

ZIEKTENVERWEKKENDE SCHIMMELS IN DE GROND

Voordracht voor de Plantenziektenkundige Vereniging
gehouden op 9 April 1954 door

Ir. MARTHA BAKKER

In de grond bevindt zich een onmetelijk aantal micro-organismen. Een aantal hiervan behoort tot de vaste grondbewoners, die in allerlei grondsoorten en klimaten voorkomen en zich daar in een bepaald evenwicht bevinden. Wel hebben grondsoort en klimaat invloed op het naar voren komen van bepaalde groepen. WAKSMAN (26) vond dat in gematigde luchtstreken de microflora was gekarakteriseerd door een overvloed van *Mucorales* en *Penicillia*, terwijl *Aspergilli* in warmere streken meer op de voorgrond treden. In zure gronden vindt men veel *Trichoderma's*.

Er is dus een microflora van in de grond levende schimmels en bacteriën. WAKSMAN (26) noemt dit de „soil inhabitants”. Dit zijn in hoofdzaak saprophytisch levende organismen. Soms zijn ze parasitair, doch dan niet gespecialiseerd, ze hebben een grote reeks van gastheren. Naast de „soil inhabitants” komen er incidenteel nog andere micro-organismen voor, de z.g.n. „soil invaders”. Dit zijn meer gespecialiseerde plantenparasieten. Hun voorkomen hangt ten nauwste samen met het voorkomen van hun gastheren. Bij afwezigheid van de gastheer verdwijnen deze „soil invaders” na kortere of langere tijd weer uit de grond en uit dood gastheerweefsel, omdat ze verdrongen worden door de bodemsaprophyten.

Sommige schimmels vormen speciale organen, waardoor ze langere tijd in de grond in leven kunnen blijven, zoals de dikwandige sporangia van de Phycomyceten en de sclerotia.

De plantenziektenverwekkende schimmels kunnen zich op verschil-

lende manieren in de grond verspreiden. Er zijn schimmels, die vrij door de grond kunnen groeien of bepaalde organen vormen, die in de grond terecht komen. Andere schimmels zijn gebonden aan de ondergrondse plantendelen, sommige groeien over de oppervlakte van de wortels, andere alleen in het vaatbundelsysteem van de gastheer. Deze schimmels kunnen dus alleen van de ene op de andere plant overgaan als de wortels elkaar raken. Over het worteloppervlak verspreiden zich bijv. de tarwehalmdoder, *Ophiobolus graminis* en *Helicobasidium purpureum* (= *Rhizoctonia crocorum*), de oorzaak van de violetwortelrot van talrijke gewassen. Dergelijke schimmels kunnen slechts in de grond blijven op achtergebleven resten van aangetaste cultuurplanten of op onkruiden. Zo kan *Ophiobolus graminis* overblijven op wortels van grassen.

Door de planten verspreiden zich schimmels als *Verticillium albo-atrum* en *Fusarium* spp. De schimmels blijven in de plant leven tot deze afsterft. Overgang naar andere planten heeft alleen plaats bij wortelcontact en dan nog allèen als de gastheer dood gaat. Zolang een aangetaste plant nog in leven blijft is hij dus geen besmettingsbron voor de naburige planten, tenzij er een gedeelte van de wortels is dood gegaan.

Daaruit is het te verklaren, dat verwijderen van zieke planten soms de verspreiding van de ziekte versnelt. Bij het uittrekken van de aangetaste plant blijven er altijd besmette worteltjes in de grond achter, die dan afsterven, waardoor de besmetting van de andere planten bespoedigd wordt. Dit was bijv. het geval bij de verspreiding van *Verticillium* in aardappelen op het veld bij de proeven van MCKAY (13). Bij proeven van ROBERTS (15) werden meer tomatenplanten ziek om een zieke plant, die geringd was en daardoor snel afstierf, dan om een zieke, niet geringde plant, die in leven bleef.

De omstandigheden in de grond beïnvloeden de activiteit van de ziekteverwekkers en de resistentie van de gastheer. Ook hangt het van de uitwendige omstandigheden af of de ziekteverwekker zich in de grond kan handhaven zolang er geen vatbaar gewas op het veld aanwezig is. Van invloed zijn o.a. temperatuur, vochtigheid, structuur van de grond, zuurgraad, gehalte organische stof en concentratie van voedingsstoffen.

