

ONTWIKKELINGEN IN DE BEOEFENING DER PLANTEVIROLOGIE IN NEDERLAND

Developments in the study of plant virology in the Netherlands

J. P. H. VAN DER WANT

Laboratorium voor Virologie, Landbouwhogeschool, Wageningen

De groei van de plantevirologie valt ongeveer in dezelfde periode dat de Nederlandse Plantenziektenkundige Vereniging bestaat. De oprichting van deze vereniging heeft, naar de annalen ons leren, op 11 april 1891 plaatsgevonden. We kunnen evenwel niet precies zeggen, wanneer de plantevirologie is begonnen. Vermoed deed zij haar intrede en pas van lieverlede heeft zij een eigen gezicht gekregen.

We kunnen de plantevirologie beschouwen als een onderdeel van een omvattender wetenschap, de virologie, die ten dele tot de pathologie moet worden gerekend, maar vanwege de bijzondere aard der betrokken ziekteverwekkers niet slechts aan pathologen, maar ook aan biochemici, biofysici, fysiologen, microbiologen, serologen, entomologen, nematologen en zelfs aan mycologen stof tot onderzoek en denken levert.

Bepalen wij ons tot de plantevirologie dan kunnen ontwikkelingen in de beoefening daarvan in Nederland slechts beschouwd worden in samenhang met wat dienaangaande elders in de wereld is geschied. De wetenschap kent immers geen grenzen! Maar ter gelegenheid van de feestelijke herdenking van de stichting onzer vereniging zal – zonder chauvinisme – in het hierna volgende aandacht worden besteed aan wat zich in ons land voltrok. Hier hebben virusziekten van de plant reeds zo lang de belangstelling van veel onderzoekers gehad, dat ik onmogelijk alles wat op dit gebied is gepresteerd, kan aanroeren. Beperk ik mij hier noodgedwongen tot enkele lijnen en facetten, dan wil dit niet zeggen dat het hier niet genoemde van minder betekenis voor wetenschap en praktijk zou zijn geweest. In dit overzicht is ook niet betrokken het virus-onderzoek dat door Nederlanders elders in de wereld, o.a. in de tropen, werd verricht.

De enkele kleine tabaksveldjes die wij in onze tijd nog ieder jaar als restanten van een eertijds bloeiende cultuur tussen Rhenen en Amerongen kunnen terugvinden, herinneren ons aan het onderzoek waarmee ik de beschouwing zou willen beginnen. Op 20 mei 1879 werd nl. te Rhenen in een vergadering van tabakstelers gediscussieerd over een ziekte die steeds ernstiger vormen was gaan aannemen. Naar aanleiding van deze vergadering werden kort daarop enige zieke en gezonde tabaksbladeren naar de toen nog jonge Rijkslandbouwschool te Wageningen gezonden. De bladeren kwamen ten slotte terecht bij het toen ook pas opgerichte landbouwproefstation. Aldus werd ADOLF MAYER, directeur van dit proefstation, tevens docent aan genoemde school, betrokken bij het verschijnsel, waaraan hij zelf spoedig de naam van mozaïekziekte verbond. De bestudering van deze ziekte heeft door de jaren heen zo belangrijk bijgedragen tot de ontwikkeling van de virologie, dat het gerechtvaardigd is hier wat langer bij

dit prille begin stil te staan. In een mededeling van 1882 (die in vergelijking met zijn uitvoeriger publikatie van 1886 in de literatuur slechts weinig is aangehaald) beschreef MAYER hoe hij gezonde tabaksplanten kon ziek maken door er glazen capillairtjes, gevuld met sap van zieke planten, in te steken. Zijn conclusie was dan ook, dat de ziekte besmettelijk is. Wat betreft de aard van de ziekteverwekker meende hij (1882, blz. 364) te moeten „denken aan eene bacterienziekte, of wellicht wel aan eene oplosbare („enzym“-achtige) smetstof, ofschoon voor deze laatste veronderstelling bijna elke analogie in de wetenschap ontbreekt”. Het is jammer, dat MAYER de gedachte van de oplosbare smetstof niet nader heeft uitgewerkt, want in 1886 roert hij deze mogelijke verklaring niet meer aan. Hij hield het toen bij de uitspraak: „Die Mosaikkrankheit des Tabaks ist eine Bakterienkrankheit wovon jedoch die infizierenden Forme nicht isoliert und hinsichtlich ihrer Form und Lebensweise nicht bekannt sind”.

Het ontbreken van een analogie in de wetenschap speelde ook de Rus IWANOWSKI (1892) parten. Deze vond nl. dat de verwekker van de tabaks-mozaïekziekte filters van ongeglazuurd aardewerk, de zgn. kaarsen van Chamberland, kan passeren, hoewel bacteriën er door tegen worden gehouden. De gedachte dat de besmettelijke tabaksziekte door bacteriën zou worden teweeggebracht, kon hij echter niet van zich afzetten. De invloed van de toenmaals heersende opvatting dat alle besmettelijke planteziekten hun oorzaak in schimmels en bacteriën zouden hebben, was te sterk. Zo meende hij in 1903 in zieke planten inderdaad micro-organismen gevonden te hebben. Onder de lichaampjes die hij met de microscoop waarnam, hebben zich ongetwijfeld de celinsluitels bevonden, die zo karakteristiek voor de mozaïekvirusinfectie bij tabak zijn.

Ondertussen had BEIJERINCK (1898) in het voetspoor van MAYER en kennelijk onkundig van IWANOWSKI's werk, ook filtratieproeven uitgevoerd, met gelijk resultaat. BEIJERINCK nu bleek vrij te zijn van het vooroordeel zijner voorgangers, want hij concludeerde, dat het bij de mozaïekziekte (door BEIJERINCK met de naam van vlekziekte aangeduid) niet om een „corpusculaire” ziekteverwekker (zoals bacteriën) ging, maar om een „contagium vivum fluidum”, een levende smetstof in opgeloste, vloeibare toestand in het sap van een zieke tabaksplant voorkomend. Met deze formulering toonde BEIJERINCK ondubbelzinnig, de verwekker van de mozaïekziekte principieel anders te achten dan de tot dan toe beschreven pathogene microben bij planten en dieren. BEIJERINCK opende tevens direct nieuwe perspectieven toen hij schreef (1898, blz. 234): „Waarschijnlijk zijn er nog verschillende andere plantenziekten, welke op overeenkomstige wijze als de vlekziekte der tabaksplant ontstaan. De door ERWIN SMITH onder de namen van „Peach Yellows” en „Peach Rosette” beschreven ziekten van de perzikboomen in Amerika (U.S. Department of Agriculture, Farmers' Bulletin No. 17, Washington 1894) worden volgens de beschrijving, ongetwijfeld door een contagium fluidum veroorzaakt, maar het is nog twijfelachtig of de overbrenging daarvan alleen geschieden kan door enten en oculeren, of, hetgeen waarschijnlijk is, ook langs andere wegen”. We mogen zeker wel zeggen, dat met deze uitspraken de plantevirologie een eigen gezicht begon te krijgen. Het duurde nog vele jaren eer de Amerikaan STANLEY (1935) het tabaksmozaïekvirus als een eiwitachtige stof uit het sap van zieke planten afscheidde en het aldus voor diepgaande studie van zijn wezenlijke eigenschappen blootlegde, terwijl BAWDEN *et al.* (1936) kort daarop aantoonde, dat het virus niet alleen uit eiwit bestaat, doch tevens nucleïnezuur bevat. Maar fyto-

pathologisch gezien lag reeds op het einde van de vorige eeuw de verkenning open van wat later een uitgebreid arbeidsveld is gebleken.

