

ONDERZOEKINGEN OVER TRACHEOMYCosen:

DE VERTICILLIOSE VAN DEN KOMKOMMER

DOOR

H. A. A. VAN DER LEK,

MYCOLOOG AAN HET INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

I.

INLEIDING.

Met den naam „Verticilliose” duidt men een ziekte aan, die door zwammen veroorzaakt wordt, behoorend tot het geslacht *Verticillium*, in de eerste plaats *Verticillium alboatrum*. Deze ziekte zetelt hoofdzakelijk in de houtvaten, in die organen derhalve, wier functie het is het door de wortels opgenomen water met de daarin opgeloste voedingszouten omhoog en naar de bladeren te voeren.

In hoofdzaak analoge ziekteverschijnselen worden ook door andere zwammen, *Fusarium*-soorten, teweeggebracht. Men neemt gewoonlijk aan, dat de belangrijkste stoornis, die deze parasieten veroorzaken, hierin bestaat, dat zij door hun woekering de houtvaten verstoppen; hierdoor zou de opwaartsche sapstroom belemmerd worden en de plant dus feitelijk te gronde gaan door watergebrek. Men spreekt daarom van „verwelkingsziekte” (Welkekrankheiten, wilt diseases).

Het komt me voor, dat deze beschouwing niet juist is; m.i. verdient het dan ook de voorkeur van „tracheomycosen” (QUANJER) of „hadromycosen” (PETHYBRIDGE) te spreken, waarbij men geheel in het midden laat, welke de gevolgen zijn van deze zwamwoekering in de houtvaten.

Merkwaardigerwijze is er een krachtige stoot gegeven

aan de studie van deze tracheomycosen, door het onderzoek van een ziekte, waarbij zwammen in het geheel geen rol spelen, de z.g. bladrolziekte, (beter phloeemnecrose) van de aardappelplant.

Oppervlakkige overeenkomst in de uitwendige symptomen is de oorzaak geweest, dat er op dit gebied langen tijd veel verwarring geheerscht heeft.

Het heeft geruimen tijd geduurd, voordat — vooral tengevolge van onderzoekingen hier te lande en in N.-Amerika verricht — de phloeemnecrose, als een afzonderlijk ziekte-type werd erkend, geheel afwijkend van de andere ziekten, waarbij krulling of rolling der bladeren optrad (de tracheomycosen).

In het bijzonder heeft hier de theorie van „das pilzlose Folgestadium” remmend gewerkt. Volgens deze theorie, (die gewoonlijk aan APPEL wordt toegeschreven, maar die men in zijn oorsprong reeds bij REINKE en BERTHOLD en zelfs bij HALLIER kan aantreffen) zou men bij de „krulziekte” of „bladrolziekte” der aardappelplant twee fasen kunnen onderscheiden: A, die, waarbij men in de vaten der plant zwammen aantreft; in een deel van de knollen dezer planten dringt de zwam niet door, maar toch zijn ook dezen niet gezond, zij geven planten der tweede phase: B, waarin geen zwam aanwezig is, maar die niettemin krulziek worden; de „nakomelingen” dezer planten blijven allen ditzelfde aparasitaire ziektebeeld vertoonen. Deze theorie, die reeds op het eerste gezicht eenigszins zonderling aandoet, heeft niettemin een taai leven gehad; zelfs SPIECKERMANN (1910) zegt zeer positief, waar hij het heeft over de aardappel-verticilliose: „ook die knollen, afkomstig van een zieke plant, waarin de zwam *niet* doordringt, leveren geen gezonde planten op, planten uit zulke knollen zien er ziekelijk uit en rollen.” Thans echter heeft deze theorie wel geheel afgedaan; voor de verticilliose althans, nauwkeurig bestudeerd door PETHYBRIDGE (1916), geldt ongetwijfeld: „knollen die niet door mycelium geïnfecteerd worden, geven volkomen gezonde planten, al was de moederplant ook nog zoo ziek.”

Indien dus ook het juiste inzicht in het wezen der phloeemnecrose vertraagd is door deze beschouwingen, de studie der tracheomycosen, is er — juist door de groote

oeconomische beteekenis van de phloeemnecrose — ongetwijfeld door bevorderd.

Reeds van den aanvang af zien we de studie der verticilliosen aan het onderzoek der „Kräuselkrankheit” gekoppeld. In 1879 publiceerden REINKE en BERTHOLD een onderzoek („Die Kräuselkrankheit der Kartoffel”) naar de oorzaken der „krulziekte”, wat de basis is geworden van onze kennis der aardappel-verticilliose. Wij vinden hierin *Verticillium alboatrum* vrij nauwkeurig beschreven en voorts een aantal goede waarnemingen betreffende het gedrag van de zwam t.o. van de aardappelplant. Aan den anderen kant bevat deze verhandeling echter verschillende onjuistheden, die wel grootendeels dáaraan geweten moeten worden, dat er niet met reïnculturen gewerkt is. Dit onderzoek schijnt weinig opgemerkt te zijn en is langen tijd op zichzelf blijven staan. In de gebruikelijke hand- en leerboeken van phytopathologie vindt men dan ook *Verticillium* niet of slechts terloops vermeld. De aandacht heeft zich veel meer gericht op de fusariosen; vooral met de mycologische zijde daarvan heeft men zich intensief bezig gehouden, zoodat het „geslacht” *Fusarium* tot de best bestudeerde behoort. Uitvoerige monographieën (WOLLENWEBER, SHERBAKOFF) zijn er van verschenen.

Eerst na 1900 gaat men zich in Duitschland weer met *Verticillium* bezig houden en sedert komen telkens, zoo wel uit N.-Amerika als uit Europa berichten over verticilliosen. In 1913 vestigde ORTON op de vijfde jaarvergadering van de „American Phytopathological Society” de aandacht op de groote beteekenis ervan. ORTON kon toen reeds verscheidene planten noemen, die er door aangetast werden: in Amerika, behalve de aardappelplant ook de z.g. eierplant (*Solanum melongena*), en de okra (*Hibiscus esculentus*), in Europa voorts de Dahlia. Sedert dien is het aantal nog vermeerderd; de bewerking van het geslacht *Verticillium* is echter nog verre achtergebleven bij die van *Fusarium*. Zoowel voor fusariosen als voor verticilliosen geldt, dat de studie van de ziekteverschijnselen zelf zéér is verwaarloosd. Zelfs een nauwkeurige uitwendige symptomatiek is zelden te vinden en nog minder is men in de pathologische anatomie en physiologie doorgedrongen. Alleen het onderzoek van KLEBAHN (1913), over de Dahlia-verti-

cilliose heeft hieromtrent een en ander aan het licht gebracht, terwijl, wat de fusariosen betreft, de kleine verhandeling van HARTER en FIELD (1914) goede waarnemingen betreffende het eigenlijke ziekteproces bevat.

De aanleiding er toe, dat ik mij met de studie der verticilliosen ben gaan bezighouden, gaf het volgende:

Bij de studie van ziekten van houtgewassen, in het bijzonder van kersenboomen, stootte ik herhaaldelijk op *Verticillium*. Meer en meer heeft zich bij mij de overtuiging gevestigd, dat dit geslacht niet alleen t.o. van verschillende kruiden en vaste planten, doch ook van houtgewassen van groote pathogene beteekenis moet wezen. Wel is waar is hier van zoo goed als niets in de literatuur vermeld. Het eenige wat ik heb kunnen vinden is de uitlating van ORTON (1914), dat „WOLLENWEBER has found a root disease of seedling maples in a nursery in Schleswig-Holstein to be associated with *Verticillium*” en voorts een korte notitie van ADERHOLD (1907), die *Verticillium* vermeldt als de vermoedelijke oorzaak van een ziekte („trombose”) der kruis- en aalbessen. Hierbij dient men echter eenige dingen in het oog te houden. In de eerste plaats verschilt de geheele organisatie der houtgewassen zéér van die der éénjarige planten en het is dan ook begrijpelijk, dat we hier een ziektebeeld moeten verkrijgen, geheel afwijkend van dat wat optreedt bij de kruiden. Wat zich bij de laatste uit als een betrekkelijk snel verloopend proces, gepaard gaande met verschijnselen, die doen denken aan verwelking, kan bij een boom zich voordoen als een langzaam kwijnen, gepaard b.v. met een achtereenvolgens afsterven van takken. In de tweede plaats brengt juist dit langzamere verloop en de grootere samengesteldheid in den bouw eigenaardige moeilijkheden mede voor het onderzoek, die nog vermeerderen, wanneer er ook kunstmatige complicaties, voortvloeiend uit de cultuur, bijkomen, (herhaaldelijk overplanten, snoeien, afenten en d.g.). Ook de technische moeilijkheden: verschaffen van onderzoekingsmateriaal in verschillende fasen, infectieproeven, microscopisch onderzoek enz. zijn hier aanmerkelijk grooter. Het behoeft dan ook geen verwondering te baren, dat over het geheel goed onderzochte, scherp omljnde en door talrijke infectieproeven vastgestelde ziekten bij de

houtgewassen in veel geringer getal beschreven zijn en men alles samengenomen eigenlijk wel zeggen kan, dat de studie der boomziekten sedert ROBERT HARTIG slechts geringe vorderingen gemaakt heeft.

Onderzoekingen van boomziekten zullen uit den aard der zaak dikwijls zich over een reeks van jaren moeten uitstrekken; in vele gevallen, zooals bij kersenboomen, dient men de geheele cultuur te bestudeeren wil men den oorsprong van het kwaad opsporen. Infectieproeven met dit materiaal kunnen verscheidene jaren duren, alvorens men volkomen zekere resultaten kan boeken. Hetgeen er tot nog toe in deze richting hier gedaan is, is dan ook nog niet rijp voor publicatie.

Intusschen kwamen mij gedurende den loop van dit onderzoek andere gevallen van verticilliose in handen, die nog niet bekend waren, en die mij noopten ook in deze richting het onderzoek uit te breiden, temeer, omdat zij een welkome gelegenheid boden de verticilliose der kruidachtige planten aan een nauwkeurig onderzoek te onderwerpen; dit gaf aanleiding tot de bestudeering der Cucurbitaceëen-verticilliose. De aardappelplant werd slechts in zóóver in het onderzoek betrokken als noodzakelijk was voor wederkeerige infectieproeven en voor vergelijking der ziekteverschijnselen.

De hoofdinhoud dezer verhandeling wordt derhalve gevormd door de waarnemingen, die betrekking hebben op de verticilliose der Cucurbitaceëen, speciaal van den komkommer. Eenige opmerkingen betreffende de literatuur over het onderwerp en over de parasiet zelve laat ik voorafgaan, terwijl ik tot slot een voorloopige beschouwing over den aard der ziekte en de bestrijdingsmogelijkheden wil geven.