De invloed van de temperatuur blijkt duidelijk uit het optreden van ziekten in bepaalde tijden van het jaar en uit de geografische verspreiding. *Verticillium* bijv. is zeer gevoelig voor hoge temperaturen. Optimale infectie vindt plaats bij 22—23°C. Bij 25° C is er nog zwakke infectie, bij hogere temperaturen in het geheel niet meer. Door opvoeren van de temperatuur in de kas tot minstens 26° C kan men *Verticillium*-aantasting bijv. van tomaten bestrijden. De temperatuur is ook de oorzaak dat de *Verticillium*-ziekte voornamelijk optreedt in voor en najaar en niet in de warmere zomermaanden.

Verschillende *Fusarium*-ziekten daarentegen worden juist bevorderd

door hoge temperatuur en treden vooral op in de warmste maanden. Nevenoorzaken kunnen het temperatuuroptimum echter wijzigen. Volgens SCHROEDER en WALKER (21) is het optimum van de verwelkingsziekte van erwt, veroorzaakt door *Fusarium oxysporum* f. *pisi* ras 1, 18° C in niet gesteriliseerde grond en 27—30° C in steriel zand met een voedingsoplossing. Dit is toe te schrijven aan de werking van in de niet steriele grond aanwezige antagonisten. De remmende werking, die deze antagonisten uitoefenden, was het sterkst bij hogere temperatuur, daardoor werd het optimum van infectie verlaagd tot 18° C. Door DICKSON (3) werd waargenomen dat *Gibberella saubinetii*, de oorzaak van een kiemplantenziekte, niet dezelfde temperatuuroptima had bij tarwe en mais. Bij tarwe lag het optimum bij 16—28° C, bij mais bij 8—16° C. Dit zijn voor beide gewassen de temperaturen, waarbij ze het slechtst groeien en dus het meest vatbaar zijn voor infectie.

Deze voorbeelden laten zien hoe moeilijk het dikwijls is om conclusies te trekken betreffende de invloed van een bepaalde factor. Er zijn dikwijls nog zoveel andere factoren, die ook een rol spelen.

Een andere factor, die invloed heeft, is het vochtgehalte van de grond. Sommige parasieten worden begunstigd door een hoog watergehalte van de grond, zoals *Plasmodiophora brassicae*, de veroorzaker van knolvoet in kool, en andere *Phycomycetes*. Deze infecteren hun gastheren met zwemmende zoösporen, hetgeen een directe gunstige werking van het watergehalte verklaart. Doch ook sommige hogere schimmels treden ernstiger op bij hoge vochtigheidsgraad van de grond. Een te hoog watergehalte van de grond verzwakt dikwijls de planten en beschadigt de wortels en verergert daardoor de infectie.

Ook een laag watergehalte bevordert sommige ziekten, bijv. aardappelschurft, *Streptomyces scabies*, hetgeen toegeschreven kan worden aan de betere aeratie van de grond, waardoor *Streptomyces* wordt geactiveerd.

Veel wortels infecterende schimmels zijn sterk aeroob en daarom het meest actief in lichte, goed geaereerde gronden. Daar komt bij dat op lichte gronden de plantengroei dikwijls minder goed is, waardoor de planten vatbaarder zijn.

Ook de zuurgraad van de grond heeft invloed op het optreden van ziekten. Een bekend voorbeeld van een ziekte, die speciaal op gronden met een hoge pH voorkomt is aardappelschurft.

De concentraties van de voedingsstoffen kunnen ook het optreden van ziekten beïnvloeden. Hier is vooral sprake van een invloed op de plantengroei, waardoor de planten meer of minder vatbaar kunnen worden. Bijv. alle factoren, die een snelle, ijle groei veroorzaken, zoals overmatige stikstofbemesting, verminderen het weerstandsvermogen van de planten tegen infectie door talrijke schimmels. De verschillende factoren, die het optreden van ziekten beïnvloeden, zijn niet steeds los van elkaar te beschouwen. Er is dikwijls een samenwerking van

factoren, waardoor het soms moeilijk is de oorzaak van een verandering aan te wijzen. Bovendien waren de hier besproken factoren nog vrij duidelijk te omschrijven. Moeilijker wordt dit bij toevoeging van organische stoffen. We weten dan niet precies wat we toevoegen, het is een hoeveelheid van voedingsstoffen, die allerlei factoren kan beïnvloeden. Meer nog dan de hiervoor behandelde factoren hebben organische stoffen invloed op de bodemflora en op de biologische evenwichten. Organische stof heeft in het algemeen een gunstige werking op de structuur van de grond, deze wordt meer geaërd, de waterhuishouding wordt beter. De groei van micro-organismen wordt gestimuleerd door deze betere omstandigheden en ook doordat de organische stof een voedselbron is. Het ene organisme wordt meer gestimuleerd dan het andere, waardoor verschuivingen in de samenstelling van de microflora kunnen ontstaan.

