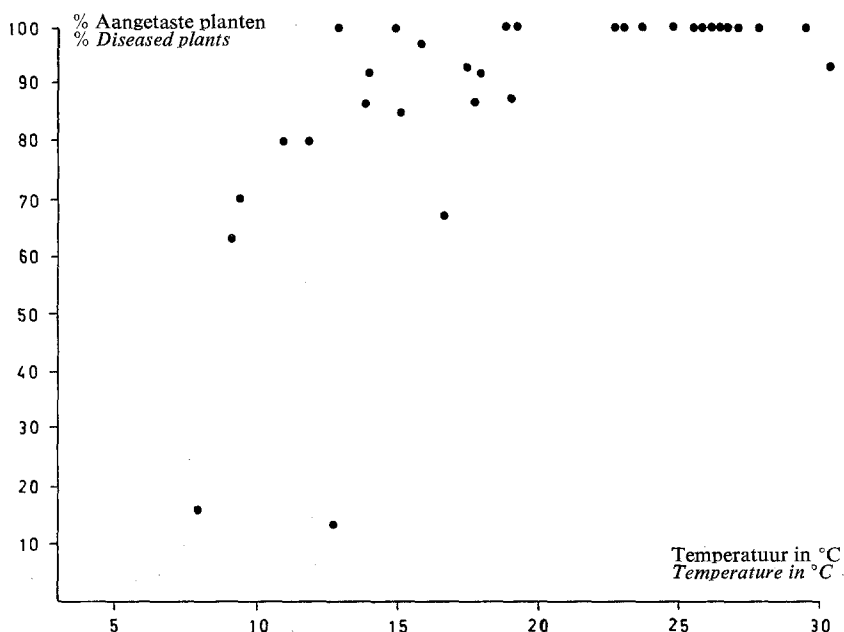


FIG. 5. Percentage aangetaste tomatoplanten bij verschillende temperaturen, tien dagen na de inoculatie met *Rhizoctonia solani*.
Percentages of diseased tomatoplants at different temperatures, ten days after inoculation with *Rhizoctonia solani*.

Deze uitkomsten komen overeen met de resultaten die bij andere gewassen verkregen zijn, nl. dat de optimumtemperatuur voor de aantasting ongeveer gelijk is aan de optimumtemperatuur voor de groei in vitro (SMITH, 1946; LEACH, 1947; BOOSALIS, 1950). SMALL (1925) noemt voor de aantasting van tomatenplanten een lager temperatuur-optimum dan voor de groei in vitro (respectievelijk 14,5°-19,5°C en 26°C). ABDELL-SALAM (1933) geeft echter ook 25°C op als zijnde ongeveer het temperatuur-optimum voor de aantasting van tomatenplanten.

FYSIOLOGISCHE SPECIALISATIE

Hierover zijn vele gegevens in de literatuur te vinden. Volgens sommige onderzoekers (o.a. PELTIER, 1916; BRITON JONES, 1924; HOUSTON, 1945; FLENTJE & SAKSENA, 1957) bestaan er alleen pathogeniteitsverschillen tussen verschillende isolaties. De isolaties zijn het meest pathogeen ten opzichte van het gewas van herkomst (o.a. MATSUMOTO, 1921). Anderen vonden daarentegen een duidelijke specificiteit (o.a. WELLMAN, 1932). Een isolatie van andijvie tastte sla niet aan (STOREY, 1941); een isolatie van sla tastte wel peen, spinazie en boon aan, maar niet komkommer (TOWNSEND, 1934).

Met de in deze proeven gebruikte isolatie van tomaat is een aantal andere groentegewassen geïnoculeerd om na te gaan of de schimmel zich ook op andere gewassen dan tomaat kan vermeerderen. De resultaten van deze inoculatieproeven zijn vermeld in tabel 1. Het blijkt, dat behalve tomaat ook aubergine en spinazie worden aangetast. Van de getoetste *Lycopersicon*-soorten blijkt *L. hirsutum* niet vatbaar te zijn. SMALL (1925) kon met een isolatie van tomaat o.a. aardappel, bloemkool en sla ziek maken.