Dienaangaande heeft QUANJER veel werk verzet. In dat andere, oudere centrum van planteziektenkundig onderzoek, nl. het Phytopathologisch Laboratorium Willie Commelin Scholten heeft WESTERDIJK in 1910 een studie over de mozaïekziekte van de tomaat verricht, doch zij voelde zich daarna maar weinig aangetrokken tot het onderzoek van virusziekten. Pas vele jaren later verscheen er weer een publikatie over experimenteel virusonderzoek uit dat laboratorium (NOORDAM, 1943). Sinds een jaar of tien is dit werk er belangrijk geïntensiveerd en heeft ook het onderwijs er uitbreiding ondergaan door de aanstelling van BRANTS (1963) tot lector in de plantevirologie aan de Universiteit van Amsterdam.

In zijn afscheidsrede gaf QUANJER (1949) weer, hoe hij op het jonge Instituut voor Phytopathologie, dat in 1906 onder leiding van RITZEMA BOS te Wageningen was geopend, steeds weer kennis maakte met een niet te verklaren ziekte-type, dat vooral bij de aardappel werd geconstateerd. In Duitsland, waar men het betrokken verschijnsel zeer duchtte, schreef men het aan een soort van degeneratie van het gewas („Abbau”) toe of wel – naar de hardnekkige geest van de tijd – aan schimmels, bacteriën en nematoden. „Beurtelings werden tot deze rubrieken behorende organismen als verwekkers dezer ziekten gedoodverfd, alsof er in Duitsland geen ROBERT KOCH had geleefd, alsof niet reeds lang bekend was dat de infectieproef het beslissende is in de phytopathologie”, zo sprak QUANJER (1949, blz. 235) woordelijk. Hij maakte vooral studie van een ziekte die APPEL (1906) onder de naam van bladrolziekte van het complex der aardappelziekten met onopgehelderde oorzaak had afgezonderd. QUANJER (1913) ontdekte dat de bladrolzieke planten necrose in het floëem vertoonden. Hiermede werd de bladrolziekte zodanig gekarakteriseerd, dat verwarring met bladrollingsverschijnselen teweeggebracht door andere factoren, was uitgesloten. Voorts stelde QUANJER samen met VAN DER LEK en OORTWIJN BOTJES in 1916 vast, dat de bladrolziekte door middel van knol- of stengelenting van de ene op de andere plant kon worden overgebracht. Uit deze publikatie blijkt, dat OORTWIJN BOTJES onafhankelijk van QUANJER met goed opgezette veldproeven had aangetoond dat het hier om een infectieziekte moest gaan. Met sap kon men het pathogeen echter niet overbrengen. Alle pogingen om pathogene organismen in de bladrolzieke planten aan te tonen of er uit te kweken, mislukten en zo was er reden om aan te nemen, dat het hier om een virusinfectie ging. De naam virus, die vroeger een algemenere betekenis in de pathologie had gehad, was ondertussen voor dit geheimzinnige, niet te kweken of waar te nemen soort van ziekteverwekkers gereserveerd.

Het optreden van de bladrolziekte bleef echter nog raadselachtig totdat OORTWIJN BOTJES (1920) uit experimenten in de kas kon concluderen, dat de bladluis *Myzus persicae* als vector van het bladrolvirus fungeert. Dit werk had in samenhang met de kennis van verschillende andere bij de aardappelplant gevonden virussen, verstrekkende consequenties voor de teelt van aardappelpootgoed. Daar bladluizen vooral voor het bladrolvirus een essentiële schakel in de infectieketen waren gebleken, kwam OORTWIJN BOTJES (1922) op de gedachte de voor vermeerdering bestemde aardappelknollen te rooien voordat de bladluispopulatie in de loop van de zomer belangrijk begint toe te nemen. Het gewas groeit dan echter nog en het vroege rooien betekent, dat de knollen onrijp wor-

den geoogst. Inderdaad bleek men aldus een belangrijk middel te hebben om de infectie te velde voor een groot deel te ontgaan. Uiteraard bracht deze revolutionaire wijziging van de pootgoedteelt nieuwe problemen van bewaring met zich mee, maar deze konden bevredigend worden opgelost. Ik zal hier niet verder ingaan op het perfect georganiseerde systeem van keuring en certificering, dat werd ontwikkeld om het aantal besmettingsbronnen in het gewas tot een minimum te beperken.

Wel wil ik even wijzen op de serologische methode van virusdiagnostiek die hierbij in de laatste decennien – niet voor bladrolvirus, maar voor virussen die met sap kunnen worden overgebracht – een belangrijke rol is gaan spelen. Deze door VAN SLOGTEREN (1943, 1955) in Nederland geïntroduceerde werkwijze, werd door hem in eerste opzet toegepast voor de vaststelling van virusinfecties bij bolgewassen. Tot dan was men daartoe aangewezen geweest op infectieproeven met de bolgewassen zelf als toetsplant; het bezwaar daarvan was echter de vaak lange incubatietijd, zodat resultaat pas na geruimte tijd (soms zelfs het volgend jaar) tegemoet kon worden gezien. De serologie bleek niet alleen waardevol bij deze experimenten, maar tevens zag VAN SLOGTEREN er een belangrijk hulpmiddel in om diagnostiek op grote schaal te bedrijven ten behoeve van een kwaliteitsverbetering van het plantgoed. De serologische methode werd door hem en zijn medewerkers op verzoek van de Nederlandse Algemene Keuringsdienst voor Landbouwzaden en Aardappelpootgoed (N.A.K.) met succes voor aardappels verder ontwikkeld (VAN SLOGTEREN, 1957). Zelfs werd, dank zij een serologische analyse, een tot dan toe onbekend gebleven virus (het S-virus van de aardappel) ontdekt (DE BRUYN OUBOTER, 1952). Ider jaar worden thans duizenden aardappelplanten serologisch op een aantal virussen onderzocht. De toepassing van de door VAN SLOGTEREN JR (1955) ontwikkelde micromethode maakt, dat men met weinig antiserum veel planten kan toetsen. Dat de keuringsdienst in staat is bepaalde laboratoriummethoden zodanig te modificeren dat zij met succes in het groot kunnen worden gebruikt, bewijst o.a. ook het hanteren van de zgn. bladtoets ter vaststelling of Y-virus in aardappelplanten aanwezig is (ANONYMUS, 1961; DE BOKX, 1964).

Deze ontwikkelingen hebben tevens de studie van de bladluizen die als vectoren van vele virussen fungeren, gestimuleerd. Het was van betekenis, dat men te weten kwam welke soorten in dit opzicht gevaarlijk zijn, hoe deze soorten leven en hoe het beloop is van de populatiedichtheid. Hier moet ik de naam van HILLE RIS LAMBERS (1955) noemen, die o.a. met zijn adviezen betreffende de te verwachten omvang van bladluisvluchten een hoge gezondheidstoestand van het pootgoed helpt handhaven.

De bladrolziekte, om ons hier nog even toe te bepalen, is een belangrijke bron van inspiratie voor onderzoekers gebleven. Zo was zij een object van fysiologisch onderzoek en leverde zij aldus stof voor het proefschrift van THUNG (1927) en onlangs nog voor dat van VERHOEKS (1965). De bestudering van de beweging van o.a. het bladrolvirus in de aardappelplant bracht BEEMSTER (1961) tot het verschijnsel van de zgn. ouderdomsresistentie, hetgeen ook van praktijkzijde belangstelling ondervindt. De relatie tussen virus en vector werd onderzocht door ELZE (1927). STIEGWEE & PONSEN (1958) toonden door middel van een micro-injectiemethode aan dat het bladrolvirus ook in zijn vector *Myzus persicae* tot vermeerdering kan komen. Dit opende perspectieven voor de isolatie en nadere karakterisering van dit virus. Een oriënterend onderzoek werd door

STEGWEE & PETERS (1961) gepubliceerd. Laatstgenoemde auteur werkt daar verder over.