MARTIN en medewerkers (12) onderzochten de invloed van organische bemesting op de schimmelflora. Zij mengden daartoe grond met gedroogde en gemalen planten, nl. klaver, lucerne, mais e.a. De samenstelling van de schimmelflora bleek zich in verloop van tijd te wijzigen met de chemische samenstelling van het ingegraven materiaal. Hoe hoger het percentage ontleedbare koolhydraten was, hoe meer *Mucor* en *Rhizopus* op de voorgrond traden. De hoeveelheid suikers nam snel af bij de ontleding van het plantenmateriaal, waarna de stabiele cellulose- en hemicellulosefracties belangrijker werden en *Penicillium glaucum* en *Aspergillus niger* meer op de voorgrond traden. Toen ook cellulose en hemicellulose ontleed waren bleef lignine over als het meest stabiele bestanddeel en werden *Cladosporium*, *Aspergillus minutes* en *Alternaria* het meest gevonden.

De verschillende gewassen bleken de microflora ongelijk te beïnvloeden in verband met hun verschillende samenstelling, waarbij vooral het koolhydraatgehalte van invloed was.

Bij de in de grond voorkomende ziektenverwekkers hebben wij te maken met een drievoudige biologische interactie tussen gastheer, parasiet en microflora van de grond in een variërend fysisch-chemisch milieu. Deze interactie geschiedt in de rhizosfeer, d.i. de zone om de wortels, die beïnvloed wordt door de wortel-excreties. Uit de rhizosfeer krijgen de hogere planten hun noodzakelijke voedingsstoffen en hier worden ook hun bijproducten afgescheiden. Dit wijzigt de fysische en chemische eigenschappen van de grond in de rhizosfeer en ook de microbiologische activiteit. Tengevolge van de wortel-excreties wordt een grote hoeveelheid micro-organismen in de nabijheid van de wortels geaccumuleerd (zie fig. 1 en 2).

In de rhizosfeer is niet alleen het aantal micro-organismen veel groter dan in de overige grond, maar bovendien is de verhouding tussen de verschillende soorten in de rhizosfeer anders dan in de overige grond. LOCHHEAD en zijn medewerkers en ook anderen, deden uitgebreid onderzoek op dit gebied (7, 8, 9, 11, 30, 31, 34, 35). Zij

deelden de bacteriën in naar voedselseisen, omdat de relatieve talrijkheid van de voorkomende bacteriën hoofdzakelijk berust op het beschikbaar zijn van noodzakelijke voedingsstoffen. Het bleek dat de bacteriën die hogere eisen stellen aan de voeding, d.w.z. die aminozuren of groeistoffen of beiden nodig hebben om te kunnen groeien, in de rhizosfeer dikwijls meer op de voorgrond treden. Verschillende gewassen beïnvloeden de micro-organismen op verschillende manieren. TIMONIN (23) vergeleek de rhizosfeer van jonge haver-, tarwe-, lucerne-, en erwtenplanten. Fungi namen het meest toe in de rhizosfeer van haver, bacteriën namen hier het minst toe, in de rhizosfeer van lucerne namen actinomyceten en bacteriën het meest toe (zie fig. 1 en 2). In het algemeen nam het aantal micro-organismen toe met de groei van de zaailingen (zie fig. 1 en 2).

Deze proef duurde slechts 15 dagen. De toename van het aantal micro-organismen kan dus niet worden toegeschreven aan de toename van beschikbaar voedsel door ontleding van het organische materiaal, doch moet in hoofdzaak veroorzaakt zijn door wortel-excreties.

WEST (32) toonde aan dat door wortels van vlas thiamine en biotine wordt afgescheiden, twee groeistoffen, die nodig zijn voor de groei van talrijke micro-organismen. In de rhizosfeer van vlas bleken bacteriën, die groeistoffen nodig hebben voor hun groei, dan ook gestimuleerd te worden, volgens het onderzoek van WALLACE en LOCHHEAD (30). Leguminosen stimuleren de groei van bacteriën, die aminozuren nodig hebben. Dit kan verband houden met de aanwezigheid van aminozuren, die volgens VIRTANEN en LAINE (25) door leguminosen worden afgescheiden.

De wortel-excreties werken ook neutraliserend. THOM en HUMFIELD (23) vonden dat in zure gronden de monsters van de rhizosfeer altijd minder zuur waren en in basische gronden waren de rhizosfeermonsters minder basisch. Ook dit geeft verschuivingen in het microbiologisch evenwicht van de rhizosfeer in vergelijking met de overige grond.

