

PLANT EN PARASIEET

REDE

UITGESPROKEN BIJ DE AANVAARDING VAN HET AMBT VAN
HOGLERAAR IN DE FYTOPATHOLOGIE
AAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP 24 APRIL 1969

DOOR

Dr. Ir. J. DEKKER

*Mijne Heren Leden van het Bestuur der Landbouwhogeschool,
Dames en Heren Hoogleraren, Lectoren, Docenten en Leden van de
Wetenschappelijke Staf,
Dames en Heren Studenten, en voorts Gij allen, die door Uw
aanwezigheid blijk geeft van Uw belangstelling,*

Zeer geachte toehoorders,

Hoe genoeglijk rolt het leven
Des gerusten landmans heen

Er zullen in deze tijd weinig landbouwers zijn die bij het aanhoren van deze regels van de 18e eeuwse dichter Poot het gevoel zullen hebben dat hun levenswijze hiermee treffend getypeerd is. Integendeel, het leiden van een land- of tuinbouwbedrijf is heden ten dage een inspannende taak, waarbij steeds hoger eisen gesteld worden aan vakkundigheid, aan technisch en organisatorisch inzicht en waarbij een snelle aanpassing aan nieuwe ontwikkelingen een belangrijke rol speelt. Bovendien zullen afhankelijkheid van wisselvallige weersomstandigheden en marktprijzen, of onzekerheid omtrent de toekomstige structuur van land- en tuinbouw er zeker niet toe bijdragen dat het leven van de landman genoeglijk en gerust voortrolt. Maar was dit dan misschien vroeger wel het geval, lang geleden, in de zogenaamde 'goede oude tijd'? Weinig is er dat hier op wijst. Primitieve arbeidswijzen en hulpmiddelen maakten harde en langdurige arbeid, zelfs door vrouwen en kinderen, noodzakelijk om zich een karig bestaan te verzekeren. Daarbij komt dat de landbouwende mens gedurende het grootste gedeelte van zijn bestaan op aarde vrijwel weerloos is geweest tegen ziekten en plagen, die zijn gewassen teisterden. Er zijn aanwijzingen dat hij vanaf de allereerste tijd dat hij landbouw bedreef, met planteziekten geconfronteerd is. Reeds uit het oude Babylonië is ons een toverspreuk overgeleverd tegen moederkoren, een graanziekte waarbij de korrels omgezet worden tot een donkere schimmelmassa, en in de tijd dat de bijbel werd geschreven waren verschillende planteziekten klaarblijkelijk zo ernstig dat de profeten ze noemden bij de aankondiging van Gods toorn.

Hoewel de mens reeds vroeg beseft heeft dat ziekten bij planten oorzaken moesten hebben, is hij tot in de vorige eeuw onkundig gebleven omtrent de ware aard van deze ziekteverwekkers. Met het oog hierop zou men de lange geschiedenis der planteziekten vanaf het begin der mensheid tot op heden in drie perioden kunnen indelen. In de eerste,

verreweg de langste periode, kende men de ziekteveroorzakers nog niet. Het optreden van planteziekten werd toegeschreven aan boven-natuurlijke verschijnselen, aan de stand van maan en sterren, aan weersomstandigheden en aan diverse andere factoren.

Pas in het midden van de 19e eeuw toonde Anton de Bary aan dat planten door schimmels ziek gemaakt kunnen worden; enige tijd later werden ook bacteriën, nematoden en virussen als ziekteveroorzakers onderkend. Hiermee breekt de tweede periode in de geschiedenis der planteziekten aan en pas vanaf deze tijd, het midden van de 19e eeuw, wordt de fytopathologie een wetenschap. Met groot enthousiasme wierpen onderzoekers in verschillende landen zich op de studie der planteziekten. De veroorzakers van talloze ziekten werden opgespoord, hun levensloop ontrafeld, en de aldus verworven kennis aangewend bij de bestrijding der ziekten in het gewas. Bij dit onderzoek kwam het accent zo sterk te liggen op de bestudering van de parasiet dat de zieke plant zelf op de achtergrond dreigde te raken. Johanna Westerdijk signaleerde dit in haar inaugurele rede in 1930 met de woorden: 'De fytopathologie geraakte in handen van onderzoekers die schimmelbeschrijvingen als hun hoogste geluk beschouwden en den patiënt slechts als voedster van deze organismen op den achtergrond zagen. Nog heden doet zich deze invloed gelden: in de Angelsaksische landen krijgen onderzoekers, die fytopathologisch werk moeten verrichten, een aanstelling als 'mycologist'. 'Men kan zich afvragen of deze invloed zich ook nu nog in ons land manifesteert wanneer van mycologie of mycologische afdeling gesproken wordt daar waar fytopathologie bedoeld wordt. Vermelding verdient het feit dat de afdeling van de Landbouwhogeschool, die op dit terrein werkzaam is, reeds in 1949 het woord mycologie uit haar naam schrapte en sindsdien Laboratorium voor Fytopathologie heet. De fytopathologie groeide dus op als een loot aan de mycologische stam of, om een beeldende uitdrukking van de Amerikaanse fytopatholoog McNew te gebruiken: 'phytopathology was spawned in the backyard of mycology'. Op zichzelf hoeft dit geen bevreesding te wekken. Het is een algemeen verschijnsel in de wetenschap, en niet alleen in de wetenschap, dat, wanneer een nieuw gezichtspunt geopend of een nieuw terrein ontdekt wordt, de neiging bestaat om alle aandacht daarop te richten, soms ten koste van andere toch ook belangrijke facetten. Even normaal is het dat na verloop van tijd de balans zich herstelt tot tenslotte het nieuwe element een meer evenwichtige plaats krijgt in het kader van het geheel. Zo ging het ook in de fytopathologie. Men werd zich op den duur bewust van het feit dat bestudering van de levenscyclus en voedings-eisen van pathogenen, van hun reactie op milieuomstandigheden en hun gevoeligheid voor fungiciden niet alle problemen kon oplossen. Een dieper inzicht in de optredende ziekteverschijnselen bleek hiervoor noodzakelijk. Om dit te bereiken, dienden nieuwe wegen in het onderzoek ingeslagen te worden. Dit leidde ongeveer 25 jaar geleden

tot de derde periode in de geschiedenis van de fytopathologie, een periode waarin niet eenzijdig de ziekteveroorzaker, maar de zieke plant in het middelpunt kwam te staan. De aandacht werd in sterker mate gericht op de stofwisselingsprocessen die aan het ziek worden van de plant ten grondslag liggen. Door de ontwikkeling van moderne apparatuur en technieken werd dit onderzoek mogelijk gemaakt.