II.

EENIGE OPMERKINGEN OVER DE LITERATUUR.

Het is niet mijn bedoeling hier een volledig overzicht te geven van de literatuur over de verticilliosen, slechts enkele opmerkingen bij de chronologische lijst aan het eind van dit artikel. In deze lijst zijn de publicaties opgenomen, die betrekking hebben op *Verticillium alboatrum* (incl. de zeer

nauw verwante *Verticillium Dahliae*), en de daardoor veroorzaakte tracheomycosen.

De talrijke saprophytische soorten, die beschreven zijn blijven hier geheel buiten beschouwing. Wel echter heb ik eenige verhandelingen vermeld, die betrekking hebben op *Acrostalagmus*-soorten. KLEBAHN (1913) wijst er op, dat de onderscheiding tusschen *Acrostalagmus* en *Verticillium* niet is vol te houden, en dat het noodzakelijk is *Acrostalagmus* weer in het (oudere) geslacht *Verticillium* te doen opgaan, iets waarop reeds REINKE en BERTHOLD gewezen hebben. Ik sluit mij hierin geheel bij KLEBAHN aan en heb daarom ook die publicaties opgenomen, waarin door *Acrostalagmus spec.* veroorzaakte ziekten behandeld worden, althans wanneer met voldoende zekerheid blijkt, dat we daarbij met ziekten van ditzelfde type — met tracheomycosen derhalve — te doen hebben. Inderdaad, ieder, die b.v. de afbeeldingen van *Acrostalagmus Vilmorinii* in het artikel van GÜEGUEN (1906, over een ziekte van *Callistephus Sinensis*) beschouwt en deze vergelijkt met die van *Verticillium* bij KLEBAHN, moet getroffen worden door de groote overeenkomst, die er tusschen beide bestaat; ook is de door GÜEGUEN beschreven ziekte ongetwijfeld een „verwelkingsziekte”:

„Sous l'influence de cette affection, les plants fleuris se flétrissaient et se dépouillaient de leurs feuilles; les capitules, à leur tour, ne tardaient pas à jaunir, et toute la plante séchait sur pied, l'écorce de la tige prenant une teinte noirâtre”

Hetzelfde geldt wel voor de ziekte van *Panax quinquefolium* („ginseng”), door VAN HOOK (1904) en RANKIN (1910) onderzocht en aan *Acrostalagmus albus* toegeschreven; ook hier hebben we met een typische tracheomycose te doen.

Het meerendeel van de vermelde publicaties heeft betrekking op de aardappelverticilliose.

Het pathogene karakter van de zwam werd door REINKE en BERTHOLD (1879) reeds vastgesteld door middel van infectieproeven met conidiën. Wel is waar namen zij deze niet van reinculturen, doch direct van zieke planten.

Daar echter aan verticilliose lijdende en afstervende planten zich rijkelijk met een oogenschijnlijk zeer zuivere laag van conidiëndragers bedekken en de aanwezige saprophyten-sporen naar alle waarschijnlijkheid geen rol gespeeld hebben,

mag men aan deze proeven eenige bewijskracht niet ontzeggen, te meer waar de geïnfecteerde planten een ziektebeeld gaven en een mycelium bevatten, volkomen identiek met de spontaan ziek geworden planten. R. en B. brachten de conidiën in kleine overlansche insnijdingen in den stengel en namen waar, dat de infectie alleen dan gelukte, wanneer de insnijding een vaatbundel trof. In het parenchym waren de conidiën wel gekiemd, en er was begin van ontwikkeling ten koste van de aangesneden cellen; de dieper liggende weefsels waren echter door de vorming van wondkurk beschermd. Ook trachtten zij na te gaan, hoe de infectie in de natuur tot stand komt; hiertoe werden eenige knollen in sterk met conidiën geïnfecteerden grond geplant. Na eenigen tijd bleek, dat talrijke wortels gebruind waren en doorgroeid met mycelium. Ook trachtten zij het indringen van de zwam in de wortels onmiddellijk waar te nemen; zij concludeeren, dat de zwam door de onbeschadigde epidermis direct in den wortel kan binnendringen, deze waarnemingen zijn echter zeer onvolledig en weinig overtuigend.

Eerst dertig jaar later zijn deze proeven weder opgenomen en met reïnculturen herhaald. Men heeft zich echter bepaald tot stengelinfectie in kunstmatige verwondingen; het onderzoek van de natuurlijke infectie is nog niet voortgezet.

SPIECKERMANN (1910) heeft stengelinfecties met mycelium verricht met positief resultaat; hij merkt hierbij op, dat er een groot verschil bestaat in vatbaarheid tusschen verschillende rassen, en voorts dat bij stengelinfecties de zwam slechts zelden in de knollen doordringt. Hij legt er den nadruk op, dat de oeconomische beteekenis der verticilliose vooral niet onderschat moet worden.

WOLLENWEBER en SCHLUMBERGER (1911) spuiten knollen (voor 't uitpoten), stengels en wortels in met conidiën — echter zonder positief resultaat.

Miss DALE (1912) schrijft „blindheid” van aardappelknollen toe aan *Verticillium albo-atrum* en beweert de zwam uit zandgrond te hebben geïsoleerd: het is in beide gevallen zeer twijfelachtig of ze inderdaad dit organisme in handen had.

WOLLENWEBER (1913) vermeldt infectieproeven op aardappelplanten, met positief resultaat en noemt voorts *Solanum melongena* en *Hibiscus esculentus* als voedsterplanten van de zwam.

ORTON (1914) vermeldt het voorkomen van de zwam in de Noordelijke Staten der U. S. Hij spreekt het vermoeden uit, dat zij met poters uit Europa is binnengebracht. Het zijn vooral twee uit Engeland geïmporteerde variëteiten, die er sterk van te lijden hebben. Ook in Engeland heeft ORTON de zwam waargenomen. In de vermelde verhandeling wordt een korte karakteristiek gegeven van verschillende aardappelziekten, waarvan de uitwendige symptomen veel op elkaar gelijken (bladrol, verschillende tracheomycosen enz.).

PETHYBRIDGE (1916) heeft een uitgebreid onderzoek naar de aardappelverticilliose ingesteld; stengelinfecties met mycelium der reïnculturen gaven positief resultaat. In het bijzonder heeft hij ook de localisatie van de zwam in de knollen nagegaan en aangetoond, dat deze in den regel gedurende den winter in de geïnfecteerde knollen langzaam verder groeit door de houtvaten, van het naveleind in de richting van den neus.

De publicaties, die over *Acrostalagmus*-soorten en daaraan toegeschreven ziekten handelen, zijn reeds vermeld. Ook KLEBAHN'S (1913) studie der Dahlia-verticilliose werd reeds genoemd. Zij is belangrijk, omdat de schrijver verder doordringt in de pathologische anatomie en physiologie dan gewoonlijk het geval is. De parasiet, *Verticillium Dahliae* KLEB., is blijkbaar zeer nauw verwant aan *V. alboatrum*. KLEBAHN isoleerde de zwam en deed eenige infectieproeven met positieven uitslag. Er zijn kleine verschilpunten, vooral in den bouw der „Dauermycelien": *Verticillium Dahliae* vormt lichaampjes, bestaande uit ongeveer isodiametrische, rondachtige cellen, met verdikte, donkergekleurde wanden, die men sclerotiën zou kunnen noemen. In de culturen in petrischalen (op salepagar) treden ze min of meer duidelijk in zōnen op. Bij *Vert. alboatrum* treden in de culturen onregelmatig zwartachtige plekken op, toe te schrijven aan donker gekleurde, verdikte, weinig vertakte hyphen, „sclerotiumachtige vormingen" zooals reeds REINKE en BERTHOLD ook in de aardappelplant waarnamen.

Tijdens de uitvoering van dit onderzoek was er nog niets bekend van verticilliose bij Cucurbitaceën. Gedurende het gereedmaken van het manuscript kwam mij in handen: ARNAUD (1915); deze vermeldt zeer in 't kort, dat hij bij zieke meloenen een mycelium en kleine sclerotiën heeft

waargenomen (beschreven onder den naam van *Stearophora radicicola*). De afbeelding (fig. 9, p. 283) doet vermoeden, dat hij met verticilliose te doen had. Trouwens de auteur zelf brengt de parasiet in verband met de door GUEGUEN beschreven *Acrostalagmus Vilmorinii*.

LINDFORS (1917) heeft in Zweden verticilliose bij komkommers waargenomen; hij doet eenige geslaagde infectieproeven en identificeert de zwam met *Verticillium alboatrum* van de aardappelplant.

III.

VERTICILLIUM ALBOATRUM.

Over de parasiet zelve slechts enkele opmerkingen:

Een vrij nauwkeurige beschrijving van het organisme is bij REINKE en BERTHOLD te vinden; verder raadplegen men ook KLEBAHN (1913). Een uitvoerige monographie van deze en verwante soorten, waar ook de culturelle kenmerken vermeld worden, ontbreekt echter nog.