Sedert QUANJERS en OORTWIJN BOTJES' virusonderzoek voor de praktijk zulke belangrijke resultaten ging afwerpen, zijn meer en meer onderzoekingen over virusziekten van andere gewassen dan de aardappel ter hand genomen. Met name noem ik de vergelingsziekte van de biet, die door QUANJER (1936), ROLAND (1936) en vooral op het Instituut voor rationele suikerproductie te Bergen op Zoom is bestudeerd (VAN SCHREVEN, 1936; HARTSUIJKER, 1951), virusziekten van tomaat (VAN KOOT, 1939), van narcis en tulp (VAN SLOGTEREN & DE BRUYN OUBOTER, 1941a, b), van vruchtbomen (MULDER, 1951; KRIJTHE, 1953; VAN KATWIJK, 1953; PFAELTZER, 1962), van chrysant (NOORDAM, 1952) en van boon (HUBBELING, 1955) om enige voorbeelden van uiteenlopende gewassen aan te halen. Veel werk kan ik zelfs niet even aanstippen, zo groot is de verscheidenheid van de projecten, want niet alleen in Wageningen – waar sedert de oprichting van het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek in 1949 het aantal virusonderzoekers dat zich met praktijkvraagstukken kon bezighouden, belangrijk werd uitgebreid – te Lisse en te Baarn, maar evenzeer op enige proefstations werd en wordt intensief onderzoek verricht. Hierbij dient tevens herinnerd te worden aan de uitbreiding van het onderwijs aan de Landbouwhogeschool door de benoeming van THUNG (1950) tot buitengewoon hoogleraar in de virologie en de enige jaren later volgende stichting van het Laboratorium voor Virologie (THUNG, 1957).

Een enkel resultaat van het hier te lande verrichte onderzoek, dat ten doel heeft praktijkproblemen op te lossen, wil ik kort aanhalen. De heksenbezemsziekte van de framboos, die na de tweede wereldoorlog een dreigende omvang in het oude teeltgebied rondom Breda aannam, kon door intensief onderzoek van DE FLUITER & VAN DER MEER (1953) in betrekkelijk korte tijd worden bedwongen. Het bleek nl. dat het desbetreffende virus door de cicade *Macropsis fuscula* wordt overgebracht. Dit was het eerste geval van een door cicaden verspreid virus, dat in West-Europa werd vastgesteld. De bestrijding van dit insect gaf de oplossing van het probleem. Dat het hier om een voor de onderzoeker vruchtbaar virus ging, bewees THUNG (1952) toen hij vond, dat wortelstek van de zieke planten met warm water kan worden genezen.

Een ander epidemiologisch interessant vraagstuk wil ik ook memoreren, nl. het overblijven van bepaalde virussen in de grond en de besmetting die er van de bodem kan uitgaan. Reeds in 1931 meende QUANJER, dat de toen al lang bekende kringerigheid van de aardappel wellicht een gevolg is van een in de grond plaats hebbende virusinfectie. Later bestudeerde QUANJER (1943) de ratelziekte van de tabak, die eveneens met grondbesmetting samenhangt; in tegenstelling tot de kringerigheid kon voor de ratelziekte met sapinoculatieproeven worden bewezen, dat hier een virus in het spel is. ROZENDAAL (1947) deed overeenkomstige waarnemingen met betrekking tot het stengelbont van de aardappel en kort daarop werd aangetoond, dat bij ratelziekte en stengelbont hetzelfde virus betrokken is (ROZENDAAL & VAN DER WANT, 1948). Lang bleef het raadselachtig hoe het virus in de grond werd overgebracht, totdat SOL *et al.* (1960) vonden, dat dit door nematoden gebeurt, met name van het geslacht *Trichodorus* (SOL & SEINHORST, 1961; VAN HOOFF, 1964a). Het verband tussen kringerigheid en ratelvirus werd tenslotte door VAN HOOFF (1964b) gelegd, zodat QUANJERS veronderstelling van een virusbesmetting aldus bevestigd werd. Het ratelvirus kan ook in

andere gewassen belangrijke ziekten verwekken, zoals bij enige soorten bloembollen (VAN SLOGTEREN, 1958) en bij gladiolen (CREMER & KOOISTRA, 1964).

Moderne methoden waarmee men de eigenschappen van de virussen zelf kon leren kennen, leverden een betere basis voor een onderscheiding van de virusziekten dan men uitsluitend op grond van infectieproeven tot stand kon brengen. Ik denk hier aan verschillende zuiveringsmethoden en de toepassing van de elektronenmicroscopie naast de reeds genoemde serologie. In de laatste 10-15 jaar is de virologisch werkzame fytopatholoog er in toenemende mate gebruik van gaan maken. Men streeft hierbij tevens naar verbetering en verfijning van de diagnostiek; VENEKAMP *et al.* (1966) onderzoeken een viruszuiveringsmethode ook in dit opzicht op haar waarde.

De bestrijding van plantevirussen is meestal nog een kwestie van preventie. Het opruimen van besmettingsbronnen in het gewas en daarbuiten is immers vaak het enige dat wij kunnen doen. Het gebruik van gezond voortkweekingsmateriaal heeft hierbij uitnemende betekenis. Reeds kwam de keuring van pootaardappelen ter sprake. Ook het werk van de Plantenziektenkundige Dienst kan worden genoemd; deze onderzoekt o.a. fruitgewassen op de aanwezigheid van virussen (MEIJNEKE, 1963). Bestrijding van vectoren heeft soms succes, zoals bij de genoemde heksenbezemziekte van de framboos. Ten aanzien van de verspreiding van het bladrolvirus binnen een aardappelveld heeft de toepassing van systemisch werkzame insecticiden goede resultaten opgeleverd (HILLE RIS LAMBERS *et al.*, 1953; VAN DER WOLF, 1961). De bladluizen moeten nl. betrekkelijk lang op een geïnfecteerde aardappelplant zuigen om het virus op te nemen en zij kunnen het daarna niet direct op een gezonde plant overbrengen. Dit gehele proces neemt zoveel tijd in beslag, dat het insecticide zijn werk kan hebben gedaan voordat de virusoverdracht een feit is geworden. Het inbrengen van het bladrolvirus in een aardappelveld door bladluizen die het virus reeds elders hebben opgenomen, is echter met die insecticiden niet te verhinderen, zoals de genoemde auteurs vaststelden. Ook ten aanzien van het vermijden van infecties met virussen die in korte priktijden door bladluizen worden opgenomen en overgebracht, hebben de systemische insecticiden geen effect (HILLE RIS LAMBERS, 1960).

Directe bestrijding van een virus in de plant is, afgezien van een incidentele toepassing van warmte, zoals we reeds zagen, nog niet mogelijk. Wel zijn met een kunstgreep virusvrije klonen verkregen van vegetatief vermeerderde rassen die voor 100% met een of meer virussen besmet waren geraakt. Het gaat hier om het nog niet verklaarde feit, dat de topmeristemen van viruszieke planten dikwijls, zo niet steeds, van virus vrij zijn. Als men van zo'n plant het stengeltopmeristeme aseptisch isoleert en op een kunstmatige voedingsbodem tot een volledige plant opkweekt, is er een kans dat de zo verkregen plant geen virus meer bevat. 't Is een tijdrovend procédé, maar QUAK (1957), die deze methode enigszins modificeerde, kon bij anjers interessante resultaten boeken. De werkwijze werd voor toepassing op grote schaal uitgewerkt om van het Nederlandse anjersortiment virusvrij vermeerderingsmateriaal te verkrijgen (VAN OS, 1964). Een opmerkelijk succes bereikte QUAK (1964 en persoonlijke mededeling) ook met het aardappelras 'Eersteling', dat van het X-virus en het S-virus werd bevrijd.