Tengevolge van de grotere microbiologische activiteit in de rhizosfeer is er een versterkte antagonistische resp. stimulerende werking van de verschillende organismen onderling. Dit versterkte antagonisme kan van belang zijn met het oog op de ziektenbestrijding. Toevoeging van culturen van organismen, die in vitro een antagonistische werking uitoefenen op een bepaalde ziekteverwekker heeft echter in het algemeen geen positief effect t.a.v. de ziektebestrijding, vermoedelijk doordat dit organisme dan in aanraking komt met de hele grondpopulatie en de door andere organismen uitgeoefende antagonistische werking.

ROUATT en ATKINSON (16) vonden, dat de soiaboon een gunstig effect heeft op aardappelschurft. LOCHHEAD en LANDERKIN (10) onderzochten de invloed van soiaboonplanten op de microflora van de rhizosfeer van aardappel. Het bleek, dat het aantal actinomyceten, dat antagonistisch was tegen *Streptomyces scabies* in de rhizosfeer sterk was toegenomen. In totaal werden er 11 actinomyceten geïsoleerd, die antagonistisch

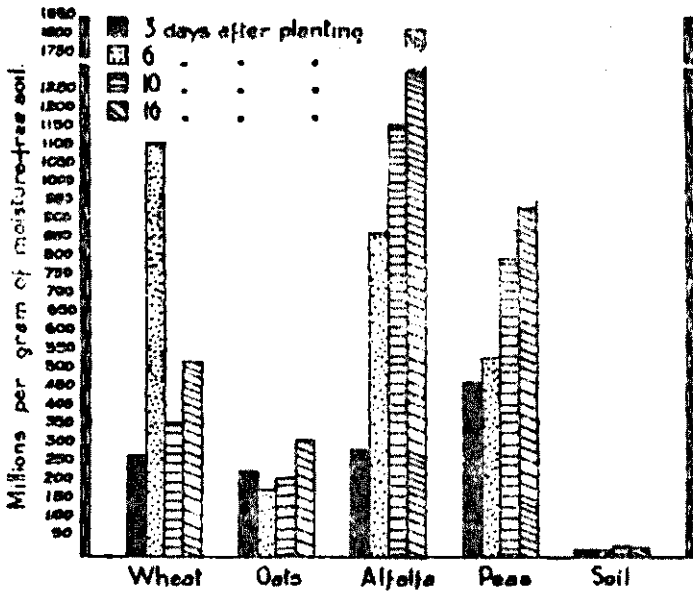


Fig. 1. Number of bacteria and actinomycetes in the rhizosphere and soil distant from the roots. Naar TIMONIN (23).

waren tegen *Streptomyces scabies*. Het onderlinge antagonisme tussen deze stammen werd ook onderzocht, waarbij bleek dat de stammen ook

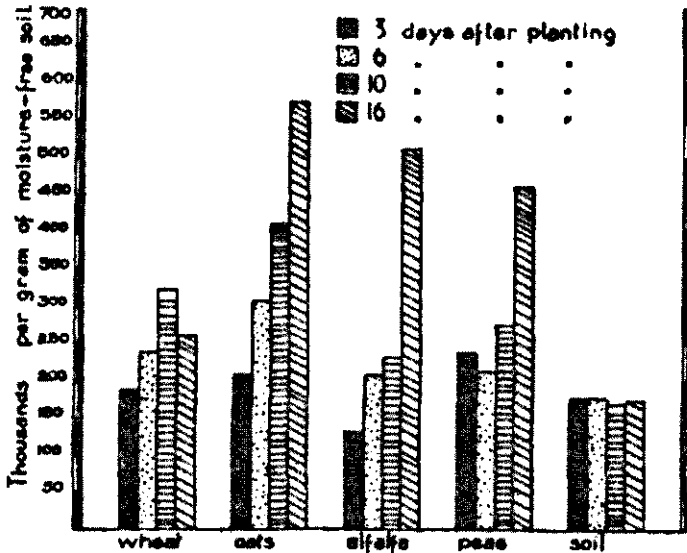


Fig. 2. Number of fungi in the rhizosphere and soil distant from the roots. Naar TIMONIN (23).

onderling antagonistische werking uitoefenden. Zie fig. 3. Deze figuur illustreert hoe het mogelijk is dat het in de grond brengen van een willekeurig gekozen antagonist tegen een ziekteverwekker dikwijls geen resultaat heeft.