Verticillium alboatrum is naar alle waarschijnlijkheid een bodemschimmel. Miss DALE (1912) beweert haar uit zandgrond te hebben geïsoleerd, haar onvolledige beschrijving en de povere figuurtjes geven echter weinig zekerheid of zij inderdaad *V. alboatrum* in handen heeft gehad. PETHYBRIDGE (1916) betwijfelt of zij werkelijk dit organisme gevonden heeft, vooral op grond daarvan, dat de zwam volgens haar opgave in de reïnculturen zuiver wit was. Hij acht het noodzakelijk, dat dit door infectieproeven wordt vastgesteld. Intusschen zouden m.i. negatieve resultaten nog weinig er tegen bewijzen. PETHYBRIDGE heeft medegedeeld, dat bij voortgezette reïncultuur het uiterlijk voorkomen der zwam verandert en mijne waarnemingen bevestigen dit: er treden minder donker gekleurde hyphen op in het substraat, waardoor de culturen witter worden. Evenzeer is het mogelijk, dat ook door langdurige saprophytische ontwikkeling de physiologische eigenschappen zich wijzigen, met name de virulentie vermindert. Bij de infectieproeven gebruikte ik voor een deel culturen, die reeds meer dan

een jaar voortgekweekt waren, (zie bldz. 14); hierbij was van een afnemning der virulentie nog niets te bemerken. Dit is echter nog slechts een kort tijdsverloop; ik acht het waarschijnlijk, dat de zwam, die zeer verspreid schijnt te zijn in den bodem, vaak in veel minder virulente vormen voorkomt. Of er bepaalde omstandigheden zijn, die een parasitisch optreden van de zwam bevorderen, is onbekend; evenmin weet men nog hoe de infectie plaats vindt. Het is wel waarschijnlijk, dat ook intacte wortels er door aangetast kunnen worden. Dit is zeker, dat ze in het bijzonder in enge relatie is gekomen met de aardappelplant. De verhouding is hier vaak die van een zeer goedaardig parasitisme (bijna van een cyclische symbiose). In vele gevallen neemt de zwamwoekering eerst tegen den tijd van het normale afsterven groote afmetingen aan; de parasiet kan in de knollen doordringen zonder deze zeer te schaden, overwintert er, en groeit van uit den knol weer in de nieuwe stengels over. In andere gevallen echter treedt ze veel verderfelijker op, richt de planten vroeger ten gronde en doet de opbrengst aanzienlijk verminderen. Het is duidelijk, dat zich juist in de vegetatieve vermeerdering der aardappelplant door middel van knollen een mogelijkheid voor de zwam moet openen om zich geheel van het saprophytische leven in den bodem los te maken. Weliswaar vormt zij in de bovenaardsche plant sclerotiumachtige rustmyceliën, die bij het afsterven van het loof weer in de bodem terecht komen en daar onder gunstige omstandigheden zich weer kunnen ontwikkelen; doch tevens dringt zij in de knollen door en juist doordat zij deze vaak slechts weinig schade doet, blijft ze over talrijke „generaties” aan de voedsterplant gebonden. Een dergelijke ontwikkeling kan ook wellicht *Verticillium Dahliae* doorloopen; in het door KLEBAHN waargenomen geval scheen echter het ziekteproces vrij snel en heftig te verlopen. In andere gevallen, bijv. bij de eierplant en den komkommer moet de parasiet telkens opnieuw vanuit den bodem de plant aantasten en keert ook bij het afsterven van de voedsterplant geheel daar in terug.

Is de zwam eenmaal in de wortels binnengedrongen, dan groeit ze in de houtvaten omhoog; de hyphen verlopen in hoofdzaak volgens de lengterichting. In dit

stadium is ze tot de houtvaten beperkt, in de levende elementen dringt ze niet door. KLEBAHN wijst er op, dat we hier met een eigenaardigen vorm van parasitisme te doen hebben. „De zwam leeft als 't ware als saprophyt binnen in de plant.” Het is echter nog niet opgehelderd, hoe ze zich in dit stadium voedt. Anorganisch voedsel vindt ze allicht in voldoende hoeveelheid, doch organisch? KLEBAHN zocht te vergeefs naar glucose in de houtvaten en oppert het denkbeeld of er hier wellicht inuline aanwezig zou zijn. Mijns inziens mag men echter de zwam ook in dit eerste stadium niet zonder meer als saprophyt beschouwen; reeds het feit op zich zelf, dat zij in een gezonde, levenskrachtige plant binnendringt pleit hiertegen. Ook is het duidelijk, dat ze sterk inwerkt op de — zij 't dan ook doode — elementen der vaatbundels: de geelbruine verkleuring, die men steeds waarneemt, het doorboren van de wanden en (vooral bij de komkommers) een abnormaal sterke thyllenvorming, wijzen er op, dat de zwam in dit stadium stoffen afscheidt, die de wanden der vaten aantasten, wellicht verschaft ze zich zoo organisch voedsel; ook is het mogelijk, dat er protoplasmaresten aanwezig zijn, die zij kan verbruiken.

In de houtvaten doorgroeiend doorwoekert de zwam de geheele plant. Uitwendig waarneembaar sterven de bladeren 't eerst af; opvallend is hierbij, dat zelden een blad in zijn geheel gelijkmatig verkleurt en verslapt: niet zelden is de eene helft nog groen en turgescens, terwijl de andere reeds aan het afsterven is. In deze laatste gedeelten dringt de zwam van uit de houtvaten in de andere weefsels door, treedt — althans in vochtige omgeving — naar buiten en gaat over tot vorming van conidiëndragers. In de bakken, onder de z.g. eenruiters, kan men dit op de afstervende deelen, vooral op de bladstelen vaak fraai waarnemen. Deze kleuren zich zwart door de vorming der sclerotiumachtige rustmyceliën (Pl. II, fig. 4) en daarop zijn dan de conidiëndragers als een zeer fijne dauw zichtbaar (fig. 5). Met een goede loupe is ook hun bouw wel waar te nemen, zoodat men in verband met de andere symptomen — zonder microscopisch onderzoek — de diagnose vrij zeker kan stellen.

Er is van *Verticillium alboatrum* geen hogere vrucht-

vorm bekend. De conidiëndragers, die zeer karakteristiek zijn, zijn o.a. door KLEBAHN (p. 64) nauwkeurig beschreven. Pl. II, fig. 6 toont er eenige bij sterke vergroting; de ronde knopjes zijn kogeltjes, waarin een aantal conidiën door een slijmige massa vereenigd zijn.

In water gebracht vloeien deze onmiddellijk uiteen, waardoor de afzonderlijke conidiën zichtbaar worden.

IV.

PROEVEN EN WAARNEMINGEN BETREFFENDE DE VERTICILLIOSE GEDURENDE HET JAAR 1916.

In Maart 1916 werden aan ons Instituut zieke komkommerplanten toegezonden, afkomstig uit een warenhuis te Oudewater. Er waren niet zoo heel veel planten ziek geworden, doch zoo hier en daar een tusschen de gezonde in. In het bijzonder was het den kweker opgevallen, dat oogenschijnlijk op willekeurige hoogte een blad begon slap te hangen en verkleurde, spoedig gevolgd door andere op eenigen afstand er boven. Het duurde dan in de regel niet lang of de geheele plant was afgestorven.

Bij onderzoek vond ik mycelium in de houtvaten; ik isoleerde er een zwam uit, een *Verticillium*soort, die ook in de reincultuur in alle opzichten overeenstemde met *Verticillium alboatrum* uit zieke aardappelplanten afkomstig. In den loop van hetzelfde jaar ontvingen wij ook meloenplanten, die onder dezelfde verschijnselen ziek geworden waren en waar eveneens *Verticillium alboatrum* uit geïsoleerd werd. Met dezen stam is echter niet verder gewerkt en met meloenen zijn nog geen proeven genomen.

Het zieke komkommermateriaal leverde het uitgangspunt voor het onderzoek:

1e. werden er reinculturen uit verkregen. Dit is betrekkelijk eenvoudig: wanneer men goed gereinigde stukken van de zieke planten in een gesloten glasdoos laat liggen, bedekken zij zich spoedig met conidiëndragers. Op verschillende wijzen kan men de conidiën op een voedingsbodem overbrengen, waarop men de kieming en ontwikkeling onder het microscoop kan volgen en zich van de zuiverheid der cultuur kan overtuigen;

2e. werden de planten zelf, nadat zij eenige dagen in een glasdoos hadden gelegen en rijkelijk bedekt waren met conidiën, in stukjes gesneden en in twee groote bloempotten met gesteriliseerden grond vermengd.

In 1916 nam ik nu de volgende proeven:

Infectieproeven met Komkommerplanten.

A. Infectie door middel van grond, na sterilisatie besmet met deelen van zieke planten.

In de twee bovengenoemde potten werden in het begin van Juni vijf jonge planten geplaatst; in de een twee planten van „Westlandsche witte broei” en een van „Albaster witte broei”; in de andere pot van iedere variëteit één. In het begin van Augustus toonden alle planten duidelijke ziekteverschijnselen. De zwam werd in de houtvaten aangetroffen en *Verticillium albo-atrum* er weder uit geïsoleerd.

B. Stengelinfecties van komkommerplanten met reïnculturen van *Verticillium albo-atrum*.

De hiervoor gebruikte planten behoorden eveneens tot de twee bovengenoemde variëteiten. Zij waren ruim een maand oud en van den beginne af aan in gesteriliseerden grond gekweekt; zoo nu en dan werden voedingszouten in oplossing toegediend. Tusschen 17 en 21 Juli werden 14 planten geïnfecteerd.

Hiertoe werd de stengel even boven den grond gereinigd en gesteriliseerd; vervolgens maakte ik een insnijding in schuine richting naar beneden, zoover, dat een der vaatbundels was doorgesneden en bracht een weinig van de agar met de schimmel er in. Dan werd de wond stijf omwonden met caoutchouc-papier en daarom heen raffia (tot vlakke bandjes uitgestreken); door den stengel er vast mee te omwinden krijgt zij weer volkomen haar stevigheid terug. Deze planten bleken door de verwonding op zich zelf in het minst niet te lijden. Geen noemenswaardige verwelking was het gevolg er van; op zijn hoogst ging een blad, onmiddellijk boven de insnijding gelegen, wat slap hangen, doch dit herstelde zich spoedig.

De aldus behandelde planten vormden twee reeksen:

7 planten geënt met de zwam geïsoleerd uit komkommerplanten,

7 planten geënt met *Verticillium alboatrum*, in 1916 geïsoleerd uit zieke aardappelplanten.

Tot beide reeksen behoorden planten van beide genoemde variëteiten.

Het infectiemateriaal was dus niet volkomen vergelijkbaar, daar de uit aardappelen geïsoleerde stam reeds meer dan een jaar langer in reïncultuur was voortgekweekt. Op bldz. 9 is opgemerkt, dat hierbij het uiterlijk van de culturen zich wijzigt, dat echter van een afnemning van virulentie nog niets te bemerken viel.

In den loop van Augustus vertoonden reeds alle planten in meer of mindere mate ziektesymptomen; een duidelijk sprekend verschil tusschen beide reeksen was niet waar te nemen, evenmin was dit later het geval. Het proces verliep over het geheel minder snel en hevig dan bij de aardappelplant. In het begin van September waren nog slechts twee planten geheel dood en verdroogd; de anderen waren echter reeds zeer ziek en stierven in den loop van de maand af.

Het microscopisch onderzoek en de isolatie van de zwam bewees ook hier, dat de planten inderdaad aan verticilliose te gronde gegaan waren. In vele gevallen kwam reeds in de bak de zwam op de doode deelen der plant (vooral de zwarte bladstelen) naar buiten en vormde daar hare conidiëndragers (zie bldz. 11).

C. Infecties door middel van grond, na sterilisatie besmet met reïnculturen van *Verticillium alboatrum* (komkommer-stam).