VERSPREIDEN EN OVERBLIJVEN

Daar van *R. solani* bij tomaat geen sporenvorming bekend is, kan versprei-

TABEL 1. Groentegewassen, waarop de isolatie van *Rhizoctonia solani* van tomaat is getoetst.
Vegetables, upon which the Rhizoctonia solani isolate from tomato has been tested.

Gewas / Vegetable	Vatbaarheid Susceptibility
<i>Allium porrum</i> L. (prei / leek)	—
<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>botrytis</i> L. (bloemkool / cauliflower)	—
<i>Capsicum annum</i> L. (spaanse peper / red pepper)	—
<i>C. frutescens</i> L. (paprika / sweet pepper)	—
<i>Cichorium endivia</i> L. (andijvie / endive)	—
<i>Cucumis sativus</i> L. (komkommer / cucumber)	—
<i>C. melo</i> L. (meloen / melon)	—
<i>Daucus carota</i> L. (peen / carrot)	—
<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>capitata</i> L. (sla / lettuce)	—
<i>Lycopersicon esculentum</i> L. (tomaat / tomato)	+
<i>L. glandulosum</i> L.	+
<i>L. hirsutum</i> H. B. & K.	—
<i>L. peruvianum</i> L.	+
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (boon / bean)	—
<i>Scorzonera hispanica</i> L. (schorseneer / scorzonera)	—
<i>Solanum melongena</i> L. (aubergine / eggplant)	+
<i>Spinacia oleracea</i> L. (spinazie / spinach)	+

TABEL 2. Toetsing van enkele fungiciden op *Rhizoctonia solani* in vitro en in vivo.
The action of some fungicides, tested upon Rhizoctonia solani in vitro and in vivo.

Fungicide	Groei van <i>R. solani</i> (in mm) op kersagar, gemengd met het fungicide, na 8 dagen bij 21°C <i>Growth of R. solani (in mm) on cherry-agar, mixed with the fungicide, after 8 days at 21°C</i>							
	Concentratie van het spuitpoeder in de agar <i>Concentration of the wettable powder in the agar</i>							
	2%	1%	0,5%	0,25%	0,125%	0,06%	0,03%	0,0%
1 Aaventa. . . .	—	—	—	—	—	—	—	na vier
2 allisan. . . .	—	—	—	—	+	+	40,0	dagen
3 aretan. . . .	—	—	—	—	—	—	—	ca.
4 brestan. . . .	11,0	14,0	15,0	12,0	20,0	21,5	27,0	70 mm
5 captan. . . .	—	—	+	+	14,0	17,0	16,0	about
6 koperoxychlor.	16,0	20,0	23,0	22,0	26,0	95,0	95,0	70 mm
7 maneb. . . .	—	—	—	—	—	—	—	after
8 phaltan. . . .	—	—	—	+	+	30,0	32,5	four days
9 PCNB. . . .	—	—	—	—	—	—	—	
10 TCTNB. . . .	—	+ ²	+	11,0	16,0	25,0	28,0	
11 thioneb. . . .	—	—	—	—	—	6,0	38,0	
12 TMTD. . . .	—	—	—	—	—	—	—	
13 zineb. . . .	—	—	—	+	11,0	16,0	28,0	

¹ A = 0,1% van het spuitmiddel in water aan de grond toegevoegd, 125 ml per 1000 ml grond
0,1% of the wettable powder with water, watered on the soil, 125 ml pro 1000 ml of soil

B = idem 0,2% / *ibid.* 0,2%

C = idem 0,5% / *ibid.* 0,5%

² + = enige hyfen-groei op het inoculum-agar-stukje

some growth of the hyphae on the inoculum-agar piece

1 – organische kwikverbinding / *organic mercury compound*

2 – dichloornitroaniline

3 – als 1 / *see no 1*

ding alleen plaatsvinden door middel van in de grond groeiende hyfen en door verplaatsing van aangetaste plantedelen of van besmette grond.