Er kunnen ook gunstige of schadelijke invloeden uitgaan van de micro-organismen in de rhizosfeer op de ontwikkeling van de wortels en dus op de gehele plant. Een ongunstige invloed verzwakt de planten, die daardoor vatbaarder worden voor infecties.

Het biologisch evenwicht in de rhizosfeer is van doorslaggevende betekenis voor de activiteit van de ziekteverwekkende organismen. De schimmel moet door de rhizosfeer heendringen eer hij de plant kan aantasten.

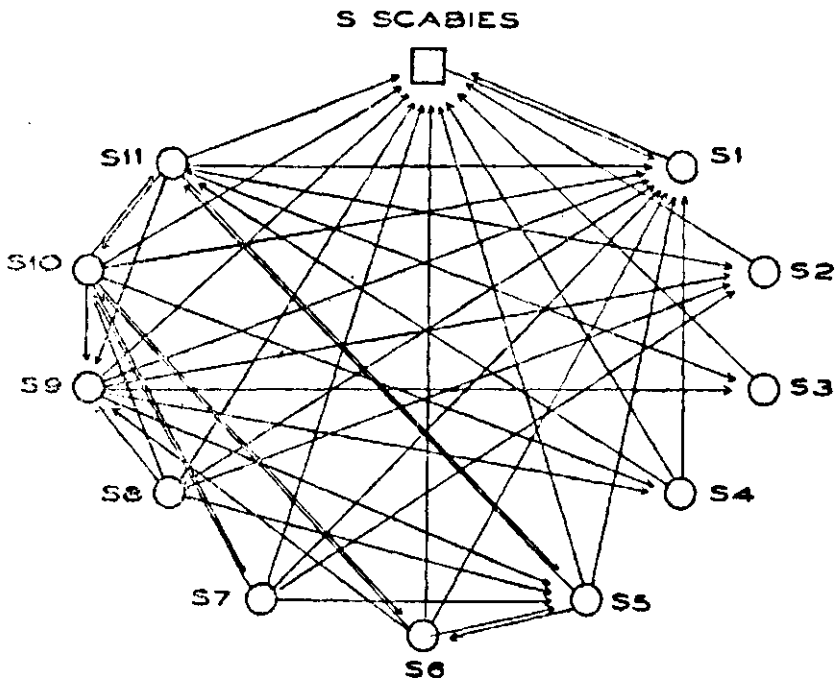


Fig. 3. Mutual antagonisms of 11 strains of actinomycetes showing antibiotic activity against *Streptomyces scabies*. Naar LOCHHEAD & LANDERKIN (10).

Ook de plant kan antibiotische stoffen afscheiden. Zo bleek volgens onderzoek van WINTER en WILLEKE (36) het sap van tulp, aucuba en andere gewassen vele micro-organismen te kunnen remmen. Deze remstoffen werden bij waterculturen van deze gewassen in de voedingsoplossing gevonden. Wij kunnen dus aannemen dat ook in de grond remstoffen worden afgescheiden door de planten. Dit betekent dat in de rhizosfeer van deze planten bepaalde micro-organismen worden uitgeschakeld.

Er is in de laatste jaren veel aandacht besteed aan de mogelijkheden

van biologische bestrijding van plantenziekten. Door stimulering van de saprophyten kan het mogelijk zijn de plantenparasieten terug te dringen, hetzij door voedselconcurrentie, hetzij door vorming van antibiotische stoffen. Dit zou bijvoorbeeld kunnen geschieden door in de grond een schimmel of bacterie te brengen, die antagonistisch werkt tegen de ziekteverwekker, of door het inbrengen van plantenmateriaal, dat verschuivingen in het evenwicht veroorzaakt. Wij hebben gezien dat het inbrengen van een antagonist dikwijls minder effect heeft dan we zouden verwachten, tengevolge van de tegenwerking door de andere micro-organismen. Dikwijls gelukken proeven wel als gewerkt wordt met gestoomde grond, doch men ondervindt daarna teleurstellingen bij de toepassing in niet gestoomde grond. In de gestoomde grond is het milieu voor parasiet en antagonist zo geheel anders dan in de normale grond, zodat het is te verwachten dat ook de resultaten geheel anders zullen zijn. Resultaten van proeven in vitro of in gestoomde grond kunnen dus hoogstens een aanwijzing geven in een bepaalde richting, maar er mogen nooit conclusies getrokken worden t.a.v. de praktische toepassing.