Deze proef sluit zich aan bij de onder A genoemde; hier geschiedde de besmetting echter door middel van reïnculturen. Het entmateriaal verschaftte ik mij aldus:

Nadat ik een aantal buisculturen op kersenagar had verkregen, entte ik de zwam over op fijngesneden en gesteriliseerde aardappelstukjes, waarmede groote buizen (± 4 cM. diam. en 19 cM. lang) gevuld waren. Om mij in korten tijd veel entmateriaal te verschaffen, bracht ik in een buiscultuur op kersenagar een weinig gesteriliseerd water en liet dit over het oppervlak loopen.

Onmiddellijk vervloeien dan de talloze slijmkopjes en

men verkrijgt een suspensie van sporen. Giet men nu de vloeistof in de buis met aardappelmateriaal, dan verspreiden zich de sporen aanstonds over een groot oppervlak en de zwam ontwikkelt zich overal gelijktijdig, zoodat in zeer korten tijd alles erdoor overgroeid is. De inhoud van een d.g. buis werd dan vermengd met den gesteriliseerden grond in een bloempot; de zoo verkregen potten bleven eenige dagen staan en vervolgens werden de plantjes er in geplaatst. Op deze wijze werden in het begin van Juni zes planten behandeld (drie van iedere variëteit). Ook deze planten werden in den loop van den zomer zonder uitzondering ziek; het proces verliep echter duidelijk langzamer en minder hevig dan bij stengelinfectie. Tegen het eind van Augustus was het meerendeel echter reeds duidelijk ziek en in September stierven ze achtereenvolgens af. Verticilliose was, evenals bij de vorige proeven, gemakkelijk aan te toonen ¹⁾.

Infectieproeven met aardappelplanten.

Het was aanvankelijk niet de bedoeling ook de aardappelverticilliose in dit onderzoek te betrekken en ik zal er dan ook hier niet lang bij stilstaan; de hier vermelde proeven zijn hoofdzakelijk ingesteld ten einde na te gaan of de *Verticillium*-stam uit de komkommers geïsoleerd, ook physiologisch volkomen met die der aardappelplant overeenstemt, m.a.w. of er al of niet physiologische specialisatie is waar te nemen. De proeven wezen zeer duidelijk uit, dat dit niet het geval is; tevens bleek mij echter, dat er, ondanks het nauwkeurig onderzoek, vooral door PETHYBRIDGE, naar de verticilliose der aardappelen ingesteld, ook in deze richting nog veel te doen valt. Ik zal mij hier echter in hoofdzaak bepalen tot een verslag der genomen proeven:

A. Stengelinfecties van aardappelplanten met reïnculturen van *Verticillium alboatrum*.

Als plantmateriaal gebruikte ik een tiental uitgezochte

¹⁾ Daar de photographieën, die ik in 1917 van verschillende proefplanten maakte, beter geslaagd zijn, dan die van 1916, heb ik deze proeven vermeld zonder er afbeeldingen bij te geven; mede ook, omdat in verband met de thans zeer hoge kosten, het noodzakelijk was, mij in het aantal platen te beperken.

knollen van een door den heer VEENHUIZEN gekweekte variëteit („No. 48"). Ten einde goed vergelijkbare planten te verkrijgen, liet ik de knollen uitloopen, brak van elk eenige scheuten af en kweekte deze op in potten met gesteriliseerden grond. Op deze wijze werden eenige reeksen, ieder van 10 gelijkwaardige planten verkregen; één reeks werd geïnfecteerd met de komkommerstam, één met de aardappelstam en een diende ter contrôle. Dit laatste was ook vooral daarom noodzakelijk, omdat de verticilliose, zooals vermeld is, met de knollen overgaat.

Wat de herkomst der reïnculturen betreft en de wijze van infectie, hiervoor geldt wat bij de proeven met komkommerplanten vermeld is. De planten werden tusschen 7 en 10 Aug. geënt; de proef is derhalve vrij laat ingezet. Het is echter gebleken dat dit geen bezwaar was; in het algemeen schijnt *Verticillium alboatrum* de aardappelplanten vrij laat in het seizoen aan te tasten. De contrôleplanten waren half September alle nog volkomen gezond en groen.

De photo (Pl. I, fig. 3) geeft een beeld van deze proef (19 Sept.) Rechts ziet men de contrôleplanten, daarnaast die, welke met den aardappelstam geënt waren, dan die welke met den komkommerstam geënt waren. (De vierde reeks, geheel links, was met een uit zieke kerseboomen geïsoleerden stam geïnfecteerd en blijft hier buiten bespreking). De planten van de beide reeksen zijn zonder uitzondering ziek geworden en half Sept. allen nagenoeg afgestorven. De ziektesymptomen vertoonen zich hier sneller dan bij de komkommerplanten, het geheele proces verloopt blijkbaar heftiger.

Pl. I, fig. 1 en 2 toont 2 geïnfecteerde planten met bijbehorende contrôle (12 Sept.). Het is duidelijk dat de komkommerstam zeer virulent is voor den aardappel; bij deze groep is zelfs de met den komkommerstam geïnfecteerde (fig. 2, links) nog veel sneller en heviger ziek geworden, dan die met den aardappelstam geënte (fig. 1, links); in sommige gevallen was het echter andersom. Op één bijzonderheid, die op de afbeeldingen duidelijk te zien is, wil ik nog even de aandacht vestigen:

Het ziek worden van de stengels van onder naar boven toe en het afsterven der bladeren in die volgorde is in den regel duidelijk waar te nemen. Wel kan natuurlijk

een verwelken en rotten der jongere bladeren in het topgedeelte reeds vroegtijdig er mede gepaard gaan. Dit voortschrijden van het ziekteproces, waaruit dus blijkt, dat de zwam hoofdzakelijk met den sapstroom mede groeit, is vooral duidelijk zichtbaar aan de zijtakken. Men lette b.v. op de zijtak, die op fig. 2 onder de infectieplaats zichtbaar is; deze is aan den top vrij goed, doch wordt van onderen op duidelijk ziek. Hetzelfde is ook op fig. 1 zichtbaar, aan den ondersten zijtak (rechts), die even onder den grond uit den hoofdstengel ontspringt.

Ook bij deze planten kon ik de zwam in de houtvaten vinden en de later zich ontwikkelende conidiëndragers.

B. Infecties door middel van grond, na sterilisatie besmet met reïnculturen van *Verticillium alboatrum*.

Deze proef werd in hoofdzaak ingericht als de grondbesmettingsproef met komkommerplanten; het plantenmateriaal werd verkregen als bij de vorige, (A). Deze proef werd eveneens wel wat laat ingezet; eerst in het begin van Augustus werden de, van te voren opgekweekte eenstengelige planten in den besmetten grond geplaatst. Ook is zij op te kleine schaal gedaan, door gebrek aan pootgoed. Verder deed *Phytophthora infestans* geen goed eraan, vooral, doordat de door deze zwam teweeggebrachte verschijnselen vaak een oppervlakkige overeenkomst vertoonen met het „ringvuur” (verticilliose) der aardappelen. Deze bodembesmettingsproeven dienen dan ook met meer voorzorgen en op uitgebreider schaal herhaald te worden; het hier beschreven experiment is slechts te beschouwen als een voorproef, waarvan niettemin de uitslag niet twijfelachtig was: Ik had drie reeksen ieder van 6 planten. Bij reeks A was de grond geïnfecteerd met de *Verticillium*-stam uit komkommers, bij B uit aardappel geïsoleerd, C diende ter vergelijking. De twaalf planten in besmetten grond werden langzamerhand bijna alle ziek; ook hier echter verliep 't proces minder snel en hevig, dan bij de stengelinfecties. Op 30 September toen de proef beëindigd werd, was de uitslag deze:

	REEKS A	REEKS B	REEKS C
1.	geheel afgestorven	geheel afgestorven	gezond, hier en daar wat <i>Phytophthora</i>
2.	zeer ziek	zeer ziek	gezond
3.	zeer ziek	geringe ziekte- symptomen	gezond
4.	ziek	afgestorven	gezond
5.	geheel afgestorven	geheel afgestorven	gezond, hier en daar aangetast door <i>Phytophthora</i>
6.	hoofdstengels afge- storven, twee zij- takken nog vrij goed	zeer ziek	gezond

Behalve B 3 zijn dus alle planten door den besmetten bodem geïnfecteerd; verschil tusschen reeks A en B werd ook hier niet geconstateerd.

V.

PROEVEN EN WAARNEMINGEN GEDURENDE HET JAAR 1917.

Door de waarnemingen in 1916 gedaan, was reeds met zekerheid de verticilliose van den komkommer vastgesteld. Tevens was gebleken, dat de planten ziek worden, wanneer zij in een besmetten bodem wortelen en ook, dat *Verticillium alboatrum* geen specialisatie vertoont t.o. van komkommer en aardappelplant. Niettemin bleven er in het onderzoek nog vele leemten; het werd daarom in 1917 voortgezet. De resultaten van het vorige jaar werden hier-

door bevestigd en het onderzoek werd uitgebreid; in het bijzonder werden de ziektesymptomen nauwkeuriger bestudeerd en er werden ook infectieproeven met sporen ingesteld. Toch kan ik niet verhelen, dat de resultaten nog niet in alle opzichten bevredigend zijn en een dieper doordringen in het ziekteproces wenschelijk blijft. Een goede opzet der proefnemingen, geheel voldoende aan strenge eischen van wetenschappelijk onderzoek, stuitte op groote moeilijkheden. Voor een deel zijn deze het gevolg daarvan, dat ons Instituut nog lang niet is toegerust met alle hulpmiddelen, die voor dergelijke onderzoekingen onmisbaar zijn; (een groote kas b.v. speciaal ingericht voor infectieproeven ontbreekt geheel); voor een deel ook van de abnormale tijdsomstandigheden.

In 1916 was reeds gebleken, dat de cultuur in bakken („onder eenruiters”) groote bezwaren oplevert. Reeds wanneer men drie of vier planten in een bak heeft, groeien ze spoedig zóó dooreen, dat het moeilijk wordt de afzonderlijke planten goed waar te nemen.

Haalt men de ranken uiteen, of neemt men de planten van hun plaats (b.v. om ze te photographieeren), dan is het haast ondoenlijk om ze weer op geschikte wijze te plaatsen. Men zou dus feitelijk voor iedere plant een afzonderlijken bak moeten hebben, wat natuurlijk, als men de proeven op een behoorlijke schaal wil doen, niet uitvoerbaar is. Daar komt bij, dat de op den grond liggende planten op de knopen wortelen, waardoor dus — ook al kweekt men ze in potten met gesteriliseerde aarde — besmetting van uit den grond niet geheel uitgesloten is. Het verdient dus de voorkeur de planten in een kas te kweken tegen het glas op, of — wat voor het onderzoek verreweg het meest verkieselijk is, aan stokken gebonden (zoals b.v. ERW. SMITH deed bij zijn infectieproeven met *Bacillus tracheiphilus*), waardoor de planten verplaatsbaar blijven.