In gesteriliseerde grond kan uitbreiding door middel van hyfengroei plaatsvinden. Dit blijkt niet alleen uit de proeven die uitgevoerd zijn met behulp van de groeibuizen volgens EVANS (1954), maar ook uit proeven onder natuurlijker omstandigheden genomen. De snelheden van de mycelium-uitbreiding in gestoomde en in niet gestoomde potgrond werden naast elkaar vergeleken in een gedeelte van een kas. De grond werd besmet door er stukjes agar met mycelium van de schimmel in te brengen, waarna op regelmatige afstanden jonge tomatenplanten in deze grond werden gepoot. De tijd die verliep tussen het inbrengen van het inoculum en het wegvallen van de planten op verschillende afstanden hiervan, bleek overeen te komen met een groei van de hyfen in de gesteriliseerde grond van ongeveer één cm per etmaal bij een grondtemperatuur die varieerde van 20° tot 24°C. In de niet gesteriliseerde grond waren tot vijf weken na het inbrengen van het inoculum nog geen planten weggevallen. De werking van antagonist, zoals die door verschillende onderzoekers zijn beschreven (o.a.

Werking in besmette grond, na toevoeging van het spuitmiddel, gesuspenderd in water
Action in infected soil, after adding a water suspension of the wettable powder

Percentage aangetaste planten <i>Percentages of diseased plants</i>						Groei van de planten, in % van de controle <i>Growth of plants, in % of healthy control</i>		
Omgevallen <i>Damped off</i>			Met stengellesies <i>With stem-lesions</i>					
A ¹	B ¹	C ¹	A	B	C	A	B	C
70	10	70	10	0	0	75,9	59,8	89,1
80	70	30	10	20	50	70,0	72,8	67,2
50	0	0	0	0	0	108,9	57,2	41,3
0	0	0	10	30	0	87,8	110,4	70,2
0	0	0	0	30	20	105,5	97,6	95,0
0	0	0	30	0	0	129,4	132,5	79,0
50	10	10	20	50	20	108,3	94,4	88,9
20	20	10	20	0	10	119,4	91,7	83,3
70	30	30	0	20	0	62,7	95,7	36,3
30	25	10	20	10	0	102,8	110,5	66,7

- 4 - trifenylnitracetaat
- 5 - N-trichloormethyl-thiotetra hydroftalimide
- 7 - mangaanethyleen bisdithiocarbamaat
- 8 - N-trichloormethyl-thioftalimide
- 9 - pentachloornitrobenzeen
- 10 - trichloortrinitrobenzeen
- 11 - bis-(dimethylthiocarbamyl)ethyleen bisdithiocarbamaat
- 12 - tetramethyl thiuram disulfide
- 13 - zinkethyleen bisdithiocarbamaat

WEINDLING, 1934; JAARVELD, 1942), zal in de niet gestoomde potgrond te groot zijn geweest voor een merkbare uitbreiding van het mycelium. Verplaatsing met aangetaste planteresten, waarop pseudo-sclerotieën zijn gevormd, is eveneens mogelijk. Ditzelfde geldt voor besmette grond.

Om na te gaan of *R. solani* van het ene teeltseizoen naar het volgende in de grond kan overblijven, werden een aantal agar-cultures van de schimmel met gesteriliseerde grond vermengd. Deze besmette grond werd in bakken bewaard, zowel in een kas als buiten. Elke twee maanden werd met behulp van tomatenplanten nagegaan of de schimmel nog aanwezig was. Dit bleek na anderhalf jaar nog het geval te zijn, onafhankelijk van de wijze van bewaren.

Van het ene naar het volgende teeltseizoen kan de grond dus besmet blijven. Vermoedelijk zal dit door middel van pseudo-sclerotieën gebeuren, zoals BOOSALIS & SCHAREN (1959) via directe microscopische waarnemingen konden vaststellen. Daar de wortels van de tomatenplant niet worden aangetast en de stengels van de planten aan het einde van de teelt geheel verwijderd worden, zullen aangetaste planteresten hierbij vrijwel geen rol spelen.