Ook veredelaars van land- en tuinbouwgewassen proberen met het zoeken van voor virussen onvatbare of tolerante geniteurs hun veredelingsprogramma's

te verrijken. Eén voorbeeld kan de betekenis hiervan illustreren: het werk van TJALLINGH (1952, 1957) die een voor het mozaïekvirus tolerant augurkeras won en daarmee het probleem dat dit virus in de augurkenteelt veroorzaakte, oploste.

Uit het voorgaande mogen we concluderen, dat bepaalde moeilijkheden in de praktijk van land- en tuinbouw ondervonden, nu reeds jarenlang het onderzoek van plantevirussen in ons land hebben gestimuleerd. Wederkerig leverde dit onderzoek voor boer en tuinder vele heilzame resultaten op.

Thans wil ik nog enkele ogenblikken aandacht vragen voor de ontwikkeling van plantevirusonderzoek in een fundamenteel-wetenschappelijke richting. Daar liggen nog vele onopgeloste vragen, die ook Nederlandse werkers uitdagen. Hoe brengen bijv. bladluizen de zgn. non-persistente virussen over? Wat speelt zich af wanneer wij door middel van een sapinoculatie een virus in een plant brengen? Op welke wijze komt een virusdeeltje in de cel terecht en aan welke processen wordt het onderworpen voordat het op zijn beurt de cel onderwerpt aan zijn machtige invloed die tot uiting komt in het ontstaan van talloze nieuwe virusdeeltjes?

VAN HOOF (1958) vond met behulp van de elektronenmicroscopie dat op de mandibulaire en de maxillaire stiletten van bladluizen chitinelijsten voorkomen. Tevens nam hij waar, dat ook bij korte priktijden (voldoende om non-persistente virussen op te nemen en over te brengen) de bladluizen hun stiletten in de wand tussen de opperhuidcellen van de bladeren steken. Kennelijk worden de desbetreffende virussen aan de stiletten uit de celwand opgenomen, waarbij de chitinelijsten een belangrijke functie vervullen.

Een geheel ander onderwerp behandelde Bos (1963) toen hij de grote verscheidenheid van symptomen die zich bij virusinfecties kunnen voordoen, nader rubriceerde. Naar aanleiding daarvan stelde hij een zekere standaardisatie in de naamgeving der ziekteverschijnselen voor.

Verskillende vraagstukken betreffende infectie en vermeerdering zijn aan het tabaksmozaïekvirus bestudeerd. BRANTS (1965) verkreeg aanwijzingen, dat de ektodesmata aan dit virus toegang tot het cytoplasma geven. Deze ektodesmata zijn uiterst fijne kanaaltjes die in de buitenwand van de opperhuid der bladeren tot onder de cuticula voorkomen. RAGETLI (1957) maakte studie van een stof, voorkomend in het sap van anjerbladeren, die het aanslaan van o.a. tabaksmozaïekvirus in *Nicotiana*-soorten kan verhinderen. Zijn gedachte, dat deze ook wel als remstof aangeduide stof de intreeplaatsen voor het virus zou blokkeren, wordt gesteund door het onderzoek dat VAN KAMMEN *et al.* (1960) verrichtten. DIJKSTRA (1964) verzamelde gegevens over de gebeurtenissen die zich afspelen als het tabaksmozaïekvirus in de cel is aangeland. Op grond van haar gegevens kwam zij tot de voorstelling, dat de eerste twee uur na de inoculatie het nucleïnezuur uit de virusdeeltjes wordt bevrijd en dat dit zich daarna aan bepaalde celbestanddelen bindt. Vervolgens zou het tot vermeerdering komen en van lieverlede door viruseiwit worden omgeven, waarbij er nieuwe, complete virusdeeltjes ontstaan. BRANTS (1961) nam waar, dat een verwonding stimulerend werkt op het transport van het tabaksmozaïekvirus in de plant en wel in de richting van de wond, wanneer deze in het tijdsbestek van 24 uur vóór tot 48 uur na de inoculatie was gemaakt. VAN KAMMEN (1963) constateerde het voorkomen van infectieus nucleïnezuur van genoemd virus in de ribosomale fractie van hiermee geïnfecteerde tabaksbladeren. De ribosomen zijn de met de elektronenmicroscopie nog juist zichtbare organellen in de cel, die als centra van de eiwitsynthese fungeren.

Over het voorkomen van bepaalde virussen in het cytoplasma werden ook onderzoeken verricht. Zo gingen CREMER & VAN DER VEKEN (1964) na, waar het virus van het narcissegrijs in daarmee geïnfecteerde cellen van narcisbladeren zich bevindt. Zij gebruikten daarvoor een met fluoresceïne gemerkt antiserum, waarmee zij bladcoupes voor lichtmicroscopie behandelden. Ook pasten zij de elektronenmicroscopie bij dit onderzoek toe. IE (1964) deed waarnemingen met de elektronenmicroscopie over het voorkomen van het bronsvlekkenvirus van de tomaat in daarmee besmette plantedelen.

De synthese, reproductie of hoe men het proces van de vermeerdering van de virusbestanddelen eiwit en nucleïnezuur wil noemen, wordt ook in Nederland bestudeerd. Nadat was gebleken, dat het nucleïnezuur, afgescheiden uit het tabaksmozaïekvirus en dus ontdaan van het eiwit, ook infectievermogen bezit (GIERER & SCHRAMM, 1956) kwam men tot het inzicht, dat het nucleïnezuur de informatie voor de vermeerdering van zichzelf en van het viruseiwit in zich draagt. Het tot gelding komen van die informatie, die het syntheseapparaat van de vatbare cel tot virusreproductie brengt, kan in een kunstmatig, nauwkeurig samengesteld milieu op bepaalde onderdelen van het proces worden bestudeerd. Hierbij let men o.m. op de functie van het nucleïnezuur als zgn. boodschapper bij de eiwitsynthese. Door BOSCH *et al.* (1966) wordt hierover op het Biochemisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden diepgaand onderzoek verricht met het nucleïnezuur van het „turnip yellow mosaic“-virus, dat wordt toegevoegd aan ribosomen die uit coli-bacteriën zijn geïsoleerd. Ook het merkwaardige feit, dat er bij sommige virusinfecties naast infectieuze deeltjes in de zieke plant andere, niet-infectieuze partikels ontstaan, ondervindt te Leiden belangstelling. Men werkt daar met luzernemozaïekvirus, waarvan de verschillende typen van deeltjes na scheiding geanalyseerd worden (RAUWS *et al.*, 1964) en wier betekenis in het virussyntheseprocess men tracht vast te stellen.

Het met virusinfecties samenhangende verschijnsel der premunitie, waarbij een stam van een virus de plant beschermt tegen een verwante stam, werd bij tabaksmozaïekvirus onderzocht door HAGEMAN (1964) op het Laboratorium voor Plantenfysiologie van de Universiteit van Amsterdam. Hierbij zocht zij o.a. naar een relatie tussen de mate van premunitie en de hoeveelheden virus en totaal ribonucleïnezuur, die in de betrokken bladeren waren gesynthetiseerd.