Voor dit doel werd een houten staketsel, op het terrein van ons Instituut aanwezig, door een bedekking met ramen tot een soort kasje ingericht, waarin ruimte was voor een dertigtal planten, zoodat ze aan alle kanten beschouwd konden worden. Een ideale inrichting was dit nog lang niet; het zware houten geraamte benam veel te veel licht voor een goede cultuur; ook was het niet mogelijk

hier temperatuur of vochtigheid te regelen. Bovendien was het zoo laag, dat wē alleen op de knieën om tusschen de planten door konden bewegen; de planten stonden er echter beschut tegen regen en wind en het was dus bruikbaar.

Voorts werden ook eenige planten gekweekt in de bakken, die gediend hadden voor het opkweken der plantjes, doch nu één plant onder iederen eenruiter.

Door de noodzakelijke gasbesparing was het niet mogelijk groote potten met grond te steriliseeren. De grond in den omtrek van ons instituut is blijkbaar zeer sterk door *Verticillium* besmet; op vele plaatsen ziet men in den nazomer geheele aardappelvelden voortijdig vergelen en afsterven en bij onderzoek blijken dan de planten door *Verticillium* te zijn aangetast. Ik kweekte daarom mijn proefplanten deels in zeer zuiver Veluwezand, onder toediening van voedingsoplossingen, deels in bladaarde genomen vanonder de boomen van een oud buitengoed, niet ver van het Instituut gelegen (Hinkeloord), waarop ongetwijfeld sinds menschenheugenis geen veldgewassen verbouwd waren. Toch is ook een der contrôle-planten, hierin gekweekt, door verticilliose aangetast, waaruit blijkt, dat ook deze grond zonder voorafgaande sterilisatie niet te gebruiken is. *Verticillium alboatrum* schijnt ook al, evenals verschillende andere pathogene zwammen, b.v. *Rhizoctonia Solani* en *Fusarium spec.*, volstrekt niet tot de in cultuur gebrachte gronden beperkt te zijn¹⁾. Intusschen wordt aan de waarde van deze proefreeks door deze waarneming veel afbreuk gedaan, te meer waar ik, tengevolge van de voor deze proeven vereischte installatie met betrekkelijk kleine getallen van proefplanten moest werken. Weliswaar werd dit weer eenigszins gecorrigeerd door het feit, dat ik verscheidene planten op een derde of op de helft van de stengelhoogte geïnfecteerd had, waarbij dan in den regel zeer duidelijk zichtbaar was, dat de verschijnselen eerst boven de infectieplaats optraden. Toch was het goed, dat ik een deel der planten in zuiver zand gekweekt had. Hierin bleven de contrôle-planten alle gezond; de cultuur

¹⁾ Zie o.a. Pratt, Experiments with clean seed potatoes on new land in Southern Idaho. Journal of Agricultural Research, Vol VI, (1916) p. 573.

gaat redelijk goed, de planten ontwikkelen zich voldoende voor de proefnemingen. Intusschen leënen d.g. culturen in zuiver zand zich slecht voor bodembesmettingsproeven; zeer waarschijnlijk zal dit zand, gedrenkt met een oplossing van eenige anorganische zouten een voor de zwam onbruikbaar substraat vormen, zoodat het bezwaarlijk zal gaan het onderzoek in deze richting uit te breiden, zoolang de omstandigheden niet toelaten groote potten met grond te steriliseeren.

Over het geheel kreeg ik den indruk, dat de in zand gekweekte planten gevoeliger waren t.o. van de parasiet dan de in grond gekweekte, ofschoon ze uiterlijk volstrekt niet minder waren. Het ziekteproces verliep bij de verschillende infectieproeven sneller en heviger, en bij de infecties door middel van sporen scheen het alsof ze inderdaad ook vatbaarder waren. De waarnemingen zijn nog te gering in aantal om er met zekerheid iets omtrent te kunnen zeggen; een speciaal onderzoek in deze richting zou men misschien echter hieraan kunnen vastknoopen.

Ik werkte in 1917 slechts met één variëteit („Rollin's Telegraph") en gebruikte voor de infectieproeven alleen een stam van *Verticillium alboatrum*, die ik in den loop van den zomer uit een aardappelplant geïsoleerd had.

Infectieproeven met komkommerplanten.

A. Stengelinfecties van komkommerplanten met reinculturen van *Verticillium alboatrum* (stam in 1917 geïsoleerd uit een aardappelplant).

De gebruikte planten waren $\pm$ 2 maanden oud en droegen 15 à 20 bladeren; zij werden in de eerste week van Augustus geïnfecteerd, op dezelfde wijze als in 1916 (zie bldz. 13).

I. De 5 in zand gekweekte planten (No. 1, 2, 5, 7 en 8) waren tegen het eind van de maand alle reeds vrij hevig aangetast. Over het geheel werden ze vrij regelmatig van af de infectieplaats naar boven voortgaande ziek, doch er waren wel individueele verschillen op te merken: No. 1 vertoonde vergeling van eenige bladeren boven de infectieplaats (zonder verwelking). No. 2 eveneens doch sterker, no. 5, ongeveer ter halver hoogte geïnfecteerd, was duidelijk ziek bóven de infectieplaats (de hoofdstengel droeg daar eenige reeds geheel verkleurde en verwelkte bladeren),

twee zijstengels onder de infectieplaats zijn nog oogenschijnlijk gezond, no. 7 was reeds zeer ziek, verscheidene bladeren zijn verkleurd en verslapt, ook was de top verwelkt, no. 8, vrijwel als no. 7, iets minder hevig.

Half September waren deze planten alle reeds zeer ziek of geheel afgestorven. Alleen no. 1 (die evenals no. 5 ter halver hoogte geïnfecteerd was), onderscheidde zich nog gunstig. Deze was zelfs half October nog niet geheel afgestorven. Wel was het stengeldeel boven de infectieplaats dood en gedeeltelijk reeds zwart, doch enkele zijscheuten daar onder gelegen, waren ook toen nog groen, een bewijs, dat de zwam hier slechts langzaam naar onderen was voortgewoekerd. Dit neemt men in den regel waar; waarschijnlijk is het ook wel hieraan toe te schrijven, dat bij stengel-infecties der aardappelplant zoo zelden de nieuwgevormde knollen geïnfecteerd worden. Toch heb ik bij de komkommerplanten een enkele maal wel een uitzondering hierop waargenomen.

Plaat IV, fig. 8 en 9, toont twee dezer planten respect op 7 en 8 Sept., dus ruim een maand, nadat ze geïnfecteerd waren. No. 2 is vrijwel afgestorven, no. 5, is om haar te kunnen photographieeren, even boven de infectieplaats doorgesneden. Het onderste deel is nog vrij goed, vooral de twee zijtakken; het deel boven de infectieplaats is echter reeds zéér ziek. Opvallend is hier, wat men zoo vaak waarneemt, dat sommige bladeren reeds zeer ver heen zijn, andere nog redelijk goed: Men lette bijv. op het verschil tusschen het 1° en 2° blad naar boven toe, gerekend van af de infectieplaats: het 1° (a) is reeds geheel verdord en afgestorven, het 2° (b), is slap en geel (licht op de photo), het meest naar links gekeerde deel ook reeds necrotisch. De top begint verwelking te vertoonen, het groote naar voren gekeerde blad echter, dicht daaronder, is nog groen en slechts weinig verslapt. Deze verschillen zijn ongetwijfeld voor een groot deel daaraan toe te schrijven, dat bij het infecteeren in den regel slechts één der vaatbundels wordt aangesneden, waardoor het geheele systeem niet gelijkmatig wordt aangetast.

II. De planten, die in bladaarde gekweekt werden (No. 6, 9, 14, 15, 16, 24 en 26) vertoonden in hoofdzaak dezelfde verschijnselen, over het geheel echter in iets minder hevig

mate dan de in zand groeiende. Dit blijkt reeds eenigszins uit den stand der proefneming op 31 Aug.:

No. 6 (onder aan den stengel vlak boven den eersten zijstengel geïnfecteerd, zie Pl. III, fig. 7), zeer ziek, vooral de hoofdstengel; de eerste zijstengel is nog geheel gezond, de tweede (boven de infectieplaats), begint ziek te worden.

No. 9, (op ongeveer $\frac{1}{3}$ van de stengelhoogte geïnfecteerd) begint ziek te worden, vooral naar boven toe, doch ook het eerste blad onder de infectieplaats, begint te verkleuren.

No. 14 (aan den stengelvoet geïnfecteerd), zeer ziek, gewone symptomen; alleen een paar van de oudste (onderste) bladeren zijn nog vrijwel turgescens.

No. 15 (infectie als 14), oogenschijnlijk nog gezond.

No. 16 (infectie als 14), begint langzaam aan van onderen op ziekteverschijnselen te toonen.

No. 24 (infectie als 14), twijfelachtig; begin van ziekte?

No. 26 (ter halver hoogte geïnfecteerd), als 24.

De toestand dezer planten is dus over het geheel veel beter dan die van de vorige groep; de aantallen der proefplanten zijn echter te gering om er met zekerheid een gevolgtrekking uit te maken. Bij de met sporen geïnfecteerde planten (reeks B) kwam echter dit verschil nog duidelijker voor den dag.

Spoedig echter waren ook deze planten allen zeer ziek; ook no. 15 en 24 (Pl. IV fig. 10) vertoonden b.v. 7 Sept. reeds onmiskenbare ziekteverschijnselen; no. 14 was 15 Sept. reeds geheel afgestorven. No. 6 vertoonde thans het beeld van Pl. II. De zijstengel *b* is nu zeer ziek en geheel verwelkt; de laagste zijstengel (onder de infectieplaats ontspringend) begint thans ook ziek te worden, een der bladeren (op de photo naar voren gekeerd) vertoont reeds verkleuring en begint slap te hangen.

Het minst ziek was nog no. 26, een sterke krachtig groeiende plant. Hier deed zich bij uitzondering het verschijnsel voor, dat de plant vanuit de infectieplaats naar onderen toe ziek werd. In verband met het feit, dat ook een der contrôleplanten door verticilliose is aangetast (zie bldz. 20) zou men geneigd zijn ook hier aan bodeminfectie te denken; waarschijnlijk is dit echter niet, want het was wel zichtbaar, dat het proces van af de infectieplaats, van boven naar onderen voortging.