BESTRIJDING

Hoewel PCNB als fungicide tegen *R. solani* goed werkzaam schijnt te zijn (BRINKERHOF, OSWALT & TOMLINSON, 1954; SINCLAIR, 1957), zijn ook enkele andere middelen op hun werking tegen *R. solani* getoetst. De proeven werden in vitro en in vivo genomen. In vitro werd dit gedaan door de fungiciden in verschillende concentraties met kersagar te mengen en daarna de mycelium-groei van de schimmel op deze media na te gaan. De proeven in vivo werden uitgevoerd met besmette grond en tomatiekiemplanten. Hierbij werd gewerkt met drie concentraties van het spuitmiddel in water, nl. 0,1 %, 0,2 % en 0,5 %. Per pot met 400 ml grond werd 50 ml van de suspensie toegevoegd. Per concentratie werden 10 potten met besmette grond gebruikt. Twee dagen na de toediening werden de tomatieplantjes gepoot. Na verloop van vier weken werd het aantal afgestorven planten en het aantal planten met stengellessies vastgesteld. Tevens werd het versgewicht van de bovengrondse delen bepaald om een eventueel opgetreden groeiremming ten gevolge van de behandeling te kunnen vaststellen.

De resultaten van deze proeven zijn weergegeven in tabel 2. Het blijkt, dat behalve PCNB ook Aaventa, aretan, maneb en TMTD volledige groeiremming geven na menging met kersagar in de verschillende concentraties. De werking in vitro blijkt niet gecorreleerd met die in vivo, zoals ook door SINCLAIR (1957) is vastgesteld. Phaltan bijvoorbeeld geeft in vitro geen volledige groeiremming van het mycelium, terwijl de werking in vivo redelijk goed is. Voor het middel TMTD geldt het omgekeerde.

Ook in verband met de optredende groeiremmingen blijkt PCNB de beste resultaten te geven. Dit fungicide is daarna aan een nadere toetsing onderworpen. De resultaten hiervan zijn weergegeven in tabel 3. Deze tabel laat zien, dat toediening van 100 ml 0,1 gewichtsprocent PCNB in water de planten vrijhoudt van een aantasting door *R. solani*. Lagere doseringen en lagere concentraties geven geen bevredigende uitkomsten. Ook in de praktijk zijn met de bovengenoemde dosering goede resultaten verkregen.

BESPREKING VAN DE RESULTATEN

Uit de beschrijvingen van de symptomen en de pathologische anatomie blijkt, dat *R. solani* voornamelijk bij aantasting van jonge planten grote schade kan berokkenen. Planten met een stengellengte van ongeveer 15 cm vallen na aantasting door *R. solani* om; de schimmel kan dan de gehele stengelvoet door-groeien. Dergelijke planten hebben immers nog geen cilinder van secundair xyleem gevormd. Bij oudere planten is dit wel het geval. Hoewel bij dergelijke planten al het weefsel buiten het xyleem kan worden vernietigd, kunnen zij in leven blijven omdat ook binnen het xyleem nog floëmbundels voorkomen. Alleen treedt er een groeiremming op, omdat het floëem dat buiten de xyleemcilinder ligt niet meer kan functioneren. Het uitpoten van stevige planten, dat ook om andere redenen voordelen biedt, heeft dus ook zin om aantastingen door *R. solani* tegen te gaan, daar dan de uitbreiding van het mycelium tot het schorsweefsel beperkt blijft.

De optimale temperatuur voor de groei van deze isolatie van *R. solani* op aardappel-dextrose-agar en in gestoomde grond ligt bij ca. 25 °C. Bij deze temperatuur vallen ook kiemplanten het snelst weg na inoculatie met deze schimmel. Ook bij lagere en hogere temperaturen vallen echter op den duur alle geïnocu-

TABEL 3. De werking van PCNB op *Rhizoctonia solani* in grond.
The action of PCNB upon Rhizoctonia solani in soil.

Hoeveelheid fungicide per 400 ml grond <i>Quantity of fungicide pro 400 ml soil</i>	Aantal dagen tussen ontsmetten van de grond en het planten van tomatekiemplanten <i>Number of days between the soil treatment and the planting out of tomato-seedlings</i>	Percentage aangetaste planten <i>Percentages of diseased plants</i>	
		Omgevallen <i>Damped off</i>	Met stengellesies <i>With stem-lesions</i>
100 ml 0,1 %	0	0	20
	3	0	20
	4	0	20
	6	0	30
	7	0	0
	9	0	10
	12	10	0
	14	0	0
	21	0	0
	27	0	0
	32	0	0
	36	0	0
100 ml 0,05 %	0	0	20
	4	0	50
	7	10	0
	12	0	0
	21	0	0
	36	0	0
50 ml 0,1 %	0	0	30
	3	0	30
	6	20	20
	9	0	10
	14	10	0
	21	10	0
	27	0	10
	32	0	10
25 ml 0,1 %	0	0	30
	3	0	20
	6	30	20
	9	10	10
	14	0	10
	21	0	20
	27	0	0
	32	0	30
Onbehandeld <i>Untreated</i>	0-36	100	