Op de vraag wat ziekte is, geven Horsfall en Dimond¹ ten antwoord dat ziekte een proces is dat veroorzaakt wordt door continue irritatie. Het resultaat hiervan manifesteert zich in ziektesymptomen, zoals dode of verkleurde plekken, verwelking, misvorming, groeiremming, etc. De bioloog Weisz² definieert het begrip ziekte als volgt: 'any structural of functional breakdown of steady state controls'. „Deze zelfbeheersing” door middel van regulatiemechanismen is essentieel voor elk levend organisme en een verstoring hiervan leidt tot ziekte. Factoren, die deze ontregeling of irritatie veroorzaken, worden pathogeen of ziekteverwekkend genoemd. Deze kunnen abiotisch zijn, bijvoorbeeld schadelijke industriegassen of een te hoge zoutconcentratie in het bodemwater, of biotisch, van plantaardige of dierlijke aard. We zullen alleen over de laatste categorie spreken en ons daarbij beperken tot schimmels en bacteriën.

Uit de zojuist geschetste gedachtengang vloeit voort dat bestudering van de fysiologische en biochemische achtergrond van het ziekteproces noodzakelijk is voor een verdieping van onze kennis omtrent de zieke plant. Deze kennis is nog zeer fragmentarisch. Niet alleen is de derde periode in de geschiedenis der planteziekten nog maar kort geleden begonnen – pas in 1967 verschenen de eerste algemene handboeken over de fysiologie van het parasitisme –, maar bovendien zijn de te bestuderen vraagstukken gecompliceerd. We hebben te maken met een combinatie van levende organismen, plant en parasiet, die ieder hun aandeel hebben in de stofwisseling van het geheel, waarbij talloze interacties kunnen optreden. Bij enkele aspecten hiervan zullen we nader stilstaan.

Wat gebeurt er wanneer een pathogene schimmel, in de vorm van een spore of als myceliumdraad, in contact komt met een voor deze schimmel vatbare plant? Met de microscoop kunnen we waarnemen dat de schimmeldraad of de uit de spore gegroeide kiemhyfe zich tegen de plant aandrukt en begint te binnen dringen. Hierbij wordt allereerst de cuticula doorboord en vervolgens de celwand. Enzymen, die celwandmateriaal kunnen afbreken, spelen hierbij een zeer belangrijke rol, waarbij vooral aan pectinasen, die de in de celwand aanwezige pectines kunnen splitsen, aandacht is besteed. Ook andere enzymen, bijvoorbeeld cellulose- en eiwitsplitsende enzymen en zelfs enzymen die cutine splitsen, kunnen van belang zijn, maar hun rol in het infectieproces is nog minder goed onderzocht. Vele schimmels groeien op deze wijze tussen de cellen van de waardplant, andere dringen ook de cel zelf binnen. De draden van de schimmel maken innig contact met

het weefsel van de plant, waardoor een situatie ontstaat die vele mogelijkheden biedt tot een ingrijpende onderlinge beïnvloeding. Het resultaat hiervan kan variëren van een snel doden van delen van de waardplant of zelfs van de gehele plant tot een samenleven van plant en parasiet gedurende kortere of langere tijd. Hoewel de plant in deze combinatie veelal de lijdende partij is, wordt zijn positie eufemistisch met 'gastheer' aangeduid; de profiterende partner wordt gewoon parasiet genoemd.

De wijze waarop plant en parasiet elkaar kunnen beïnvloeden, kan van velerlei aard zijn. Aangehouden is dat vele schimmels en bacteriën stoffen kunnen produceren die toxisch zijn voor de plant. Een voorbeeld hiervan is victorine, een toxine dat gevormd wordt door de schimmel *Helminthosporium victoriae*, die op haver het zogenaamde 'Victoria blight' veroorzaakt. De symptomen bestaan uit dode strepen op het blad en afsterving van weefsel aan de basis van de plant, waardoor legering bevorderd wordt. Wanneer het door de schimmel in een kunstmatig voedingsmedium gevormde victorine aan gezonde planten wordt toegediend, dan blijkt dat voor de schimmel vatbare planten er gevoelig voor zijn, maar dat planten van resistente variëteiten er geen last van hebben. In dit geval blijkt het toxine de veroorzaker te zijn van de ziekteverschijnselen in de plant. Meestal is de situatie evenwel gecompliceerder en spelen ook andere factoren een rol.

Het is opvallend dat schimmels zich doorgaans niet ongelimiteerd in de waardplant uitbreiden, maar beperkt blijven tot vlekken van een vorm en afmeting die karakteristiek zijn voor een bepaalde ziekte. Hoe komt het dat de parasiet beperkt blijft tot deze lokale vlekken? Een indruk omtrent de processen die hierbij een rol spelen, wordt verkregen uit het onderzoek van Oku³ betreffende de door *Helminthosporium* veroorzaakte bladvlekkenziekte bij rijst. Deze schimmel vormt een toxine, ophioboline genaamd, en doodt de cellen van de plant. In aangrenzende cellen komen dan phenolen vrij, die geoxydeerd worden tot chinonen door enzymen welke door de schimmel afgescheiden worden. Deze chinonen zouden na polymerisatie een verdere uitbreiding van de schimmel belemmeren.