Voor onderzoek van ziekten is dikwijls besmette grond nodig. Ziekteverwekkers, die in de grond gebracht worden, zijn echter dikwijls reeds na korte tijd onwerkzaam tengevolge van de antibiotische werking van de in de grond aanwezige micro-organismen. Niet alle ziekteverwekkers zijn hiervoor even gevoelig. Zo ondervond SANFORD (18) dat niet gestoomde grond gemakkelijk te besmetten was met *Streptomyces scabies*, *Sclerotinia* spp. en *Rhizoctonia solani*, echter zeer moeilijk met *Ophiobolus graminis*, *Helminthosporium sativum* en *Fusarium culmorum*. Deze laatste zijn blijkbaar zeer gevoelig voor antagonisten. BROADFOOT (2) vond dat *Ophiobolus graminis* in juist gestoomde grond zeer actief was, doch dat de virulentie geleidelijk afnam; in 120 dagen was de schimmel geheel verdwenen. Werd *O. graminis* gebracht in niet gesteriliseerde grond dan ging de virulentie zeer snel achteruit, reeds na 10 dagen was de schimmel praktisch verdwenen. Dit verklaart het dikwijls mislukken van infectieproeven met dergelijke schimmels.

VASUDEVA en ROY (24) deden infectieproeven met *Fusarium udum* bij duivenbonen (*Cajanus cajan*s). De cultuur van *Fusarium* werd gemengd door wel en niet gestoomde grond. In de niet gestoomde grond trad slechts zwakke aantasting van de planten op, doordrat de schimmel onwerkzaam werd gemaakt door antagonisten, terwijl ze in de gestoomde grond goed ziek werden. Bij dergelijke gevoelige schimmels is de kans dat biologische bestrijding gelukt groter dan bij de minder gevoelige schimmels.

SANFORD en BROADFOOT (19) vonden 6 schimmels en 15 bacteriën, die in potproeven antagonistisch werkten tegen *Ophiobolus graminis*. Echter waren ook hier de resultaten met gestoomde grond beter dan met niet gestoomde grond. Er bleken ook organismen te zijn, die de

werking van *Ophiobolus* versterkten.

Organische bemesting vermindert de aantasting door *Ophiobolus*. Dit zou toe te schrijven zijn aan een versterking van de groei van de micro-organismen, die *Ophiobolus* tegenwerken. Ernstige aantasting door *Ophiobolus* vindt ook hoofdzakelijk plaats in lichte zandgrond met weinig organische stof, waar dus een gering bacterieleven is. Organische bemesting kan in zo'n geval een gunstige werking hebben. Er zijn echter ook gevallen bekend, waarbij organische bemesting een ziekte juist bevordert, doordat het evenwicht verschoven wordt ten gunste van de ziekteverwekker.

ROUATT en ATKINSON (16) bestudeerden de invloed van een voor- teelt van resp. klaver, rogge en sojaboon op het optreden van aard- appelschurft. Na 6 weken werden de planten stuk gehakt en door de grond gemengd. Daarna werden de aardappelen gepoot. Het bleek dat sojaboon het microbiologisch evenwicht zodanig verschoof, dat een ongunstige omgeving werd gevormd door *S. scabies*. De aardappelen hadden dus weinig last van schurft. Klaver en rogge daarentegen verschoven het evenwicht in voor *S. scabies* gunstige zin en verergerden de ziekte. Vruchtopvolging kan dus invloed hebben op het optreden van ziekten.

Enige Canadese onderzoekers (6, 33) hielden zich bezig met het onderzoek van aardbeiwortelrot. De oorzaak hiervan is nog niet precies bekend, maar berust vermoedelijk op een samenwerking van verschillende organismen (aaltjes, schimmels en bacteriën). In de rhizosfeer van gezonde planten waren minder micro-organismen aanwezig dan bij zieke planten en de samenstelling van de microflora verschilde. Grondbehandeling met verschillende gewassen bleek de ernst van de ziekte sterk te verminderen. Sojaboon veroorzaakte een sterke reductie van het wortelrot en een grote verschuiving van het evenwicht der micro-organismen in de grond. Rode klaver had weinig effect op de ernst van de ziekte en op de microflora van de grond.

Vruchtwisseling of toevoeging van gemakkelijk verteerbaar organisch materiaal geeft hoogstens een tijdelijke verschuiving van het evenwicht. Er is een vrij snelle teruggang naar de oorspronkelijke toestand tengevolge van het grote bufferend vermogen van de grond. Langzamer verteerbare substanties (cellulose) brengen een verschuiving te weeg, die niet alleen groter, maar ook blijvender is.