B. Stengelinfecties van komkommerplanten door middel van sporen.

Het is mij uit de literatuur niet gebleken, dat men bij aardappelplanten positieve resultaten heeft gekregen met stengelinfecties door middel van sporen. Trouwens deze infectieproeven zijn slechts zelden genomen. Ik vind alleen vermeld de proeven van WOLLENWEBER en SCHLUMBERGER (1911), die negatief zijn uitgevallen. Bij de komkommerplanten echter, vooral bij de in zand gekweekte planten, was het resultaat beslist positief. Het lijdt geen twijfel, dat de conidiën, door kunstmatige verwondingen in de houtvaten gebracht, daar tot ontwikkeling kunnen komen, en de plant aantasten en te gronde kunnen richten. Dit is m.i. wel een van de meest overtuigende bewijzen van het parasitisch karakter van het organisme.

De proeven werden als volgt genomen:

Reinculturen van *Verticillium alboatrum*, mits niet te lang voortgekweekt, vertoonen een rijkelijke sporenvorming. De conidiën, in slijmkopjes vereenigd (zie Pl. II, fig. 5 en 6), vormen dan vaak als 't ware een fijnen dauw op het door de zwarte hyphen donker gekleurde substraat. Giet men nu gesteriliseerd water in de cultuurbuis en laat men dit zachtjes over de kopjes vloeien, dan krijgt men onmiddellijk een suspensie van sporen. Gemakkelijk kan men er zich onder het microscoop van overtuigen, dat men op deze wijze talloze conidiën in de vloeistof krijgt, doch geen mycelium.

De planten werden nu uitwendig gesteriliseerd en verwond (zie bladz. 13); vervolgens werd een goed gereinigd penseel in de suspensie gedoopt en in de wond uitgestreken. Daarna werd deze op de gewone wijze gesloten.

Volgens deze methode werden de volgende planten behandeld:

I. Planten in zand gekweekt (No. 11, 12 en 13), geïnfecteerd even boven den stengelhoef.

Tegen verwachting snel en hevig traden hier de ziekteverschijnselen op; zoo was no. 13 reeds na een week duidelijk ziek. No. 11 vertoonde, na ruim twee weken, het beeld van Pl. V, fig. 12. Dit beeld is vooral zeer karakteristiek en herinnert sterk, aan hetgeen men ook in de practijk waarneemt in de beginstadiën der ziekte.

Zoowel het onderste als het bovenste deel van de plant zijn uiterlijk nog geheel normaal (er is b.v. volstrekt nog geen verwelking van den top waar te nemen), doch op schijnbaar willekeurige plaats, in het midden van den stengel komen de verschijnselen voor den dag. Het blad *a*, ongeveer op $\frac{3}{4}$ van de stengelhoogte gelegen, is het eerst aangetast, daarna *b*; *a* is nu reeds geheel verslapt en geel, de bladsteel is echter nog vast en turgescens. Het blad *b* is duidelijk eenzijdig ziek, eveneens iets wat men vaak opmerkt: de naar voren gekeerde zijde is reeds geel verkleurd, slap en verschrompeld, de afgewende zijde, waar juist nog een stukje van zichtbaar is, is nog groen en turgescens. Het blad *c* vertoont een begin van vergeling. Drie dagen later zijn de bladeren *d* en *e* geheel slap en hangen neer, ook de bladstelen, echter zonder verkleuring der bladschijf; ook het blad *c* vertoont nu verkleuring en hier en daar necrotische plekken.

Op deze verschijnselen kom ik later nog terug (zie onder VII), doch ik wil mij hier bepalen tot het verslag der proeven. Ook No. 12 (Pl. VI, fig. 14) is binnen twee weken zeer ziek geworden; de photo toont de plant 15 dagen na de behandeling. Ook hier zijn de onderste bladeren, ofschoon boven de infectieplaats gelegen, opvallend goed gebleven.

II. Planten in aarde gekweekt (No. 17, 18, 19, 20, 21, 22 en 23). Uit het volgende verslag van den toestand dezer planten op 31 Aug., toen de zandplanten reeds alle drie zéér ziek waren, blijkt duidelijk, dat deze planten meer weerstandsvermogen hadden tegen de infectie:

No. 17, oogenschijnlijk nog bijna gezond, alleen één blad niet ver van den top is slap en eenzijdig verkleurd.

No. 18, zwakke symptomen aan de bladeren, onmiddellijk boven de infectieplaats.

No. 19, (zie Pl. VI, fig. 14), aan het middengedeelte van den stengel eenige verkleurde deels verwelkte, deels reeds verschrompelde bladeren; onmiddellijk boven de infectieplaats beginnen de bladeren te verkleuren, top niet verwelkt.

No. 20, twijfelachtige eerste symptomen.

No. 21, oogenschijnlijk nog gezond.

No. 22, zeer ziek, verschillende bladeren aangetast, verwelkt en verkleurd, top slap hangend zonder verkleuring.

No. 23, in hoofdzaak als No. 22 (zie Pl. VI, fig. 13).

Drie van de planten waren duidelijk ziek, vier nog in een beginstadium of schijnbaar geheel gezond.

Uit de tot nog toe waargenomen feiten, was reeds met zekerheid de mogelijkheid gebleken van wondinfectie door middel van sporen. Teneinde een voorloepig onderzoek in te kunnen stellen naar de verspreiding en de ontwikkeling der sporen in het inwendige van de plant, heb ik het verloop van deze proef niet tot het eind toe afgewacht, doch ik heb eenige planten in verschillende stadiën der ziekte geconserveerd. Bij verschillende daarvan nam ik echter de voorzorg van te voren (door het opnieuw isoleeren van de zwam uit de plant) met zekerheid aan te toonen, dat de plant inderdaad aan verticilliose leed, omdat men door het microscopisch onderzoek wel de zwam in de vaten kan opsporen, doch niet met volkomen zekerheid kan uitmaken of het mycelium van *Verticillium alboatrum* is.

No. 12 en 13 stierven spoedig, met de gewone verschijnselen van verticilliose.

No. 11 werd 4 Sept. geconserveerd, nadat van de bladsteel van *b* en van een 4 knopen lager gelegen blad culturen waren ingezet. Uit *b* ontwikkelde zich rijkelijk *Verticillium*, uit 't lager gelegen blad niet.

No. 17 werd 5 Sept. geconserveerd, voordat ze duidelijke ziekteverschijnselen vertoonde.

No. 18 bleef den geheelen maand September er nog goed uitzien; 26 Sept. werd zij geconserveerd. Ze vertoonde toen alleen boven in de plant een paar slappe verkleurende bladeren. Alvorens haar te conserveeren werden er 2 culturen van ingezet:

- a) van den stengel, $\pm 1\frac{1}{2}$ d.M. boven de infectieplaats.
- b) van den bladsteel van een der verwelkende top bladeren;

uit *a* ontwikkelde zich spoedig *Verticillium*, uit *b* niet.

No. 19 werd spoedig zeer ziek; enkele dagen na het photographieren (zie Pl. VI, fig. 15) hing ook de top reeds slap. Na twee weken was de plant bijna geheel afgestorven. Stukken ervan in glasdoos gelegd ontwikkelden rijkelijk *Verticillium*.

No. 20 ging door een ongelukkig toeval, bij het verzetten der potten verloren.

No. 21 bleef er gedurende September nog vrij goed

uitzien; 26 September werd zij geconserveerd. Zij vertoonde toen alleen eenige geelachtig verkleurde bladeren met necrotische plekken. Er werden van te voren twee culturen van ingezet:

- a) van den stengel, $\pm$ 1 d.M. boven de infectieplaats.
- b) van den bladsteel van der bovenste bladeren.

Uit *a* ontwikkelde zich spoedig *Verticillium*, uit *b* niet.

No. 22 werd 6 Sept geconserveerd; haar toestand was, vergeleken bij 31 Aug. betrekkelijk weinig verergerd. Van te voren waren 2 culturen ingezet:

- a) van een bladsteel onmiddellijk onder de infectieplaats,
- b) van een stengelstukje $\pm$ 2 d.M. daarboven.

Uit beide ontwikkelde zich *Verticillium*.

No. 23 was 15 Sept. reeds bijna geheel afgestorven, de bladeren verdroogd; stukken er van in glasdoos gelegd ontwikkelden rijkelijk *Verticillium*.

Tenslotte nog iets over de contrôleplanten. Ik had hiervan slechts een gering aantal, te gering ongetwijfeld. Zooals reeds gezegd, was het met het oog op de beschikbare ruimte niet goed mogelijk er meer te nemen, daar dan het aantal proefplanten te gering zou geworden zijn.

Indien ik er meer tot mijn beschikking had gehad, zou het aangewezen zijn er ook eenige op de gewone wijze te verwonden en in alles op dezelfde wijze te behandelen als de proefplanten, alleen zonder mycelium of sporen in te brengen, zooals dit bij d.g. proefnemingen gebruikelijk is. Wel is waar kan ik niet verhelen, dat mij dit in vele gevallen, en speciaal ook hier, eenigszins overbodig voorkomt: de kans op wondinfectie door andere schimmels of bacteriën is bij de gevolgde methode wel zeer gering, en wat de verwonding zelf betreft, men kan zich door de planten nauwkeurig gade te slaan er gemakkelijk van overtuigen, dat deze al zeer weinig schade doet. Iets anders is het, als het er om te doen is een zoo helder mogelijk inzicht in het verloop der ziekteprocessen te krijgen; dan dient men ongetwijfeld te bedenken, dat er een groot verschil bestaat tusschen een plant, die door kunstmatige infectie in een stengelwond ziek wordt en een die op natuurlijke wijze in den bodem aan de wortels geïnfecteerd wordt. In dat geval zal men ook nauwkeuriger de uitwerking van de verwonding op zichzelf moeten nagaan.

In zand kweekte ik vier planten, welke geen behandeling ondergingen; deze bleven doorlopend groen en gezond. (Zie No. 25, Pl. IV, fig. 11.) Van drie der vier in bladaarde gekweekte planten geldt hetzelfde (zie No. 27, Pl. VI, fig. 16); No. 28 echter begon in den loop van September volkomen dezelfde verschijnselen te vertoonen, als de geïnfecteerde planten en bij onderzoek bleek ze eveneens aan verticilliose te lijden. Op bldz. 20 is reeds meegedeeld, dat dit te wijten is aan de tijdsomstandigheden, waardoor het niet mogelijk was op eenigszins ruime schaal grond te steriliseeren.

IV.

NADERE BESCHOUWING VAN DE VERSCHIJNSELEN EN HET KARAKTER VAN DE ZIEKTE.