Vele toxines kunnen als vrij grove wapens beschouwd worden, die een snelle dood van de plantecel bewerkstelligen. Vaak gaat de parasiet evenwel op een veel subtieler wijze te werk, en beïnvloedt de gastheer zonder deze te doden, althans niet op korte termijn. Dit laatste is vooral van belang voor parasieten die voor hun ontwikkeling op de levende plant zijn aangewezen; deze zouden immers door een snel doden van de gastheer hun eigen levenskansen verminderen. Parasieten die men niet buiten de levende plant kan kweken worden wel met „obligate parasieten" aangeduid. Deze term is evenwel niet geheel gelukkig gekozen, aangezien het pretendeert dat een dergelijke parasiet gekarakteriseerd is door zijn onvermogen om zich buiten de levende plant te ontwikkelen. In feite echter impliceert de term 'obligate parasiet' niet een on-

vermogen van de parasiet, maar veeleer een tekort schieten van de mens om de schimmel de juiste voedings- en milieuomstandigheden te verschaffen voor groei buiten de plant. Het is dan ook verschillende malen voorgekomen dat men er in slaagde een schimmel, die als obligate parasiet beschouwd werd, tenslotte toch op een kunstmatige voedingsbodem te laten groeien. Een opzienbarend voorbeeld hiervan is nog zeer recent gegeven. In Australië slaagden Scott en medewerkers⁴ erin om een stam van *Puccinia graminis*, behorend tot de bij uitstek obligaat geachte roestschimmels, te kweken en sporen te laten vormen op een betrekkelijk eenvoudige voedingsbodem. Bij andere stammen van dezelfde schimmel lukte het evenwel tot nog toe niet. Het is niet uitgesloten en zelfs waarschijnlijk dat vele van de genoemde obligate parasieten inderdaad voor groei en ontwikkeling aangewezen zijn op samenspel met een levende plant. Iets van dit samenspel komt naar voren uit het werk van Heitefuss⁵, die aantoonde dat na infectie van bonen met de roestschimmel *Uromyces appendiculatus* een verhoogde synthese van eiwitten in deze planten plaats had. Enkele van deze eiwitten konden niet in gezonde planten aangetoond worden, en waren dus gevormd onder invloed van de parasiet. Het is nog niet duidelijk hoe deze kwalitatieve veranderingen tot stand komen. Het zou van belang zijn om te onderzoeken of hierbij een derepressie van enzymsystemen in het geding zou kunnen zijn, zoals door Jacob en Monod⁶ aangetoond is bij de bacterie *Escherichia coli*. Men zou hierbij kunnen denken aan een stofwisselingsproduct van de parasiet, dat in de gastheer een repressor onwerkzaam maakt, zodat het operator gen de structurele genen aan het werk kan zetten om bepaalde voor de parasiet noodzakelijke stoffen te produceren.

Geparasiteerde planten vertonen soms zeer opvallende groei-afwijkingen: opzwellingen aan de wortels, zoals knolvoet van kruisbloemigen, op de knollen, zoals de wratziekte van de aardappel, of op de stengel, zoals kroongal bij vele Rosaceeën. Bestudering van deze pathologische verschijnselen blijkt niet alleen voor de fytopatholoog van belang te zijn om inzicht te verkrijgen in ziekteprocessen bij planten, maar het is gebleken ook van het grootste belang te zijn voor de bestudering van levensprocessen in de plant in het algemeen. Ik moge dit verduidelijken aan een tweetal voorbeelden. In de rijstbouw kent men het verschijnsel van de reuzengroei, waarbij bepaalde zaailingen, aangetast door de schimmel *Gibberella fujikuroi*, opvallend langer zijn dan de rest van het gewas. In Japan spreekt men van de bakanaëziekte, hetgeen letterlijk vertaald 'dwaze zaailing ziekte' betekent, een naam die lijkt voor te komen uit de wijze opvatting dat iemand, die zich zonder reden boven een ander verheft, met dwaas betiteld dient te worden. Reeds in 1926 ontdekte de Japanner Kurosawa⁷ dat deze versterkte groei ook verkregen kan worden door gezonde planten te behandelen met extracten van de op een kunstmatig medium gekweekte schimmel. De voor de groeibevordering verantwoordelijke stoffen in dit extract werden gibberellinen genoemd. Dit pionierswerk op het

gebied van de fysiologie van planteziekten bleef onopgemerkt voor de Westerse wereld tot daarover in 1950 een artikel verscheen in het Amerikaanse planteziektenkundige tijdschrift *Phytopathology*⁸. Onderzoek tegelijkertijd in Amerika en in Engeland uitgevoerd, leidde tot de opheldering van de structuur van de gibberellinen. Al snel bleek dat de betekenis van deze stoffen veel verder reikte dan die van merkwaardige stofwisselingsproducten van een schimmel. Het werd duidelijk dat de gibberellinen een universele rol spelen in de groeistofhuishouding van de plant. Ze bleken nl. algemeen in planten voor te komen en slechts betrekkelijk zelden in schimmels, zoals de genoemde *Gibberella fujikuroi*. Het onderzoek van de fytopatholoog Kurosawa, betrekking hebbend op de pathologie van de rijstplant, heeft dus verstrekkende gevolgen gehad met betrekking tot ons inzicht in de fysiologie van de plant in het algemeen. De vraag in hoeverre en op welke wijze ook bij andere planteziekten met een afwijkend groeipatroon groeistoffen of een beïnvloeding van de groeistofhuishouding van de plant een rol spelen, opent een wijd gebied van onderzoek. Ook de bestudering van de kroongalziekte, veroorzaakt door de bacterie *Agrobacterium tumefaciens*, kan in dit verband genoemd worden. Dit organisme kan een grote reeks van waardplanten na verwonding infecteren, waarbij de cellen van de waardplant ter plaatse tot ongelimiteerde deling overgaan, hetgeen tot de vorming van tumoren leidt. De transformatie van normaal gedifferentieerde cel tot tumorcel wordt teweeggebracht door een van de bacterie uitgaande stimulus. Men kan zich afvragen of hierbij een regulering van de genactiviteit, via derepressie volgens de theorie van Jacob en Monod, in het spel is, dan wel een incorporatie van bacterie DNA in het DNA van de plantecel via een hybridisatieproces. Dat we hier dan ook met een probleem te maken hebben van meer dan fytopathologisch belang moge blijken uit het feit dat het diepgaand bestudeerd wordt op het biochemisch laboratorium van de Rijksuniversiteit te Leiden onder leiding van Veldstra.