leerde planten weg. Bij grondtemperaturen beneden 5°C groeit de schimmel niet, terwijl ook de waardplant nauwelijks tot ontwikkeling kan komen. Van aantasting door *R. solani* is dan geen sprake. Bij grondtemperaturen boven 30° à 35°C kan de waardplant wel groeien, maar ontwikkelt de parasiet zich nauwelijks. Bij deze temperatuur zal dus ook geen aantasting optreden. In het temperatuur-traject van 5° tot 30°C, waarbinnen de bij de tomateteelt voorkomende grondtemperaturen gelegen zijn, is aantasting echter wel mogelijk. De ziekte kan dus niet door wijziging van de grondtemperatuur worden tegengegaan.

Hoewel over de invloed van de vochttoestand geen proeven zijn genomen, is tijdens het onderzoek wel gebleken dat de grond beslist vochtig moet zijn om goede groei van de schimmel en snelle aantasting van de planten te verkrijgen.

Dit komt overeen met de resultaten van SMALL (1925), SANFORD (1938) en PERSON (1944).

Hoewel ook aubergine en spinazie door deze isolatie van *R. solani* van tomaten kunnen worden aangetast, zal dit met betrekking tot het overblijven van de schimmel van geen betekenis zijn. Deze kan immers voldoende lang in de grond overblijven om de periode tussen twee tomateteelten te overbruggen.

Met behulp van PCNB blijkt het mogelijk een goede bestrijding uit te voeren, zowel preventief (proefuitkomsten) als curatief (praktijkwaarnemingen). Bij gebruik van 100 tot 150 ml van een 0,1 gewichtsprocent bevattende suspensie in water per plant treden geen groeiremmingen op. Bovendien heeft dit middel een remmende invloed op de belangrijke, secundair optredende schimmel *Botrytis cinerea* (REAVILL, 1954; DAY, 1959).

SAMENVATTING

1. *Thanatephorus cucumeris* (stat. myc. *Rhizoctonia solani*) is naast *Botrytis cinerea* en *Didymella lycopersici* (stat. conid. *Ascochyta hortorum*) een veroorzaker van „voetrot” of „rotpoot” bij tomatenplanten, hoewel de minst belangrijke van deze drie.
2. De ten gevolge van de aantasting optredende ziektebeelden zijn afhankelijk van de grootte der waardplanten. Jonge planten vallen om als gevolg van een geheel doorgroeien van de stengelvoet door de schimmel ter hoogte van het grondoppervlak. Bij oudere planten vormt de dan ontwikkelde cilinder van secundair xyleem een belemmering. De aantasting blijft dan beperkt tot het buiten het xyleem gelegen weefsel. Dit heeft alleen remming van de ontwikkeling van de planten tot gevolg.
3. Uit een over de epidermis gelegen netwerk van hyfen worden infectiehyfen gevormd, die direct de epidermiscellen binnendringen. Infectiekussens worden niet gevormd. Na intracellulaire ontwikkeling in de epidermis- en buitenste schorscellen vindt verdere uitbreiding aanvankelijk intercellulair plaats, later door intracellulaire groei gevolgd.
4. De temperatuurgrenzen voor deze isolatie zijn in vitro ca. 5° en ca. 35°C. Het temperatuur-optimum ligt bij ca. 25°C. Deze temperatuur is ook optimaal voor de groei van de schimmel in steriele grond en voor het verkrijgen van wegval bij jonge planten.
5. Behalve tomaat kunnen ook aubergine en spinazie worden aangetast door de isolatie van tomaat. *Lycopersicon hirsutum* blijkt hiervoor niet vatbaar te zijn.
6. De schimmel kan zonder aanwezigheid van waardplanten minstens anderhalf jaar in de grond in leven blijven.
7. Goede bestrijding is mogelijk met behulp van PCNB.