De ontwikkelingen in de wetenschap, ook in de plantevirologie, verlopen dikwijls stormachtig. Intensieve internationale contacten kunnen daarom van grote betekenis zijn, vooral als deze in het meer persoonlijke vlak kunnen worden gelegd. THUNG heeft een mooi initiatief genomen toen hij in 1951 een conferentie over virusziekten van de aardappel belegde. Daarna werden op gezette tijden deze conferenties nog driemaal herhaald, totdat de European Association for Potato Research wat betreft de meer praktische aardappelvirusproblemen de zorgen ervoor overnam. Daar evenwel was gebleken, dat er behoefte bestond onderzoekers ter bespreking van algemene, fundamentele plantevirusproblemen bijeen te brengen, werd in juli 1965 onder auspiciën van het Laboratorium voor Virologie en het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek een internationale conferentie gehouden, waarvan de handelingen door BEEMSTER & DIJKSTRA (1966) werden bezorgd. Deze conferentie dient te worden gezien als een voortzetting van de door THUNG georganiseerde bijeenkomsten. Het succes ervan wettigt de verwachting, dat over enige jaren deze gebeurtenis zal worden herhaald.

Ook bij de organisatie van conferenties over virusziekten van vruchtbomen waren Nederlanders betrokken (MEIJNEKE & MULDER, 1956). Een bijzondere vorm van internationale samenwerking is tot stand gebracht tussen onderzoekers die zich met leguminosenvirussen bezighouden. Deze zijn thans verenigd in een werkgroep, waarbinnen een levendige uitwisseling van gedachten en waarnemingen plaats heeft (Bos *et al.*, 1960).

In het bestek van dit artikel konden niet alle onderzoeken worden aangehaald en evenmin alle onderzoekers worden genoemd. Desondanks mag men op grond van het voorgaande besluiten, dat in Nederland de plantevirologie in rijke schakering tot ontplooiing is gekomen. Moge zij ook in de toekomst belangrijke resultaten voor praktijk en wetenschap opleveren, opdat aldus een traditie wordt voortgezet.

SUMMARY

At the meeting of the "Netherlands Society of Plant Pathology" held in commemoration of its founding on 11th April 1891, the author gave a review of the study of plant virology in the Netherlands. Studies began with the classical experiments performed by ADOLF MAYER, director of the newly formed agricultural experiment station at Wageningen. In a contribution of 1882 MAYER demonstrated the transmission of the tobacco mosaic disease by putting small glass capillaries filled with sap from diseased plants into healthy ones. Concerning the cause he "thought of a bacterial disease or perhaps of a soluble ('enzyme'-like) contagious substance, although for the last supposition nearly every analogy in science is lacking". However, MAYER did not further elaborate the idea of a "soluble contagious substance".

Lack of an analogy in science and the current idea that all infectious diseases of plants were caused by fungi and bacteria also prevented IWANOWSKI (1892) from adequately explaining the results of his experiments on the filterability of the entity causing tobacco mosaic. BEIJERINCK (1898) after having carried out filtration experiments, grasped the fundamental difference between this type of disease-producing agent and the pathogenic bacteria and fungi by formulating its nature as "contagium vivum fluidum". He immediately opened new perspectives by writing: "There are probably still various other plant diseases which find their origin in a comparable manner as the spot disease (= mosaic disease) of the tobacco plant. The diseases of peach trees in America described by ERWIN SMITH as "Peach Yellows" and "Peach Rosette" (U.S. Department of Agriculture, Farmers' Bulletin No. 17, Washington 1894) are, according to the description, undoubtedly caused by a contagium fluidum, but it is still doubtful if its transmission can solely occur by grafting or budding or, which is more probable, also in other ways".

It took many years before the nature of virus was elucidated by the discoveries of STANLEY (1935) who obtained the virus of tobacco mosaic in a pure form, and by BAWDEN *et al.* (1936) who found that this virus contains nucleic acid in addition to protein.

However, long before this date plant virus diseases had become an important branch of study in phytopathology. In this respect, QUANJER made important contributions at Wageningen. In the older centre of phytopathological research in the Netherlands, viz. the Phytopathological Laboratory Willie Commelin

Scholten (first at Amsterdam, later at Baarn), WESTERDIJK (1910) carried out a study of the tomato mosaic but she discontinued working on plant virus diseases. Many years later NOORDMAN (1943) gave the next paper published by this laboratory on experimental virus research.

In his farewell lecture QUANJER (1949) mentioned that in the Institute of Phytopathology established in 1906 at Wageningen under directorship of RITZEMA BOS, he was becoming increasingly confronted with plant diseases of an unexplainable type. These diseases became more and more important in potatoes. In Germany, where these symptoms were greatly feared, they were ascribed to a kind of degeneration of the crop ('Abbau') or to the action of fungi, bacteria and nematodes, according to the prevailing idea. "In turn the diseases were attributed to these organisms, as if ROBERT KOCH had not lived in Germany, as if it had not been recognized long before that the infection experiment is conclusive in phytopathology", QUANJER said. He made a special study of a disease which had been distinguished by APPEL (1906) under the name of potato leaf roll. QUANJER (1913) found that leaf roll diseased plants showed necrosis of the phloem. As such the leaf roll disease was so clearly characterized that confusion with leaf rolling symptoms caused by other factors was excluded. Furthermore, QUANJER together with VAN DER LEK and OORTWIJN BOTJES established in 1916 that the leaf roll disease can be transmitted by tuber or stem grafting from one plant to the other. The same paper shows that OORTWIJN BOTJES independently of QUANJER had shown in field experiments that leaf roll was an infectious disease. However, it was not possible to transmit the pathogen with sap. But as no pathogenic organisms could be found in or grown from diseased plants there was reason to assume that a virus was involved. Later, OORTWIJN BOTJES (1920) concluded from greenhouse experiments that the aphid *Myzus persicae* functions as vector of the leaf roll virus.

The results of these investigations and the growing knowledge of different other potato viruses, had far-reaching consequences for the production of seed potatoes. As aphids are of great importance for the transmission of leaf roll virus, OORTWIJN BOTJES (1922) suggested the early harvesting of potato tubers in order to avoid the infection by the growing aphid population during the summer months. This revolutionary change in the production of seed potatoes posed new problems of storage, but these could be solved in a satisfactory way. Schemes of inspection and certification were developed in order to reduce the number of infection sources in the crop.

The serological method of virus diagnosis has proved to be of vital importance in establishing the presence of certain virus infections. This method was introduced by VAN SLOGTEREN (1943, 1955) in the Netherlands as a simple means of testing bulbs for the presence of certain viruses in inoculation experiments. Serology was not only an important tool in this respect, but could be used on a large scale to improve the quality of planting stock. It was further developed for potatoes (VAN SLOGTEREN, 1957). Thanks to a serological analysis, a hitherto unknown virus was discovered in that crop by DE BRUYN OUBOTER (1952). It was later named virus S.

Every year thousands of potato plants are serologically tested for a number of viruses by the inspection services. The detached leaf inoculation test for the presence of virus Y is also extensively used (ANONYMOUS, 1961; DE BOKX, 1964).

The study of aphids acting as vectors of many viruses has been stimulated by

the search for protecting crops from virus infections. It was of utmost importance to investigate what species are dangerous in this respect, and how their populations behave in the course of the year. HILLE RIS LAMBERS (1955) has greatly contributed to these studies.

Potato leaf roll has remained an important subject for research. THUNG (1927) and VERHOEKS (1965) studied the physiology of the diseased plant; BEEMSTER (1961) investigated the translocation of the virus in the plant and paid attention to the phenomenon of the so-called mature plant resistance. The relationship between the virus and its vector was studied by ELZE (1927), and STEGWEE & PONSEN (1958) showed by a micro-injection technique that the leaf roll virus can also multiply in *Myzus persicae*. This offered the possibility of the isolation and characterization of this virus (STEGWEE & PETERS, 1961).