De verhouding tussen waardplant en parasiet wordt beïnvloed door milieufactoren, biotische zowel als abiotische. Dit komt vooral tot uiting bij het onderzoek van bodempathogenen waar niet alleen een aantal fysische factoren, zoals structuur, zuurgraad en watergehalte van de grond, een rol spelen, maar bovendien een grote verscheidenheid van bodemorganismen, die in contact treden met de plantewortel, met de parasiet of met een combinatie van beide. Competitie om voedsel en ruimte en onderlinge beïnvloeding door de vorming van antibiotica kunnen hier van groot belang zijn. In dit verband kan het onderzoek van Gerlagh⁹ genoemd worden betreffende de door *Ophiobolus graminis* veroorzaakte voetziekte bij granen. Bij het in cultuur brengen van maagdelijke grond in de IJsselmeerpolders wekte het verwondering dat reeds het allereerste tarwegras op vele plaatsen door *Ophiobolus* werd aangetast, terwijl de ascosporen van deze schimmel volgens gegevens uit de literatuur geen infectie zouden kunnen veroor-

zaken en het moeilijk in te zien was op welke andere wijze deze schimmel reeds bij de aanvang van tarweteelt op zoveel plaatsen tegelijk aanwezig kon zijn. Uit genoemd onderzoek bleek dat infectie van granen en grassen door ascosporen wel lukte wanneer met steriele of nagenoeg steriele grond werd gewerkt. De schimmel had dan nauwelijks concurrentie te duchten van de in elke normale grond voorkomende microflora. De snelle aantasting van tarwe in de nieuwe polders kan nu verklaard worden door aan te nemen dat met de wind vervoerde en van het oude land afkomstige sporen reeds in een zeer vroeg stadium riet en grassen infecteren, zodat de schimmel al vrij algemeen voorkomt wanneer het eerste tarwegras uitgezaaid wordt. Een tweede probleem bij deze ziekte vormde het feit dat de aantasting, na in het tweede of derde jaar van continue tarweteelt een top bereikt te hebben, in de daarop volgende jaren afnam tot een veel lager niveau. Uit laboratoriumonderzoek bleek dat de schimmel zelf in de grond een factor induceert die de aantasting afremt. Opheldering van de aard van deze *Ophiobolus* antagoniserende factor vormt een boeiend punt van onderzoek.

Het is opvallend dat *Ophiobolus graminis* wel verschillende granen en grassen kan aantasten, maar haver niet. Haver is resistent. Hiermee stuiten we op de belangrijke vraag: waarop berust resistentie? Elke plant in het veld wordt gedurende zijn bestaan omringd door honderden ziekteveroorzakers, maar slechts door enkele hiervan aangetast. Er kan dus gezegd worden dat resistentie de regel en vatbaarheid de uitzondering is. De vraag naar de fysiologisch-biochemische achtergrond van resistentie staat in het centrum van de belangstelling. Weliswaar zijn enige gevallen bekend, waarin de mate van resistentie gecorreleerd is met de dikte of de aard van een barrière, bijvoorbeeld de cuticula, maar in het merendeel der gevallen blijken pathogene schimmels in staat in resistente planten te penetreren. De schimmel treft dan evenwel een milieu aan, waarin hij zich niet verder kan ontwikkelen en meestal afsterft. In vele planten worden stoffen aangetroffen die toxisch zijn voor schimmels en bacteriën. Men noemt deze antibiotica uit hogere planten wel phytonciden. De betekenis hiervan voor de verklaring van het verschijnsel resistentie dient evenwel niet overschat te worden. Slechts in weinig gevallen kon een duidelijke correlatie aangetoond worden tussen de aanwezigheid van een dergelijke antibiotische stof en resistentie ten opzichte van een bepaald pathoogeen. Een voorbeeld hiervan is de juist genoemde resistentie van haver ten opzichte van *Ophiobolus graminis*. Haver blijkt namelijk een stof te bezitten die toxisch is voor de genoemde schimmel. Deze stof, een glucoside, werd avenacine genoemd. Er komt evenwel een vorm van deze schimmel voor, *Ophiobolus graminis f. avenae*, die wel in staat is om haver aan te tasten. Deze bleek een enzym te bezitten, aangeduid met de naam avenacine, dat de toxische stof hydrolyseert tot producten van een veel geringer toxiciteit. Resistentie is hier dus afhankelijk

van de aanwezigheid van een fungicide stof in de plant en vatbaarheid van het vermogen van de schimmel om deze stof af te breken. Een tweede voorbeeld is het door Bergman¹⁰ uit de witte huid van de tulpebol geïsoleerde α -methyleenbutyrolacton, dat bescherming biedt tegen een gespecialiseerde vorm van de schimmel *Fusarium oxysporum*.