SUMMARY

In tomato-growing one of the problems is footrot, caused by the fungi *Botrytis cinerea* Pers. ex Fr., *Didymella lycopersici* Kleb. (stat. conid. *Ascochyta hortorum* (Speg.) C.O.Sm. emend. Vogl. or *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk (stat. myc. *Rhizoctonia solani* Kühn).

The symptoms of footrot, caused by *R. solani*, are stunting and damping-off of seedlings and young plants in which the stem turns dark brown and sunken

at soil level. In older plants dark brown, sunken lesions occur at soil level, distinctly separated from the healthy tissue. These cause stunting of the plants with yellowing of the older leaves. Sometimes adventitious root formation occurs on the stem just above soil level. The plants may die from attack by secondary micro-organisms, such as *Botrytis cinerea*.

When young plants were inoculated by placing a piece of agar bearing *R. solani* near the stem just below soil level, the fungus formed a dense network of hyphae upon the stem surface. From this network infection hyphae penetrated directly into the epidermal cells. At soil temperatures of about 20 °C this could take place within 30 hours after inoculation. After penetration of the epidermal cells and intracellular growth in these cells and in some of the cortex parenchyma, further spreading of the hyphae took place intercellularly at first, afterwards followed by intracellular extension.

In seedlings and young plants the hyphae could grow through the whole stem tissue at soil level, reaching the pith parenchyma via the gaps between the four or five bicollateral bundles. In older plants, the cambial cell-layers had formed a cylinder of secondary xylem through which the fungus was not capable of growing, and thus only the outer layers of the stem were attacked. The formation of the secondary xylem depended upon the rate of growth and the vigour of the plants and it was usually complete in plants, that had developed ten to twelve leaves. There was only little extension of the mycelium upwards and downwards.

The minimum, optimum and maximum temperatures for the growth of this tomato-strain of *R. solani* on potato-dextrose-agar were about 5°, 25° and 35 °C respectively (fig. 1). The optimal temperature for the growth of the hyphae in steam-sterilized soil in growth tubes and that for damping-off of young plants were about the same, viz. 25 °C (figs. 2, 4 and 5). Damping-off could occur, however, at all soil temperatures suitable for the growth of the tomato but at lower temperatures the rate of growth of the fungus through the stem was reduced.

In addition to the tomato, eggplant and spinach were also susceptible to this strain of *R. solani*. *Lycopersicon hirsutum* appeared to be resistant (table 1).

In sterilized soil the mycelium grew at the rate of 10 mm in 24 hours at 20–24 °C, even after removal of the agar inoculum (fig. 3). In unsterilized soil hardly any growth occurred, presumably because of the action of antagonistic microorganisms. The spread of disease in unsterilized soil in glasshouses is thought to occur from infected plant debris and from pseudosclerotia.

When the fungus was mixed with potting soil, it was still capable of infecting plants after more than 18 months storage outside. In screening tests of different fungicides for controlling *R. solani*, pentachloronitrobenzene appeared to be the best one (tables 2 and 3), having good protective and eradicator action. One of the important secondary micro-organisms, viz. *B. cinerea*, was also controlled by this fungicide to some extent.