In den aanvang van hoofdstuk I heb ik gezegd, dat naar mijn meening de hier behandelde ziekten slecht gekenmerkt worden door de benaming „verwelkingsziekte.” Ik wil dit thans, in verband met de in de beide vorige hoofdstukken beschreven verschijnselen, nader toelichten en geef hier mijn opvatting van het karakter dezer ziekte. Ik moet er den nadruk op leggen, dat deze beschouwing nog slechts een voorloopigē is; er is nog veel onvolledigs in het beeld van het ziekteproces. Ik acht het waarschijnlijk, dat het volgende in hoofdzaak ook geldt voor de fusariose; daar ik mij echter alleen met de verticilliose heb bezig gehouden wil ik mij daartoe bepalen.

Verwelkingsverschijnselen kunnen zich uit den aard der zaak bij de meest verschillende pathologische toestanden voordoen. Zeer vaak ook zijn ze niets anders dan de uiting van een voorbijgaande wanverhouding tusschen wateropname en transpiratie, zooals die op heete zonnige zomerdagen kan intreden. Het is overbekend, dat de planten zich in den regel dan 's nachts weer herstellen.

Verwelkingsverschijnselen op zichzelf zijn dus reeds weinig geschikt om ziekten te karakteriseeren. Daar komt echter bij, dat echte verwelkingsverschijnselen volstrekt niet zoo heel vaak optreden bij deze ziekte. Dit feit trof mij bij mijn proefnemingen en het blijkt evenzeer uit de literatuur over het onderwerp:

Als we de beschrijvingen, die verschillende waarnemers

van deze ziekten geven, met aandacht nalezen, treft 't ons, dat ze gewoonlijk weinig melding maken van echte verwelkingsverschijnselen, soms zelf uitdrukkelijk vermelden, dat er weinig te zien is van verwelking.

Zoo zegt b.v. PETHYBRIDGE (1916) in zijn verhandeling over de aardappelverticilliose: „Men moet het beschouwen als een type van verwelkingsziekte („wilt-disease”) ofschoon feitelijk verwelking van het loof, d.i. een toestand van slapheid, van turgorverlies, in de nog groene bladeren uiterst zeldzaam is en alleen opgemerkt werd in die gevallen, waarin gezonde planten kunstmatig geënt werden.”

Het komt mij dan ook voor, dat deze benaming, zoo wel als de geheele opvatting van de ziekte, een voortvloeijsel is, van de verkeerde voorstelling, die men zich van de oorzaken er van maakt. De gangbare beschouwing komt in den regel hier op neer: de zwam woekert in de houtvaten en verstopt deze; dus moet de plant verwelken en door water gebrek ten gronde gaan. Er is mij slechts één geval in de literatuur bekend, waarbij een andere factor wordt ingevoerd, n.l. bij ORTON (1902). die bij de fusariose van de koeienboon (*Vigna Sinensis*) ook vermeldt, dat de kleine zijwortels afsterven, zoodat niet alleen het transport maar ook de opname van water zou verminderen. Toch is ook ORTON weinig helder in zijn beschrijving der ziekteoorzaken. Zoo zegt hij:

„The appearance of the plants affected by this disease indicates that it is suffering from a lack of water” en op dezelfde bladzijde: „The term „wilt” is somewhat misleading, as the leaves usually drop off before there is any conspicuous wilting.”

Ik ben echter van meening, dat deze beschouwing, volgens welke dus de plant eenvoudig tengevolge van verstopping der houtvaten door watergebrek ten gronde zou gaan, veel te grof, te mechanisch is en dan ook over 't geheel slecht beantwoordt aan de feiten.

Onderzoekt men zelfs zeer zieke planten, dan wordt men telkens weer getroffen, door de betrekkelijk geringe hoeveelheden mycelium, die men in de vaten aantreft. Ook KLEBAHN (1913) heeft dit opgemerkt: „Zwar ist die Menge der Hyphen in den Gefäßen nicht überall so gross, dasz eine wesentliche Störung der Wasserleitung

ohne weiteres einleuchtet; nur gelegentlich trifft man Ansammlungen, die einer Verstopfung nahe kommen." Nu kan men hier tegen aanvoeren, dat de vaten feitelijk ook slechts op enkele plaatsen goed verstopt behoeven te zijn om den opwaartschen sapstroom zóó zeer te belemmeren, dat de plant gaat verwelken, en dat juist deze plaatsen aan de waarneming zouden ontsnapt kunnen zijn. Alleen door een uiterst nauwkeurig onderzoek van het vaatstelsel der geheele plant van onder tot boven, zou men deze tegenwerping geheel kunnen weerleggen.

Er zijn echter ook andere feiten, die er op wijzen, dat de beschouwingswijze niet juist is.

De belemmering van den watertoevoer kunnen we ons op verschillende andere wijzen voorstellen tot stand te komen. In de eerste plaats kan de wateropname vermindern, b.v. tengevolge van een beschadiging der fijnere wortels door de zwam. Zooals boven vermeld beschrijft ORTON (1902) dit bij de fusariose van *Vigna Sinensis*. Het is niet geheel uitgesloten, dat iets d.g. ook bij de verticilliose van aardappel en komkommer een rol speelt. Waarschijnlijk is het echter niet, o.a. reeds hierom, omdat men bij infecties aan de stengelbasis in hoofdzaak dezelfde verschijnselen waarneemt, waarbij toch de wortel volkomen intact blijft. Het is echter een van de dingen, die (b.v. door middel van kunstmatige bodeminfectie) nader onderzocht dienen te worden, waarbij tevens in bijzonderheden nagegaan kan worden hoe de zwam de plant binnendringt. Zien we hier echter van af, dan is het toch zeer goed mogelijk, dat myceliumwoekering in de houtvaten den sapstroom belemmert, al is 't dan niet door verstopping. Al zouden we moeten aannemen, dat de waterbeweging een zuiver mechanisch proces is, dan nog is het denkbaar, dat betrekkelijk geringe hoeveelheden mycelium, die langs de wanden der vaten groeien en ze hier en daar doorboren, de eigenaardige physische eigenschappen van dit systeem geheel wijzigen, zoodat het niet goed meer kan functionneeren. Nog in sterker mate geldt dit, wanneer we — waar toch veel op wijst — moeten aannemen, dat de medewerking der levende houtelementen noodzakelijk is om den sapstroom te onderhouden. Ik wees er reeds op (zie bldz. 11), dat het m. i. niet aangaat, de zwam in dit

stadium als een in de vaten levende saprophyt te beschouwen; alles wijst er op, dat zij stoffen afscheidt, die op den vaatbundel inwerken en het is derhalve ook zeer goed mogelijk, dat ook de levende elementen verzwakt worden. Worden deze secreten met den sapstroom omhoog gevoerd en komen ze in de bladeren, dan kunnen ze hier op het bladparenchym inwerken en daardoor de zuigkracht der bladeren doen afnemen, wat eveneens een oorzaak kan zijn van minder krachtige sapstroming.

De beteekenis van de verschillende genoemde factoren kan eerst door een nauwkeurig onderzoek van den bouw en de levensverrichtingen, zoowel van de gezonde als van de zieke planten, worden vastgesteld. Voor zoover ik echter thans de feiten overzie, lijkt het mij het waarschijnlijkst, dat blijken zal, dat al de genoemde factoren slechts van ondergeschikte beteekenis zijn bij het ziekteproces.

In de eerste plaats zijn er verschillende waarnemingen, die er op wijzen, dat de sapstroom bij de komkommers voor een groot deel berust op den worteldruk. Ik heb b.v. waargenomen, dat bij een komkommerplant, in een warme kas midden in den zomer bij den stengelbasis afgesneden, er door den stomp in korten tijd rijkelijk vloeistof uit de vaten geperst werd, in tegenstelling met de meeste houtgewassen, waarbij — wanneer de plant eenmaal vol in blad staat — de worteldruk slechts van geringe beteekenis (of zelfs negatief) is.

Ook heeft men wel waargenomen, dat komkommerplanten na hevige regenbuien verwelkingsverschijnselen vertoonden, wat zeer waarschijnlijk te wijten is aan de sterke afkoeling van het zich oppervlakkig uitbreidende wortelstelsel. Ook dit dient nader onderzocht te worden.

Maar ook een nauwkeurige waarneming van de zieke planten brengt ons tot een andere beschouwing:

Het is natuurlijk niet gemakkelijk zich een juiste voorstelling te vormen van de verspreiding en de aanwezige hoeveelheid van mycelium is een zieke plant zonder deze op te offeren. Ik ging hiertoe vaak zoo te werk, dat ik hier en daar van de plant een blad met bladsteel afnam, den laatste na zorgvuldige reiniging in een buis met agar bracht en de bladschijf droogde; (dit laatste om, met behulp van korte notities, later nauwkeurig te weten in welken

toestand het blad zich bevond). Op deze wijze bleek mij steeds, dat de zwam reeds in het blad was doorgedrongen, wanneer dit ook maar iets verdachts vertoonde — nog lang geen verwelking of afsterven — doch b.v. slechts een nauwelijks zichtbaar verbleeken van de groene kleur. Het is duidelijk, dat deze waarnemingen geheel in strijd zijn met de verstoppingstheorie: steeds blijkt zelfs de bladsteel reeds doorgroeid te zijn met mycelium en nog vertoont het blad geen verslapping, geen zichtbaar verlies van turgescentie, ofschoon toch reeds het geheele vaatstelsel — van de stengelbasis tot de bladschijf doorwoerd is; eerst als de zwam in het blad zelf binnendringt, beginnen de ziektesymptomen zich te vertoonen: eerst verkleuren, verbleeken van het groen, daarna vergelen, dan verslapping. Het staat m.i. dan ook volkomen vast, dat de bladeren alleen „verwelken”, omdat ze afsterven, en niet omgekeerd.

Mijn waarnemingen zijn hier ook volkomen in overeenstemming met die van KLEBAHN bij de dahliaplant: „an solchen Stellen der Blätter, die noch nicht welk und geschrumpft waren ¹⁾, ergab sich an Mikrotomschnitten, dasz nur in den Gefäszten der Blattadern Mycel vorhanden war”, — dus ofschoon het mycelium reeds tot in de houtvaten der nerven was doorgedrongen, nog geen verwelking — „das Mesophyll zeigte sich unverändert und gab gute klare Bilder. An den welken Stellen ist dagegen das ganze Blattgewebe von Hyphen durchzogen.”

Het wekt wel eenige bevreemding, dat KLEBAHN, ondanks zijn zeer juiste waarnemingen, aan de onjuiste beschouwing in hoofdzaak vasthoudt.