Reeds meer dan 25 jaar geleden werd aangetoond dat bij contact tussen plant en schimmel stoffen met fungicide werking kunnen ontstaan. Deze werden afweerstoffen of fytoalexinen genoemd. In hoeverre deze stoffen inderdaad een rol spelen bij het tot stand komen van resistentie, is nu een onderwerp van studie in verschillende laboratoria. Dat ziekteresistentie meer een dynamisch dan een statisch verschijnsel is, komt uit verscheidene onderzoeken naar voren. Resistentie en vatbaarheid zijn geen vaststaande grootheden voor elke combinatie van waardplant en micro-organisme, maar variabelen, afhankelijk van milieufactoren en fysiologische toestand van de plant. Bekend is dat het jonge blad van appelbomen zeer gevoelig is voor *Podosphaera leucotricha*, de schimmel die appelmeeldauw veroorzaakt, terwijl infecties op het oude volwassen blad mislukken of minder goed slagen. Gebleken is ook dat het jonge blad van voor meeldauw vatbare gersteplantten ten tijde van het in aar schieten resistentie vertoont. Uiteraard hebben alle cellen van een plant hetzelfde genetische patroon. In het jonge blad evenwel wordt de genetische potentie voor resistentie niet gerealiseerd. Een zeer illustratief voorbeeld van de invloed van de temperatuur op de realisering van resistentie is het werk van Strobel en Sharp¹¹ met gele roest op enkele tarwerassen. De planten bleken vatbaar wanneer opgekweekt bij een nachttemperatuur van 15 °C en een dagtemperatuur van 24 °C, en resistent wanneer opgekweekt bij 2 °C 's nachts en 18 °C overdag. In het sap van planten, die bij de hogere temperaturen opgegroeid waren, bleken twee proteïnes voor te komen die niet aanwezig waren in het sap van planten opgegroeid bij de lagere temperaturen. Deze onderzoekers suggereren dat de vorming van beide proteïnes het gevolg was van een derepressie van bepaalde genen onder de betreffende milieuomstandigheden, en het is denkbaar dat deze stoffen een essentiële rol vervullen bij het geschikt worden van de plant als waardplant voor deze schimmel. Behalve ouderdom en temperatuur kan ook de aanwezigheid van een ander pathogeen bepalend zijn voor het slagen van een infectie. Zo worden stambonen normaliter niet aangetast door komkommermeeldauw. Wanneer deze stambonen evenwel eerst met roest en pas ongeveer 10 dagen daarna met komkommermeeldauw geïnoculeerd worden, dan treedt wel groei en sporulering op van de meeldauw, en wel juist om de roesthoopjes. Vatbaarheid en resistentie worden hier dus beïnvloed door het al dan niet aanwezig zijn van de roest. We verkeren nog geheel in het duister welke veranderingen tengevolge van de roestaantasting in de plant optreden, zodat nu ook meeldauw op de normaal resistente stamboom kan groeien.

Het dynamisch karakter van resistentie komt vooral naar voren bij

de zogenaamde overgevoelighedsresistentie. Hierbij treedt na het bindringen van de schimmel in de cel van een waardplant een zo sterke reactie op dat één of enkele cellen ter plaatse afsterven, en daarmee ook de parasiet te gronde gaat. Deze resistentie, die berust op specifieke resistentiegenen in de waardplant, kan slechts doorbroken worden door hiermee corresponderende virulentiegenen in de parasiet. Men spreekt hier van een gen om gen relatie. Resistentie in de waardplant is dominant ten opzichte van vatbaarheid en aangenomen wordt dat avirulentie in de parasiet eveneens dominant is. Wanneer men aanneemt dat dominantie correspondeert met de vorming van een stof door het betreffende gen, en recessiviteit met het uitblijven daarvan, dan wordt dus in de resistente combinatie zowel door plant als parasiet een stof gevormd. Wanneer de producten van de activiteit van deze beide genen met elkaar in contact treden, zou dit een 'trigger' mechanisme kunnen zijn dat leidt tot het aflopen van een overgevoelighedsreactie, dus tot resistentie. Een terrein ligt hier braak voor fysiologisch-biochemisch onderzoek. Een eerste aanwijzing in welke richting dit onderzoek kan gaan, werd gegeven door Raa en Kaars Sijpesteijn¹². Zij toonden aan dat de veroorzaker van appelschurft, de schimmel *Venturia inaequalis*, verschillende toxines vormt. Appelzaailingen werden getoetst op gevoeligheid voor deze toxines door volwassen bladeren hiervan met hun bladsteeltje te plaatsen op een toxine bevattende cultuurvloeistof van de schimmel. Hierbij werd de verrassende waarneming gedaan dat er een correlatie bestond tussen resistentie van de plant tegen de schimmel en gevoeligheid voor de door deze schimmel geproduceerde toxines, m.a.w. een *Venturia*-resistente zaailing was gevoelig voor de toxines, en een vatbare zaailing ongevoelig. Verondersteld wordt dat deze toxines, waarschijnlijk van eiwitachtige aard, reageren met specifieke stoffen in de waardplant, en dit leidt tot een keten van reacties, resulterend in de dood van de schimmel. Reeds eerder was aangetoond dat *Venturia inaequalis* verschillende avirulentiegenen bezit. Gesuggereerd wordt nu dat deze genen verantwoordelijk zijn voor de vorming van de in de cultuurfiltraten aangetroffen nauw aan elkaar verwante toxines. Ieder van deze zogenaamde isotoxines zou alleen voor die planten toxisch zijn, die een corresponderend resistentiegen bezitten. Over de wijze waarop deze isotoxines interfereren met producten van de corresponderende resistentiegenen in de waardplant is nog niets bekend. Het is van belang dat dit type onderzoek ook bij andere plant-parasiet combinaties wordt verricht. De stormachtige ontwikkeling van de genetica op moleculair niveau doet verwachten dat in de naaste toekomst het fysiologisch-biochemisch en het genetisch onderzoek van de resistentie tegen planteziekten zeer nauw op elkaar afgestemd kunnen worden.