After the results of QUANJER's and OORTWIJN BOTJES' work had shown their essential importance for practical agriculture, more and more virus diseases of many other crops than potatoes were studied by scientists, e.g. sugar beet yellows studied by QUANJER (1936), ROLAND (1936) and especially in the Institute of Rational Sugar Production at Bergen op Zoom (VAN SCHREVEN, 1936; HARTSUIJKER, 1951); virus diseases of tomato (VAN KOOT, 1939) narcissus and tulip (VAN SLOGTEREN & DE BRUYN OUBOTER, 1941a, b), fruit trees (MULDER, 1951; KRIJTHE, 1953; VAN KATWIJK, 1953, PFAELTZER, 1962), chrysanthemum (NOORDAM, 1952) and French beans (HUBBELING, 1955). Only a few examples of the many studies can be referred to here. The founding of the Institute of Phytopathological Research at Wageningen in 1949 added great impetus to the investigation of virus diseases.

A few results of successful work are mentioned, viz. the resolution of the *Rubus* witches' broom disease by controlling the insect vector, *Macropsis fuscus* (DE FLUITER & VAN DER MEER, 1953), and the problem of the soil-borne rattle virus which proved to be transmitted by nematodes of the genus *Trichodorus* (SOL & SEINHORST, 1961; VAN HOOF, 1964a).

The control of virus diseases is in most cases a matter of prevention. The production of healthy planting stock from many vegetatively reproduced crops, e.g. from fruit trees by the Plant Protection Service (MEIJNEKE, 1963), is of vital importance in this respect. Systemic insecticides proved to be valuable in certain instances, e.g. to prevent the spread of leaf roll virus within a potato field (HILLE RIS LAMBERS *et al.*, 1953; VAN DER WOLF, 1961).

Heat treatment has been used to cure raspberry root cuttings from witches' broom disease (THUNG, 1952). Meristem culture technique in order to obtain virus-free plants from certain diseased clones has gained special interest; e.g. QUAK (1957) used it in a modified form which is now applied on a large scale for the production of virus-free carnation varieties (VAN OS, 1964). QUAK (1964, and personal communication) was remarkably successful in obtaining virus-free plants from the potato variety 'Duke of York' (= 'Ersteling') which normally carries both viruses X and S.

In breeding new varieties of crop plants an attempt is made to incorporate the characteristic of resistance or tolerance, e.g. the work of TJALLINGH (1952, 1957) concerning the breeding of a mosaic tolerant variety of pickling cucumber, solved a great practical problem.

Fundamental aspects of viruses and the diseases they induce are also subjects of research in the Netherlands. A few examples are quoted here.

VAN HOOFF (1958) found with the electron microscope that chitinous ridges occur on the mandibular and maxillary stylets of aphids. He also observed that in short probes (essential for the uptake and transmission of non-persistent viruses) the aphids penetrate the leaves in and along the wall between the epidermal cells.

A completely different field was covered by BOS (1963) when he reconsidered the symptoms of plant virus diseases and tried to standardize their terminology in accordance with a proper description.

Various studies on infection and multiplication of tobacco mosaic virus have been performed. BRANTS (1965) obtained evidence that the virus enters the cytoplasm via ectodesmata. RAGETLI (1957) paid attention to a substance from carnation sap inhibiting for instance the infection of *Nicotiana* species by tobacco mosaic virus. His idea that this inhibitor blocks the infectible sites, is supported by the results of VAN KAMMEN *et al.* (1960). DIJKSTRA (1964) tried to get an insight in the early events of tobacco mosaic virus infection. She advanced the theory that in the first two hours after inoculation the nucleic acid is freed from the virus particle and bound to certain cell components. Next it would multiply and eventually be covered by protein. BRANTS (1961) observed that wounding has a stimulative effect on the translocation of that virus in the plant in the direction of the wound, when this is done in a period from 24 hours prior to 48 hours after inoculation. VAN KAMMEN (1963) found infectious virus nucleic acid in the ribosomal fraction of infected tobacco leaves.

CREMER & VAN DER VEKEN (1964) investigated the presence of narcissus yellow stripe virus in leaf cells with fluorescein conjugated antibodies in light microscopy and with the electron microscope. IE (1964) made observations on the occurrence of tomato spotted wilt virus particles in the cells of different host plant species.

The function of nucleic acid of turnip yellow mosaic virus as a messenger for protein synthesis in systems containing *Escherichia coli* ribosomes is a subject of studies in the Laboratory of Biochemistry of the University of Leiden (BOSCH *et al.*, 1966). Also various components found in connection with alfalfa mosaic virus synthesis are extensively studied in that laboratory (RAUWS *et al.*, 1964).

The interference between related virus strains was studied in the Laboratory of Plant Physiology of the University of Amsterdam by HAGEMAN (1964); she investigated the relation between the degree of interference and the qualities of virus and total ribonucleic acid synthesized in the leaves.

International contacts have been greatly stimulated by THUNG when he initiated a conference on potato virus diseases in 1951. Such a conference was held three more times until the European Association for Potato Research continued that work as far as practical virus problems are concerned. As there remained a need for discussion of general and fundamental plant virus problems, an international conference was organized under the auspices of the Laboratory of Virology and the Institute of Phytopathological Research at Wageningen in 1965. The proceedings of this conference have been edited by BEEMSTER & DIJKSTRA (1966). It has to be considered as a continuation of the meetings organized by THUNG.

Dutch scientists were also concerned in the organization of conferences on fruit-tree viruses (MEIJNEKE & MULDER, 1956). A special form of international cooperation has been achieved in the field of legume virus research (Bos *et al.*, 1960).

Not all investigations could be quoted here; for instance research carried out by Dutch scientists in other parts of the world – especially in the tropics – has not been mentioned. However, it may be concluded that in the Netherlands plant virology has developed in many directions.