Tot nu toe werd gesproken over antibiotische werking in de grond. Echter kan ook in de plant nog antibiotische werking op de schimmel worden uitgeoefend. Planten kunnen antibiotische stoffen opnemen, zowel de door planten afgescheiden remstoffen als de antibiotica van microbiologische herkomst. Soms worden deze antibiotica in de plant vastgelegd of afgebroken, dit is echter niet altijd het geval, er kan ook ophoping in de plant plaats vinden. Sommige antibiotica, zoals penicilline, worden gemakkelijk ontleed in de grond. Streptomycine is meer bestand tegen ontleding, hoewel er ook bacteriën zijn, die streptomycine

kunnen ontleden. Bovendien wordt het door kleideeltjes irreversibel vastgelegd, waardoor ook dit antibioticum betrekkelijk snel uit de grond verdwijnt. Volgens waarnemingen van PRAMER en STARKEY (14) was streptomycine na 2 weken geheel verdwenen. Daarom heeft directe toevoeging van antibiotica aan de grond dikwijls weinig resultaat. Men zou bepaalde organismen, die antibiotica vormen, werkzaam tegen een plantenparasiet, in de grond kunnen brengen met de bedoeling de gevormde antibiotica door de plant te laten opnemen. Uit wat gezegd is over de evenwichten in de grond en de antagonismen tussen de organismen onderling is wel gebleken, dat dit inbrengen van een bepaald organisme op veel moeilijkheden kan stuiten.

Uit hetgeen hier besproken is, kan geconcludeerd worden, dat biologische bestrijding van in de grond voorkomende ziekteverwekkers in vele gevallen wel mogelijk zal zijn. De beste kansen bieden beïnvloeding van de microflora door vruchtwisseling en organische bemesting. Voor elke ziekte en voor elk gewas verschillen echter de te nemen maatregelen en bovendien zullen genomen maatregelen niet steeds hetzelfde effect hebben tengevolge van de verschillende omstandigheden in de grond. Deze verschillen in omstandigheden verklaren ook de soms tegenstrijdige resultaten van bepaalde bestrijdingsmaatregelen, bijv. van organische bemesting, te meer daar wij bij organische bemesting met een zeer uiteenlopende materie te maken hebben.

Er opent zich hier dus een zeer interessant studiegebied, met vele mogelijkheden en moeilijkheden.

Ten gerieve van de lezer zijn hieronder de titels vermeld van de publicaties, die ter sprake kwamen in deze lezing. Dit zijn dus slechts enkele grepen uit de literatuur op dit gebied. Ter aanvulling zijn ook nog enkele samenvattende werken vermeld (1, 4, 5, 17, 20, 27, 28, 29).

Literatuur:

1. I. D. BLAIR, Micro-organisms and plant growth. The scope of recent soil microbiological research, Lincoln, Coll. N.Z. Techn. Pub. 5, 1951.
2. W. C. BROADFOOT, Studies of foot and root rot of wheat. Effect of age of wheat plant upon the development of foot and root rot, Can. J. Res. 8, 483—491, 1933.
3. J. G. DICKSON, Influence of soil temperature and moisture on the development of the seedling blight of wheat and corn caused by *Gibberella saubinetii*, J. Agr. Res. 23, 837—869, 1923.
4. E. H. GARRERD & A. G. LOCHHEAD, Relationships between the soil micro-organisms and soil borne plant pathogens. A review, Sci. Agric. 18, 719—737, 1937/38.
5. S. D. GARRETT, Root disease fungi, 1944.
6. A. A. HILDEBRAND & P. M. WEST, Strawberry root rot in relation to microbiological changes induced in root rot soil by the incorporation of certain cover crops, Can. J. Res. C 19, 183—198, 1941.
7. H. KATZNELSON & F. E. CHASE, Qualitative studies of soil micro-organisms, VI Influence of season and treatment on incidence of nutritional groups of bacteria, Soil Science 58, 473—479, 1944.
8. A. G. LOCHHEAD, Qualitative studies of soil micro-organisms, III Influence of plant growth on the character of the bacterial flora, Can. J. Res. C 18, 42—53, 1940.