De vraag kan gesteld worden in hoeverre de resultaten van het fysiologisch-biochemisch onderzoek perspectieven bieden voor de bestrijding van planteziekten in de praktijk. Hoewel het moeilijk is hierop

reeds nu een concreet antwoord te geven, zal ik toch trachten enkele mogelijkheden aan te duiden. Allereerst moet in dit verband de ontwikkeling van systemische fungiciden, of wel 'systemica', genoemd worden. Dit zijn chemische verbindingen die, wanneer aan de plant toegediend, door deze worden opgenomen en op die wijze een interne werking tegen schimmelziekten vertonen. Systemica zijn niet alleen curatief werkzaam, maar door hun mobiliteit in de plant bezitten ze het vermogen ook die delen van de plant te beschermen, die niet door het middel geraakt zijn of die na de behandeling uitgroeien¹⁸. Zelfs is het in enkele gevallen mogelijk gebleken om door zaadbehandeling de uit dit zaad ontstane planten te beschermen tegen meeldauw- en roestziekten. Daar bruikbare systemica uiteraard een zeer selectieve werking moeten hebben, dient de ontwikkeling ervan hand in hand te gaan met de bestudering van stofwisselingsprocessen in plant en parasiet. Bij dit onderzoek werd de onverwachte ontdekking gedaan dat ook stoffen, die geen directe werking op schimmels uitoefenen, na door de plant opgenomen te zijn een duidelijke werking tegen schimmelziekten kunnen hebben. Hier kan gesproken worden van een kunstmatig geïnduceerde resistentie. Op grond van de in de laatste jaren bereikte resultaten mag worden verwacht dat systemica een positieve bijdrage zullen leveren tot de bestrijding van planteziekten. Daarnaast kan gesteld worden dat een beter inzicht in het ziekteproces de mogelijkheden zal vergroten om op andere wijze dan door chemische middelen de plant-parasiet relatie gericht te beïnvloeden, bijvoorbeeld door bepaalde cultuurmaatregelen. Als laatste punt zou ik de bijdrage willen noemen die het fysiologisch-biochemisch onderzoek misschien kan leveren tot de ontwikkeling van snelle en efficiënte methoden om op resistentie te toetsen, een mogelijkheid waar het eerder genoemde onderzoek aan appelschurft op wijst.

De wegen, die door de fytopatholoog geopend worden om planteziekten te bestrijden, zijn van groot belang voor de voedselsituatie in de wereld. Zijn taak ligt immers niet alleen in het verrichten van wetenschappelijk onderzoek, waarop vanmiddag eenzijdig het accent gevallen is, maar vooral ook in de toepassing van de resultaten van dit onderzoek. Nog steeds zijn wij voor ons voedsel aangewezen op de landbouw. Terwijl een onrustbarend groot deel van de mensheid onvoldoende gevoed wordt, en bij tijden zelfs aan hongersnood blootgesteld is, gaat in Azië en Afrika nog ruim 40% van de oogst verloren door het optreden van ziekten plagen, en onkruiden. Aan ons geweten knaagt de overtuiging dat alle mensen voldoende te eten behoren te hebben, temeer waar de potentiële rijkdommen van de aarde aan vruchtbare grond, water en plantevoedingsstoffen meer dan voldoende zijn om de huidige wereldbevolking adequaat te voeden. Dat de oplossing van deze problemen uiteraard niet alleen in handen van de fytopatholoog kan liggen, neemt niet weg, dat hij hier verantwoordelijkheid draagt, en moet blijven zoeken naar efficiëntere methoden en

middelen om planteziekten te bestrijden. Ook in onze hoog ontwikkelde Westerse landbouw heeft hij een essentiële functie te vervullen, hoewel hier de bestrijding van planteziekten zich niet afspeelt tegen een direct dreigende achtergrond van ondervoeding of hongersnood. In de huidige welvaartsstaat, waar de consument hoge eisen stelt aan de kwaliteit van zijn voedsel, en waar bijvoorbeeld een oppervlakkig schurftvlekje op een appel of peer de koper reeds afschrikt, zou een rendabele bedrijfsvoering niet mogelijk zijn zonder de moderne technieken en middelen nu in gebruik bij de bescherming der gewassen. Aan de andere kant mag evenwel niet verheeld worden dat daar, waar overproductie aanwezig is of dreigt, een verhoging van de opbrengst door een doeltreffende ziektebestrijding de afzetproblemen kan vergroten. Speciale vermelding verdient de taak die de fytopatholoog heeft op fytosanitair terrein. Reeds een zeer geringe besmetting van landbouwproducten met bepaalde ziekteverwekkende organismen kan de export schaden naar landen die nog vrij zijn of menen te zijn van deze pathogenen, en omgekeerd is de uiterste waakzaamheid geboden ter vermindering van de import van ziekteverwekkers die in ons land of werelddeel nog niet voorkomen en derhalve een bedreiging voor een bepaalde teelt zouden kunnen betekenen. Recente voorbeelden zijn het optreden van de tabaksschimmel *Peronospora tabacina*, die in 1958 voor het eerst in Engeland gesignaleerd werd en zich in de daarop volgende jaren over Europa verspreidde, en de bacterie *Erwinia amylovora*, de veroorzaker van het plevuur, die in 1966 voor het eerst in ons land aangetroffen werd op Noord-Beveland, maar die dank zij de alertheid van Nederlandse fytopathologen geëlimineerd kon worden, althans naar het zich toe laat aanzien.

Het streven naar uitschakeling of reductie van factoren die een optimale productie der gewassen in de weg staan, zoals ziekteverwekkende microorganismen en onkruiden, heeft geleid tot een sterke toename van de toepassing van chemische bestrijdingsmiddelen. Veelvuldig wordt, vooral in de laatste jaren, gewezen op de ongewenste neveneffecten, die een aantal hiervan kunnen vertonen. Nadelige gevolgen voor de mens kunnen optreden bij het uitvoeren van de bestrijding of bij het consumeren van gewassen waarop nog residuen van bestrijdingsmiddelen aanwezig zijn, waarbij ook rekening gehouden moet worden met een mogelijke accumulatie van deze stoffen in het lichaam. Daarnaast kunnen niet of weinig selectieve bestrijdingsmiddelen ook de natuurlijke flora en fauna beïnvloeden. Hierbij moet niet alleen met een direct doden van bepaalde planten of dieren rekening gehouden worden, maar ook met een verstoring van bestaande biologische evenwichten, die een bedreiging kan vormen voor het milieu waarin de mens leeft. Hoewel fungiciden in dit opzicht duidelijk minder bezwaren hebben opgeleverd dan bijvoorbeeld insecticiden, wordt toch ook hier, en terecht, gestreefd naar de ontwikkeling van meer selectieve middelen.