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

LITERATUUR

- ABDELL-SALAM, M. M., - 1933. Damping off and other allied diseases of lettuce. *J. Pomol.* 11: 259-275.
- BOOSALIS, M. G., - 1950. Studies on the parasitism of *Rhizoctonia solani* Kühn on soybeans. *Phytopathology* 40: 820-831.
- BOOSALIS, M. G. & A. L. SCHAREN, - 1959. Method for microscopic detection of *Aphanomyces eustiches* and *Rhizoctonia solani* and for isolation of *Rhizoctonia solani* associated with plant debris. *Phytopathology* 49: 192-198.
- BRINKERHOF, L. A., E. S. OSWALT & J. F. TOMLINSON, - 1954. Field tests with chemicals for the control of *Rhizoctonia* and other pathogens of cotton seedlings. *Plant Dis. Reprtr* 38: 467-475.
- BRITON JONES, H. R., - 1924. Strains of *Rhizoctonia solani* Kühn (*Corticium vagum* Berk. and Curt.). *Trans. Brit. mycol. Soc.* 9: 200-210.
- CHRISTOU, T., - 1962. Penetration and host-parasite relationships of *Rhizoctonia solani* in the beanplant. *Phytopathology* 52: 381-389.
- DAY, D. F., - 1959. Botrytis on tomatoes. *Tomato and Cucumber Marketing Board J.* 8: 171-173.
- EVANS, E., - 1954. Soil recolonization tube for studying recolonization of sterilized soil by micro-organisms. *Nature, Lond.* 173: 1196.
- FLENTJE, N. T., - 1952. Studies on *Pellicularia filamentosa* (Pat.) Rogers 3. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 40: 322-336.
- FLENTJE, N. T. & H. K. SAKSENA, - 1957. Studies on *Pellicularia filamentosa* (Pat.) Rogers 2. Occurrence and distribution of pathogenic strains. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 40: 95-108.
- GARRETT, S. D., - 1962. Decomposition of cellulose in soil by *Rhizoctonia solani* Kühn. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 45: 115-120.
- HAYWARD, H. E., - 1938. The structure of economic plants. London, New York.
- HOUSTON, B. R., - 1945. Culture types and pathogenicity of isolates of *Corticium solani*. *Phytopathology* 35: 371-393.
- JAARSVELD, A., - 1942. Der Einfluss verschiedener Bodenpilze auf die Virulenz von *Rhizoctonia solani* Kühn. *Phytopath. Z.* 14: 1-75.
- LEACH, L. D., - 1947. Growth-rates of hosts and pathogen as factors determining the severity of pre-emergence damping-off. *J. agric. Res.* 75: 161-179.
- MATSUMOTO, T., - 1921. Studies in the physiology of the fungi 12. Physiological specialization in *Rhizoctonia solani* Kühn. *Ann. Miss. Bot. Garden* 8: 1-62.
- PELTIER, G. L., - 1916. Parasitic *Rhizoctonias* in America. *Univ. Ill. Bull. agric. Exp. Sta.* 189.
- PERSON, L. H., - 1944. Parasitism of *Rhizoctonia solani* on beans. *Phytopathology* 34: 1056-1059.
- REAVILL, M. J., - 1954. Effect of certain chloronitrobenzenes on germination, growth, and sporulation of some fungi. *Ann. appl. Biol.* 41: 448-460.
- SANFORD, G. B., - 1938. Studies on *Rhizoctonia solani* Kühn 4. Effect of soil temperature and moisture on virulence. *Canad. J. Res., Sect. C.*, 16: 203-213.
- SANFORD, G. B., - 1952. Persistence of *Rhizoctonia solani* Kühn in soil. *Canad. J. Bot.* 30: 652-664.
- SINCLAIR, J. B., - 1957. Laboratory and greenhouse screening of various fungicides for control of *Rhizoctonia* damping-off of cotton seedlings. *Plant Dis. Reprtr* 41: 1045-1050.
- SMALL, T., - 1925. *Rhizoctonia* footrot of the tomato. *Ann. Rep. Cheshunt hort. Exp. Sta.*: 76-85.
- SMALL, T., - 1927. *Rhizoctonia* footrot of the tomato. *Ann. appl. Biol.* 14: 290-295.
- SMITH, O. F., - 1946. Effects of soil temperature on the development of *Rhizoctonia* root canker of alfalfa. *Phytopathology* 36: 638-641.
- STOREY, I. F., - 1941. A comparative study of strains of *Rhizoctonia solani* (Kühn) with special reference to their parasitism. *Ann. appl. Biol.* 28: 219-228.
- TOWNSEND, G. R., - 1934. Bottom rot of lettuce. *Mem. Cornell agric. Exp. Sta.* 158.
- ULLSTRUP, A. J., - 1936. Leaf blight of china aster caused by *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 26: 981-990.
- WEINDLING, R., - 1934. Various fungi recently found to be parasitic on *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 24: 1141.
- WELLMAN, F. L., - 1932. *Rhizoctonia* bottom rot and head rot of cabbage. *J. agric. Res.* 45: 461-469.