9. A. G. LOCHHEAD and F. E. CHASE, Qualitative studies of soil micro-organisms. V Nutritional requirements of the predominant bacterial flora, *Soil Science* **55**, 185—195, 1943.
10. A. G. LOCHHEAD and G. B. LANDERKIN, Aspects of antagonisms between micro-organisms in soil, *Plant and Soil* **1**, 271—276, 1948/49.
11. A. G. LOCHHEAD and R. H. THEXTON, Qualitative studies of soil micro-organisms. VII The "rhizosphere effect" in relation to the amino acid nutrition of bacteria, *Can. J. Res. C* **25**, 20—26, 1947.
12. T. L. MARTIN, D. A. ANDERSON & R. GOATES, Influence of the chemical composition of organic matter on the development of mold flora, *Soil Science* **54**, 297—302, 1942.
13. M. B. MCKAY, Further studies of potato-wilt caused by *Verticillium albo atrum*, *J. Agric. Res.* **32**, 437—470, 1926.
14. D. PRAMER & R. L. STARKEY, Decomposition of streptomycin, *Science* **113**, 127, 1951.
15. F. M. ROBERTS, Factors influencing infection of tomato by *Verticillium albo atrum*, *Ann. Appl. Biol.* **30**, 327—331, 1943.
16. J. W. ROUATT & R. G. ATKINSON, The effect of the incorporation of certain cover crops on the microbiological balance of potato scab infested soil, *Can. J. Res. C* **28**, 140—152, 1950.
17. E. J. RUSSELL, *Soil conditions and plant growth*, 8th ed., revised by E. W. RUSSELL, 1950.
18. G. B. SANFORD, Research on certain soil-borne diseases as affected by other micro-organisms, *Sci. Agric.* **19**, 609—615, 1938/39.
19. G. B. SANFORD & W. C. BROADFOOT, Studies of the effects of other soil-inhabiting micro-organisms on the virulence of *Ophiobolus graminis* Sacc., *Sci. Agric* **11**, 512—528, 1930/31.
20. D. A. VAN SCHREVEN, Over factoren, die de gezondheid van de plant beïnvloeden, *Bodem* **14**, 6—14, 1953.
21. W. F. SCHROEDER & J. C. WALKER, Influence of controlled environment and nutrition on the resistance of garden pea to *Fusarium* wilt, *J. Agr. Res.* **65**, 221—248, 1942.
22. C. THOM & H. HUMFIELD, Notes on the association of micro-organisms and roots, *Soil Science* **34**, 29—36, 1932.
23. M. I. TIMMONIN, The interaction of higher plants on soil micro-organisms. I Microbial population of rhizosphere of seedling of certain cultivated plants, *Can. J. Res. C* **18**, 307—317, 1940.
24. R. S. VASUDEVA & T. C. ROY, The effect of associated soil microflora on *Fusarium udum* Butl., the fungus causing wilt of pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.), *Ann. Appl. Biol.* **37**, 169—178, 1950.
25. A. I. VIRTANEN & T. LAINE, Investigations on the root nodule bacteria of leguminous plants, XXII The excretion products of root nodules, *Bioch. J.* **33**, 412—427, 1939.
26. S. A. WAKSMAN, Is there any fungus flora of the soil? *Soil Science* **3**, 565—589, 1917.
27. S. A. WAKSMAN, *Principles of soil microbiology*, ed. 2, 1932.
28. S. A. WAKSMAN, *Soil microbiology*, *Ann. Rev. Biochem.* **5**, 561—584, 1936.
29. S. A. WAKSMAN, Antagonistic relations of micro-organisms, *Bact. Rev.* **5**, 232—291, 1941.
30. R. H. WALLACE & A. G. LOCHHEAD, Qualitative studies of soil micro-organisms. VIII Influence of various crop plants on the nutritional groups of soil bacteria, *Soil Science* **67**, 63—69, 1929.
31. R. H. WALLACE & A. G. LOCHHEAD, Qualitative studies of soil micro-organisms. IX Amidoacid requirements of rhizosphere bacteria, *Can. J. Res. C* **28**, 1—6, 1950.

32. P. M. WEST, Excretion of thiamin and biotin by the roots of higher plants, *Nature* 144, 1050—1051, 1939.
33. P. M. WEST & A. A. HILDEBRAND, The microbiological balance of strawberry root rot soil as related to the rhizosphere and decomposition effects of certain cover crops, *Can. J. Res. C* 19, 183—193, 1941.
34. P. M. WEST & A. G. LOCHHEAD, Qualitative studies of soil micro-organisms. IV. The rhizosphere in relation to the nutritive acquirements of soil bacteria, *Can. J. Res. C* 18, 129—135, 1940.
35. P. M. WEST & A. G. LOCHHEAD, The nutritional requirements of soil bacteria. A basis for determining the bacterial equilibrium of soils, *Soil Science* 50, 409—420, 1940.
36. A. G. WINTER & LISEL WILLEKE, Untersuchungen über Antibiotica aus höheren Pflanzen und ihre Bedeutung für die Bodenmikrobiologie und Pflanzensoziologie, *Die Naturwissenschaften* 38, 262—264, 1951.