Dat ons milieu leiding en beheer vraagt is een gedachte die reeds in het eerste bijbelboek naar voren komt: 'Vervult de aarde en onderwerpt haar'. Ook de planteziektenkundige neemt hieraan deel. Nu zijn mogelijkheden om in de natuur in te grijpen zo sterk vergroot zijn, dient hij zich hierbij bewust te zijn van de consequenties van zijn handelen voor hemzelf en het milieu waarin hij leeft. Het is positief te waarderen dat de behoefte aan ethische bezinning op onze beroepsactiviteiten in sterker mate aan de dag gaat treden, vooral ook bij de student, die zich op een beroep in de maatschappij voorbereidt. Eind vorig jaar heeft een werkgroep, bestaande uit studenten, stafleden en hoogleraren, zich onder leiding van collega Jeuken enige tijd bezig gehouden met vragen betreffende de ethiek bij de beoefening van de planteziektenkunde. Een voorstel tot een erecode werd ontworpen, waarin onder meer gesteld werd dat de fytopatholoog verantwoordelijkheid draagt voor risico's die de toepassing van bepaalde bestrijdingstechnieken, aan de ontwikkeling waarvan hij heeft medegewerkt, met zich mee kan brengen. Er werd verder op gewezen dat zijn voorkeur dient uit te gaan naar methoden en middelen die het biologisch evenwicht in de natuur zo weinig mogelijk schaden. Daartoe behoren niet alleen biologische bestrijdingsmethoden, maar ook zeer selectief werkende chemische middelen, een punt dat reeds bij de bespreking van systemica naar voren is gekomen. Voor beide is een diepgaande kennis nodig van de stofwisselingsprocessen in plant en parasiet die slechts tot stand kan komen wanneer fytopathologen nauw samenwerken met chemici, plantefysiologen, biochemici en genetici.

Zeer geachte toehoorders,

Ik heb getracht U enkele ontwikkelingen te schetsen in het modern fytopathologisch onderzoek. Daarbij ben ik me bewust U slechts een fragmentarisch beeld gegeven te hebben, waardoor belangrijke oecologische en epidemiologische aspecten niet of nauwelijks ter sprake konden komen. Het karakter van het fytopathologisch onderzoek is in de laatste decennia sterk gewijzigd en het accent valt, sterker dan voorheen mogelijk was, op een verdieping van het inzicht in de relatie tussen plant en parasiet. Ik heb getracht U uiteen te zetten dat dit noodzakelijk is met het oog op de problemen waarvoor de fytopathologie zich gesteld ziet. Naast de verdieping van onze kennis omtrent de zieke plant, het verticale aspect, verdient het functionele van de fytopathologie in de samenleving, het horizontale aspect, onze aandacht, waarbij een bezinning op de consequenties van de toepassing van ons onderzoek van groot belang is.

Aan het einde van mijn rede gekomen, betuig ik mijn eerbiedige dank aan Hare Majesteit de Koningin, die mijn benoeming tot hoogleraar heeft willen bekrachtigen.

Mijne Heren leden van het Bestuur van de Landbouwhogeschool,

Voor het vertrouwen dat U in mij hebt willen stellen door mij voor dit ambt voor te dragen, ben ik U zeer dankbaar. Gaarne zal ik mijn beste krachten geven aan de mij opgedragen taak aan deze Hogeschool.

Hooggeachte Oort,

Het spijt mij bijzonder dat U, mijn leermeester en voorganger, vandaag niet aanwezig kunt zijn. Het was onder Uw leiding dat ik mijn eerste wetenschappelijk onderzoek mocht verrichten. Daarna heb ik van nabij mogen meemaken hoe U het onderzoek en onderwijs in de fytopathologie aan Uw laboratorium tot ontplooiing bracht. Ondanks de sterke specialisatie binnen het vakgebied slaagde U erin leiding te blijven geven in alle zich snel ontwikkelende specialismen. U schonk Uw medewerkers vertrouwen, wat in belangrijke mate bijdroeg tot een uitstekend werkklimaat. U betreurde het dat de drukke werkzaamheden van een hoogleraar, die tegelijkertijd directeur van een afdeling is, te weinig tijd overlieten voor eigen onderzoek. Ik verheug me erover dat U nu plannen koestert in deze richting, zodat ook Uzelf nog kunt profiteren van het goed geoutilleerde nieuwe laboratorium dat kort geleden onder Uw leiding tot stand kwam, en wij Uw rijke ervaring en Uw inzicht nog niet hoeven te missen.

Waarde collegae,

Het is mij een bijzonder voorrecht in Uw midden te worden opgenomen, en op deze plaats te mogen meewerken aan de taak die de Landbouwhogeschool zich stelt. Hoewel het oppervlakkig gezien lijkt dat de verschillende vakgebieden door toenemende specialisatie uit elkaar gegroeid zijn, doet verdieping van onze kennis omtrent de fundamentele levensprocessen ons steeds duidelijker beseffen dat vele takken van onderzoek elkaar ontmoeten op het gebied van de basisproblemen. Ik verheug me op samenwerking met U.