LITERATUUR

- ANONYMUS, – 1961. De bladtoets in beeld. Meded. Ned. Alg. KeurDienst (N.A.K.) 18:18–24.
- APPEL, O., – 1906. Neuere Untersuchungen über Kartoffel und Tomaten-Erkrankungen. Jber. Verein. angew. Bot. 3:130–136.
- BAWDEN, F. C., N. W. PIRIE, J. D. BERNAL & I. FANKUCHEN, – 1936. Liquid crystalline substances from virus-infected plants. Nature, Lond. 138:1051.
- BEEMSTER, A. B. R., – 1961. Translocation of leaf roll and virus Y in the potato. Proc. Conf. Potato Virus Dis. 4, Braunschweig, 1960:60–67.
- BEEMSTER, A. B. R. & J. DIJKSTRA (ed.), – 1966. Viruses of plants. Proc. Conf. Pl. Viruses, Wageningen 1965. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam.
- BEIJERINCK, W., – 1898. Over een contagium vivum fluidum als oorzaak van de vlekziekte der tabaksbladen. Verh. K. Akad. Wet., Afd. Wis- Natuurrk. 7:229–235.
- BOKX, J. A. DE, – 1964. Onderzoekingen over het aantonen van aardappel-YN-virus met behulp van toetsplanten. Diss. Wageningen.
- Bos, L., – 1963. Symptoms of virus diseases in plants. Pudoc, Wageningen.
- Bos, L., D. J. HAGEDORN & L. QUANTZ, – 1960. Suggested procedures for international identification of legume viruses. Tijdschr. PlZiekt. 66:328–343.
- BOSCH, L., P. H. VAN KNIPPENBERG, H. O. VOORMA & J. C. VAN RAVENSWAAY CLAASEN, – 1966. Protein synthesis by cell-free extracts of *E. coli* programmed with plant viral RNA. In Beemster & Dijkstra (Ed.), Viruses of Plants, Proc. Conf. Pl. Viruses, Wageningen 1965:275–294.
- BRANTS, D. H., – 1961. The influence of meristematic tissue and injuries on the transport of tobacco mosaic virus in *Nicotiana tabacum* L. cultivar. Samsun. Acta bot. neerl. 10: 113–163.
- BRANTS, D. H., – 1963. Samenspel in de plantevirologie. Openbare les Universiteit van Amsterdam.
- BRANTS, D. H., – 1965. Relation between ectodesmata and infection of leaves by C^{14} -labeled tobacco mosaic virus. Virology 26:554–557.
- BRUYN OUBOTER, M. P. DE, – 1962. A new potato virus. Proc. Conf. Potato Virus Dis. (1), Wageningen-Lisse, 1951:83–84.
- CREMER, M. C. & G. KOOISTRA, – 1964. Investigations on notched leaf (“kartelblad”) of *Gladiolus* and its relation to rattle virus. Nematologica 10:69–70.
- CREMER, M. C. & J. A. VAN DER VEKEN, – 1964. Localization of viral antigen in *Narcissus* leaves infected with yellow stripe virus, determined by means of a fluorescein conjugated antiserum. Neth. J. Pl. Path. 70:105–113.
- DIJKSTRA, J., – 1964. The early events of tobacco mosaic virus infection in *Nicotiana glutinosa* L. Meded. LandbHogeschool. Wageningen 64–2.
- ELZE, D. L., – 1927. De verspreiding van virusziekten van de aardappel (*Solanum tuberosum* L.) door insecten. Meded. LandbHogeschool. Wageningen 31–2:1–90.
- FLUITER, H. J. DE & F. VAN DER MEER, – 1953. Rubus stunt, a leafhopper-borne virus disease. Tijdschr. PlZiekt. 59:195–197.
- GIERER, A. & G. SCHRAMM, 1956. Die Infektiosität der Nucleinsäure aus Tabakmosaikvirus. Z. Naturf. 11b:138–142.
- HAGEMAN, P. C., – 1964. Interference of two strains of tobacco mosaic virus. Diss. Amsterdam.
- HARTSUIJKER, K., – 1951. De vergelingsziekte der bieten. I. Samenvattend verslag over het onderzoek in de jaren 1940–1948. Meded. Inst. rat. SuikProd. 21:21–275.
- HILLE RIS LAMBERS, D., – 1955. Potato aphids and virus diseases in the Netherlands. Ann. appl. Biol. 42:355–360.
- HILLE RIS LAMBERS, D., – 1960. Bladluizen en Y-virus. Meded. Ned. Alg. KeurDienst (N.A.K.) 16:105–107.
- HILLE RIS LAMBERS, D., A. J. REESTMAN & A. SCHEPERS, – 1953. Insecticides against aphid vectors of potato viruses. Neth. J. agric. Sci. 1:188–201.
- HOOF, H. A. VAN, – 1958. Onderzoekingen over de biologische overdracht van een non-persistent virus. Diss. Wageningen.

- HOOF, H. A. VAN, - 1964a. *Trichodorus teres* a vector of rattle virus. *Neth. J. Pl. Path.* 70:187.
- HOOF, H. A. VAN, - 1964b. Biologische verschillen tussen enkele isolaties van het ratelvirus. *Landbouwwoorlichting* 21:282-290.
- HUBBELING, N., - 1955. Ziekten en beschadigingen van bonen. *Tuinbouwvoorlichting* 3.
- IE, T. S., - 1964. An electron microscope study of tomato spotted wilt virus in the plant cell. *Neth. J. Pl. Path.* 70:101-104.
- IWANOWSKI, D., - 1892. Ueber die Mosaikkrankheit der Tabakspflanze. *Bull. Acad. imp. Sci., St. Petersburg. (Izv. imp. Akad. Nauk.), N.S., III*, 35:67-70.
- IWANOWSKI, D., - 1903. Ueber die Mosaikkrankheit der Tabakspflanze. *Z. Pflkrankh.* 13:1-41.
- KAMMEN, A. VAN, - 1963. The occurrence of infectious virus ribonucleic acid in the ribosomal fraction from tobacco mosaic virus infected tobacco leaves. *Meded. LandbHogesch.* 63-12.
- KAMMEN, A. VAN, D. NOORDAM & T. H. THUNG, - 1961. The mechanism of inhibition of infection with tobacco mosaic virus by an inhibitor from carnation sap. *Virology* 14:100-108.
- KATWIJK, W. VAN, - 1953. Rozet, een nieuwe virusziekte bij appel. *Tijdschr. PlZiekt.* 59:233-236.
- KOOT, Y. VAN, - 1939. De belangrijkste virusziekten van de tomaat in Nederland. *Meded. TuinVoorlDienst* 10.
- KRITHE, J. M., - 1953. Onderzoekingen over mozaïek of bontbladigheid van perzik- en pruimebomen. *Tijdschr. PlZiekt.* 59:51-61.
- MAYER, A., - 1882. Over de mozaïekziekte van de tabak; voorloopige mededeeling. *Tijdschr. Landbouwk., Groningen* 2:359-364.
- MAYER, A., - 1886. Ueber die Mosaikkrankheit des Tabaks. *Landw. VersStnen* 32:451-467.
- MEDNEKE, C. A. R., - 1963. Indexing for fruit tree virus diseases in the Netherlands. *Phytopath. medit.* 2:215-219.
- MEDNEKE, C. A. R. & D. MULDER, - 1956. Report on the discussion on international European cooperation in fruit trees virus research. *Tijdschr. PlZiekt.* 62:85-87.
- MULDER, D., - 1951. De Eckelrader virusziekte van zoete kersen. *Meded. Dir. Tuinb.* 14:217-228.
- NOORDAM, D., - 1943. Over het voorkomen van „spotted wilt” in Nederland. *Tijdschr. PlZiekt.* 49:117-119.
- NOORDAM, D., - 1952. Virusziekten bij chrysanten in Nederland. *Tijdschr. PlZiekt.* 59:121-189.
- OORTWIJN BOTJES, J. G., - 1920. De bladrolziekte van de aardappel. *Diss. Wageningen.*
- OORTWIJN BOTJES, J. G., - 1922. Het gebruik van onrijpe aardappelknollen als pootgoed. *Cultura* 34:173-185.
- OS, H. VAN, - 1964. Production of virus-free carnations by means of meristem culture. *Neth. J. Pl. Path.* 70:18-26.
- PFAELTZER, H. J., - 1962. Mechanical transmission of virus from diseased pear trees to herbaceous hosts. *Pl. Dis. Repr* 46:338-339.
- QUAK, F., - 1957. Meristeemcultuur, gecombineerd met warmtebehandeling, voor het verkrijgen van virusvrije anjerplanten. *Tijdschr. PlZiekt.* 63:13-14.
- QUAK, F., - 1964. Meristeemcultuur van aardappel. *Jversl. Inst. plziektenk. Onderz.* 1964:98.
- QUANJER, H. M., - 1913. Die Nekrose des Phloems der Kartoffelpflanze, die Ursache der Blattrollkrankheit. *Meded. Rijks Hogere Land- Tuin- Boschbouwsch. Wageningen (Meded. LandbHogesch. Wageningen)* 6:41-80.
- QUANJER, H. M., - 1931. The methods of classification of plant viruses, and an attempt to classify and name potato viruses. *Phytopathology* 21:577-613.
- QUANJER, H. M., - 1936. De vergelingsziekte en de mozaïekziekte van suiker- en voederbieten. I. Geschiedenis van het onderzoek over de vergelingsziekte en de mozaïekziekte van de biet. *Tijdschr. PlZiekt.* 42:45-54.
- QUANJER, H. M., - 1943. Bijdrage tot de kennis van de in Nederland voorkomende ziekten van tabak en van de tabaksteelt op kleigrond. *Tijdschr. PlZiekt.* 49:37-51.
- QUANJER, H. M., - 1949. Plantenziektenkundig onderzoek in Amsterdam en Wageningen, 1904-1949. *Tijdschr. PlZiekt.* 55:233-241.
- QUANJER, H. M., H. A. A. VAN DER LEK & J. G. OORTWIJN BOTJES, - 1916. Aard, verspreidingswijze en bestrijding van phloëmnecrose (bladrol) en verwante verschijnselen o.a. sereh. *Meded. Rijks Hogere Land- Tuin- Boschbouwsch. Wageningen (Meded. LandbHogesch. Wageningen)* 10:1-138.
- RAGETTI, H. W. J., - 1957. Onderzoekingen over een virusremstof voorkomend in *Dianthus caryophyllus* L. Werkingsspectrum, remmingsmechanisme en aard. *Tijdschr. PlZiekt.* 63:245-344.