Waarde De Wilde en Van der Want,

In zeer veel opzichten zijn wij in het Centrum voor Planteziektenkunde aan de Binnenhaven op elkaar aangewezen. De tijd dat de afzonderlijke afdelingen hun eigen weg konden gaan, ligt reeds enige tijd achter ons. Dat de samenwerking met U op zo uitermate prettige wijze begonnen is, doet mij de toekomst met veel vertrouwen tegemoet zien.

Waarde Van der Kerk, waarde Kaars Sijpesteijn,

Reeds vanaf het begin van mijn wetenschappelijke loopbaan heb ik, onder leiding van Oort, met u mogen meewerken in de Werkgroep Interne Therapie bij Planten, T.N.O. Deze werkgroep is welhaast een modelvoorbeeld van samenwerking tussen verschillende disciplines, waarbij chemici, biochemici, plantefysiologen en fytopathologen, in

nauw overleg de fysiologisch-biochemische achtergrond van de relatie plant-parasiet onderzoeken en aan de ontwikkeling van systemica werken, die deze verhouding kunnen beïnvloeden. Gaarne dank ik U, en in U alle medewerkers aan deze werkgroep, voor de uitermate plezierige en vruchtbare samenwerking, daarbij de hoop uitsprekend dat de nauwe band tussen het Organisch Chemische Instituut T.N.O. en ons Laboratorium nog lang bestendig zal blijven.

Waarde Ten Houten,

Een goede verstandhouding en een nauw overleg tussen een afdeling van de Landbouwhogeschool en een Instituut, werkzaam op hetzelfde terrein van de landbouwwetenschap, is in ons kleine land een noodzaak. Dat die samenwerking ook plezierig kan zijn, bewijzen de goede contacten die tussen het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek en de afdeling Fytopathologie van de Landbouwhogeschool bestaan. Daar ik van mening ben dat we elkaar nodig hebben, is er mij veel aan gelegen deze goede relatie voort te zetten.

Dear Dr. Ark,

The two years during which I had the opportunity to work with you at the Plant Pathology Department of the University of California at Berkeley, have been most profitable and enjoyable to me. I consider this period not only of great importance for my scientific work, but also for my personal attitude towards life.

Dames en Heren medewerkers van de afdeling Fytopathologie en van de Gecom-bineerde Diensten,

Een ieder van U vervult, zij het op een verschillende wijze of plaats, een taak die van belang is voor een goede functionering van het geheel. De samenwerking en onderlinge verstandhouding was steeds bijzonder prettig. Ik heb er dan ook het volste vertrouwen in dat dit ook in de toekomst het geval zal zijn, en ik ben in dit vertrouwen gesterkt door de zo verrassende wijze, waarop U gezamenlijk gereageerd hebt bij mijn benoeming.

Dames en Heren studenten,

Aan het slot van mijn rede over de relatie plant-parasiet, zou ik nog enkele woorden willen wijden aan een voor U en mij niet minder belangrijke relatie, die tussen student en docent. Waar in het onderwijs-jargon van vandaag de docent een producent en de student een consumpt van studiepakketten genoemd wordt, zou de oppervlakkige toehoorder kunnen denken dat de ene partner alleen te geven en de andere slechts te ontvangen heeft, een min of meer parasitaire relatie dus. De ingewijden onder U, in het bijzonder zij die reeds een deel van hun ingenieursstudie op ons Laboratorium doorbrachten, weten evenwel dat hier beter van een wisselwerking of symbiose gesproken kan wor-

den. Kennisoverdracht, hoe onontbeerlijk ook, vormt niet de hoofdmoot van de universitaire studie, zeker niet in een tijd waarin snelle ontwikkelingen in het fytopathologisch onderzoek feitenkennis in korte tijd doen verouderen. Het accent valt op zelfwerkzaamheid, waar mogelijk en zinvol in teamverband, met het doel om het vermogen te ontwikkelen problemen en situaties kritisch te kunnen doorzien. Ook vele van Uw activiteiten zoals die tot uiting komen in de Vereniging van Studenten in de Planteziektenkunde en in discussies over de staatsherziening van onze hogeschool zie ik in deze lijn liggen. Het is mijn taak om, samen met de staf, een milieu te scheppen waarin U Uw capaciteiten tot ontplooiing kunt brengen, een taak die ik zoveel als in mijn vermogen ligt zal behartigen.

LITERATUURLIJST

1. HORSFALL, J. G. and DIMOND, A. E., 1959. *Plant Pathology* I: 5.
2. WEISZ, P., 1965. *Elements of biology*. Mc Graw-Hill Book Co., New York.
3. OKU, H., 1964. In: *Host parasite relations in plant pathology*. Symposium Budapest 19-22 October 1964: 183-191.
4. WILLIAMS, P. G., Scott, K. J. and Kuhl, J. L., 1966. *Phytopathology* 56: 1418-1419.
5. HEITFUSS, R., Buchanan-Davidson, D. J., Stahmann, M. A. and Walker, J. C., 1960. *Phytopathology* 50: 198-205.
6. JACOB, F. and MONOD, J., 1961. *J. Mol. Biol.* 3, 1961: 318-356.
7. KUROSAWA, E., 1926. *Trans. Natl. Hist. Soc. Formosa* 16, 87: 213-227.
8. MITCHELL, J. E. and ANGEL, C. R., 1950. *Phytopathology* 40: 872-873.
9. GERLAGH, M., 1968. *Neth. J. Pl. Path.* 74, Suppl. 2.
10. BERGMAN, B. H. H., 1966. *Neth. J. Pl. Path.* 72: 222-230.
11. STROBEL, G. A., and SHARP, E. L., 1965. *Phytopathology* 55: 413-414.
12. RAA, J. and KAARS SIJPESTEIJN, A., 1968. *Neth. J. Pl. Path.* 74: 229-231.
13. DEKKER, J. and OORT, A. J. P., 1964. *Phytopathology* 54: 815-818.
14. CRAMER, H. H., 1967. *Pflanzenschutz und Weiternte. Pflanzenschutz-Nachrichten 'Bayer'* 20, 1, 523 pp.