- RAUWS, A. G., E. M. J. JASPARS & H. VELDSTRA, - 1964. The base composition of ribonucleic acids from alfalfa mosaic virus components. *Virology* 23:283-286.
- ROLAND, G., - 1936. De vergelingsziekte en de mozaïekziekte van suiker- en voederbieten. II. Onderzoek van de vergelingsziekte van de biet, met enkele opmerkingen over de mozaïekziekte. *Tijdschr. PlZiekt.* 42:54-70.
- ROZENDAAL, A., - 1947. Ziekten van het stengelbont-type bij de aardappel. *Tijdschr. PlZiekt.* 53:93-101.
- ROZENDAAL, A. & J. P. H. VAN DER WANT, - 1948. Over de identiteit van het ratelvirus van de tabak en het stengelbontvirus van de aardappel. *Tijdschr. PlZiekt.* 54:113-133.
- SCHREVEN, D. A. VAN, - 1936. De vergelingsziekte bij de biet en haar oorzaak. *Meded. Inst. SuikBietteelt* 6:1-36.
- SLOGTEREN, D. H. M. VAN, - 1955. Serological micro-reactions with plant viruses under paraffin oil. *Proc. Conf. Plant Virus Dis. 2, Lisse-Wageningen 1954*:51-54.
- SLOGTEREN, D. H. M. VAN, - 1958. Ratievirus als oorzaak van ziekten in bloembolgewassen en de mogelijkheden de infectie door middel van grondontsmetting te bestrijden. *Tijdschr. PlZiekt.* 64:452-462.
- SLOGTEREN, E. VAN, - 1943. De betekenis van de serologie voor het virusonderzoek. *Tijdschr. PlZiekt.* 49:1-21.
- SLOGTEREN, E. VAN, - 1955. Serological diagnosis of plant virus diseases. *Ann. appl. Biol.* 42:122-128.
- SLOGTEREN, E. VAN, - 1957. Ontstaan en betekenis van het serologisch onderzoek. *N.A.K. Gedenkboek „Tussen Ras en Gewas”*:103-109.
- SLOGTEREN, E. VAN & M. P. DE BRUYN OUBOTER, - 1941a. Onderzoekingen over virus-ziekten in bloembolgewassen. I. Narcissen. 1. *Meded. LandbHogesch. Wageningen* 45 (3).
- SLOGTEREN, E. VAN & M. P. DE BRUYN OUBOTER, - 1941b. Onderzoekingen over virus-ziekten in bloembolgewassen. II. Tulpen. 1. *Meded. LandbHogesch. Wageningen* 45 (4).
- SOL, H. H., J. C. VAN HEUVEN & J. W. SEINHORST, - 1960. Transmission of rattle virus and *Atropa belladonna* mosaic virus by nematodes. *Tijdschr. PlZiekt.* 66:228-231.
- SOL, H. H. & J. W. SEINHORST, - 1961. The transmission of rattle virus by *Trichodorus pachydermus*. *Tijdschr. PlZiekt.* 67:307-309.
- STANLEY, W. M., - 1935. Isolation of a crystalline protein possessing the properties of tobacco mosaic virus. *Science, N.Y.* 81:644-645.
- STEGWEE, D. & D. PETERS, - 1961. The isolation of potato leaf roll virus from its vector. *Virology* 15:202-203.
- STEGWEE, D. & M. B. PONSEN, - 1958. Multiplication of potato leaf roll virus in the aphid *Myzus persicae* (Sulz.). *Entomologia exp. appl.* 1:291-300.
- THUNG, T. H., - 1927. Physiologisch onderzoek met betrekking tot het virus der bladrolziekte van de aardappelplant, *Solanum tuberosum* L. *Diss. Wageningen*.
- THUNG, T. H., - 1950. De ontwikkelingsgang der plantenvirologie. *Rede Landbouwhogeschool, Wageningen*.
- THUNG, T. H., - 1952. Waarnemingen omtrent de dwergziekte bij framboos en wilde braam. II. *Tijdschr. PlZiekt.* 58:255-259.
- THUNG, T. H., - 1957. Het virologisch onderzoek aan de Landbouwhogeschool, Wageningen. *Tijdschr. PlZiekt.* 63:209-221.
- TJALLINGII, F., - 1952. Onderzoekingen over de mozaïekziekte van de augurk (*Cucumis sativus* L.). *Diss. Utrecht*.
- TJALLINGII, F., - 1957. Augurk, mozaïekziekte. *Jaarversl. Inst. plziektenk. Onderz.* 1957:96-97.
- VENEKAMP, J. H., W. H. M. MOSCH & J. P. W. NOORDINK, - 1966. Chromatographic purification of plant viruses. In: *Beemster & Dijkstra (Ed.). Viruses of Plants, Proc. Conf. Pl. Viruses, Wageningen 1965*:108-124.
- VERHOEKS, J. L., - 1965. Photosynthesis and carbohydrate metabolism of healthy and leafroll diseased potato plants. *Diss. Leiden*.
- WESTERDIJK, J., - 1910. Die Mosaikkrankheit der Tomaten. *Meded. phytopath. Lab. Willy Commelin Scholten* 1.
- WOLF, J. P. M. VAN DER, - 1961. Virusoverdracht en vectorbestrijding in pootaardappelgewassen. *Diss. Wageningen*.



Prof. Dr. W. K. J. ROEPKE (1882-1961), van 1924 tot 1953 hoogleraar in het dierkundig deel van de plantenziektenkunde aan de Landbouwhogeschool te Wageningen.

Prof. Dr. W. K. J. ROEPKE (1882-1961), professor of the Zoological part of Phytopathology at the Agricultural University at Wageningen from 1924 to 1953.

De tekening werd vervaardigd door Ir. R. H. COBBEN.

Dr. S. LEEFMANS (1884-1954), een van de vooraanstaande persoonlijkheden op het gebied van de toegepaste entomologie in Nederland en in het voormalige Nederlands-Indië.

Dr. S. LEEFMANS (1884-1954), one of the outstanding personalities of applied entomology in the Netherlands and in the former Netherlands Indies.

De tekening werd vervaardigd in 1951 door Mevr. E. REITSMA-VALENÇA.