Volgens mijn opvatting hebben we bij de verticilliose in zekeren zin te doen met een bladziekte, een aantasting van het bladparenchym, die zich dus laat vergelijken b.v. met de *Phytophthora*-ziekte der aardappelplant. Bij deze laatste worden de bladeren van buiten af (door opperhuid of huidmondjes) door de zwam aangetast. Bij de verticilliose is de zaak gecompliceerder: hier dringt de parasiet van binnen door, door wortels en stengels, het blad binnen. De vatbaarheid moet dus ook door andere factoren bepaald

1) Spatieering van mij.

worden en de ziekte draagt meer het karakter van een regelmatig voortschrijdend proces.

Moge deze opvatting op het eerste gezicht wat gewrongen lijken, zij beantwoordt toch in vele opzichten beter aan de feiten. Het bloote feit reeds, dat zelfs goede practici herhaaldelijk de verticilliose der aardappelplant met de gewone (*Phytophthora*-) aardappelziekte verward hebben, wijst hier op. Deze verwarring is het gevolg van een zekere overeenkomst der uitwendige verschijnselen, die toch iets meer is dan een geheel oppervlakkige gelijkenis. Deze overeenkomst wordt vooral veroorzaakt door het gedeeltelijk, pleksgewijs afsterven der bladeren. Zeer duidelijk is dit b.v. te zien op fig. 10 (Pl. IV). Hier ziet men, dat het tweede blad, over de rand van de pot liggend, gedeeltelijk nog geheel gezond en turgescient is, terwijl het naar voren gewende deel reeds geheel verschrompeld is. Ook op fig. 12 (Pl. V) is dit aan het blad *b* zichtbaar. Bij de aardappelverticilliose neemt men het eveneens vaak waar, en dat het bij de fusariosen ook optreedt, vind ik vermeld in de reeds meer genoemde verhandeling van HARTER en FIELD (1914): „Dieses teilweise Absterben von Blattgebieten, das bei der gesunden Pflanze fehlt, ist den meisten Welkekrankheiten eigen". Dit alles leidt ons tot de noodzakelijkheid onze geheele opvatting van de verwelkingsziekten te herzien; en zal echter nog veel experimenteel werk noodig zijn, voor wij ons een eenigszins volledig beeld kunnen vormen van het ziekteproces.

VII.

BESTRIJDING.

Of de verticilliose der Cucurbitaceën in ons land zeer verspreid is, is thans nog niet met zekerheid te zeggen. Een stelselmatig onderzoek is er nog niet naar ingesteld; uit de inzendingen, die wij op het Instituut ontvangen, blijkt, dat ze hier en daar optreedt (Oudewater, Elst, Groningen) en voorts, dat ook de meloen er door aange-tast wordt. Ik acht het waarschijnlijk, dat ze ook bij augurken zal aangetroffen worden en dat zal blijken, dat ze meer verspreid is, dan men vermoedt. Verwisseling met

andere ziekten is niet licht mogelijk, alleen zou men ze kunnen verwarren met de door *Fusarium* veroorzaakte verwelkingsziekte. Het is daarom wel wenschelijk dat, waar planten onder de beschreven verschijnselen ziek worden, materiaal naar het Instituut voor Phytopathologie opgezonden wordt, opdat we mettertijd kunnen vaststellen of de ziekte zeer veelvuldig optreedt. Wat de te nemen maatregelen betreft, in dit opzicht maakt het weinig onderscheid of men met verticilliose of met fusariose te doen heeft.

Waar zieke planten tusschen de gezonden optreden, zullen de kweekers goed doen ze te verwijderen en liefst spoedig, want wacht men tot de planten gaan afsterven, dan is er veel kans, dat de zwam naar buiten treedt en tot sporenvorming overgaat. Hierdoor kan in korten tijd de besmetting van den bodem sterk toenemen, nog daar gelaten, dat ook directe besmetting van andere planten niet geheel is buiten gesloten (zooals blijkt uit de infectieproeven door middel van sporen). Het spreekt van zelf, dat men de zieke planten niet op de composthoop moet werpen, maar liefst verbranden.

Moeilijker wordt de zaak, indien de ziekte een grooten omvang aanneemt en een geheele cultuur met vernietiging zou bedreigen.

Uit den aard der zaak zijn ziekten, waarbij door een besmetten bodem wortelinfectie plaats vindt, zeer moeilijk direct te bestrijden. Toepassing van fungicide stoffen, ten einde organismen in den bodem te dooden heeft tot nog toe weinig hoopvolle resultaten opgeleverd; sterilisatie van den grond door verhitting — hier en daar in den tuinbouw met succes toegepast — zal naar 't mij voorkomt bij de komkommercultuur op zeer groote bezwaren stuiten. Hierbij werkt men immers in den regel met groote hoeveelheden broeimest; in de kassen worden de planten op verhoogingen uitgeplant, uit een mengsel van kleizodengrond en paardenmest bestaande, waarbij men later, als er aan de stengelvoet wortels zichtbaar worden successievelijk nog meermalen met hetzelfde mengsel den grond aan den stengelvoet ophoopt. Dat bij een d.g. cultuur het steriliseeren van den bodem waarin de planten wortelen vrijwel uitgesloten is, spreekt wel van zelf.

De eenige rationeele bestrijding, die er m.i. in dit geval

overblijft, is dat men tracht een variëteit te kweken, die een hooge mate van resistentie tegen de verticilliose bezit. Men heeft, juist op het gebied der „wiltdiseases” in Amerika resultaten verkregen, die wel aanmoedigen op dezen weg voort te gaan. Deze resultaten zijn vooral dáárom belangrijk, omdat eenige van die variëteiten reeds gedurende tal van jaren hun weerstandsvermogen onverminderd hebben bewaard. In de Zuidelijke Vereenigde Staten wordt de katoencultuur zeer geschaad en hier en daar practisch onmogelijk gemaakt door „verwelkings ziekte” (Fusariose). Zoowel de „Upland Cotton” (*Gossypium hirsutum*) als de „Sea Island Cotton” (*Gossypium barbadense*) hebben er sterk van te lijden. Hier is ORTON er in geslaagd variëteiten te kweken, die naast andere gewenschte eigenschappen, ook een bijna volkomen resistentie tegen de fusariose bezaten: Na vijf jaar werken verkreeg hij een variëteit van de Upland Cotton, die hij in 1905 aan de praktijk kon overgeven en waarvan ORTON in 1913, toen hij deze resultaten op de Conférence de Génétique te Parijs meedeelde, kon verklaren, dat ze thans in Z.-Carolina, Georgia en Alabama op groote schaal gekweekt werd en dat haar resistentie eer toe- dan afgenomen was. De methode, volgens welke ORTON hierbij te werk ging is in beginsel eenvoudig genoeg: Men zoekt op sterk besmette velden, waar het meerendeel der planten afsterft, diegene uit die gezond blijven, verzamelt er zaad van en kweekt dit voort, eveneens op dóór en dóór besmetten bodem. Dan blijkt, dat slechts een gering percentage gezond blijft: het grootste deel der moederplanten, was waarschijnlijk toevallig aan de infectie ontsnapt. Met de weinige, die werkelijk resistentie vertoonen werkt men door tot men er in slaagt een aantal goed gefixeerde variëteiten met bijna volkomen resistentie tegen fusariose te kweken en gaat vervolgens met dit materiaal op de andere gewenschte eigenschappen werken. In andere gevallen, b.v. bij de z.g. koeienboon („Cowpea”, *Vigna Sinensis*) was het niet mogelijk exceptioneel resistente exemplaren te vinden; hier vond men echter tenslotte een bepaalde variëteit (die in een beperkt gebied in Centraal Zuid-Carolina gekweekt werd), welke vrijwel immuun was voor fusariose.

Ook bij ons te lande zullen we meer en meer in deze

richting moeten gaan werken, in al die talrijke gevallen, waar een directe bestrijding der ziekte niet mogelijk is of om hooge kosten of andere redenen is uitgesloten. Het is een gebied, waarop door samenwerking van den phytopatholoog, met den wetenschappelijk gevormden kweeker (die in staat moet zijn de eigenschappen der planten te beoordeelen in verband met de eischen der practijk), ongetwijfeld goede resultaten te verkrijgen zijn; tevens een gebied, waarop voor beiden hoogst interessante wetenschappelijke vraagstukken te vinden zijn.

De medewerking van den phytopatholoog zal vooral daar gewenscht zijn, waar men met reïnculturen wil werken en kunstmatig infecties wil teweeg brengen, hetzij van den bodem, hetzij direct van de planten.

ORTON noemt als een van de groote moeilijkheden, die zich bij dit werk voordoen: het vinden van dóór en dóór besmette stukken land, waar zoo veel mogelijk alle vatbare planten ziek worden; immers dit is noodzakelijk voor een goede vergelijking en om zooveel mogelijk overbodige arbeid, door voortwerken met toevallig aan de infectie ontsnapte planten, te vermijden. Volgens de in het voorafgaande beschreven bodembesmettingsproeven kan men echter hierbij ook een anderen weg inslaan: wanneer men zich op de boven beschreven wijze (zie bldz. 14 en 15) het entmateriaal verschaft kan men zich gemakkelijk, desnoods eenige duizende potten met gelijkmatig besmetten grond verschaffen; door hierin verschillende variëteiten van komkommers te kweken kan men de meer of mindere vatbaarheid van verschillende variëteiten vergelijken en ook trachten exceptioneel resistente exemplaren te vinden.

Het komt mij voor, dat dit de eenige weg is, waarop, ook voor de practijk, belangrijke resultaten te verkrijgen zijn. Niet alleen voor de komkommers, doch ook voor de aardappelen, waarbij evenzeer een directe bestrijding der tracheomycosen vrijwel is uitgesloten.

Wageningen, Januari 1918.

RECHERCHES SUR LES TRACHEOMYCOSES:

VERTICILLIOSE DU CONCOMBRE

PAR H. A. A. VAN DER LEK,

Mycologue de l'Institut de Phytopathologie à Wageningen (Hollande).

(TEXTE ABRÉGÉ).

Introduction (I) et remarques générales (II et III).

Des recherches sur une maladie des végétaux ligneux m'ont amené à l'étude du genre *Verticillium*. En 1916 l'Institut reçut des concombres et des melons attaqués par la verticilliose, ce qui me porta à étendre mes recherches aux végétaux herbacés. Je me propose de donner dans ce mémoire-ci les résultats obtenus dans ce domaine, comme première partie de recherches plus étendues. Un petit aperçu de la littérature sur le sujet et quelques remarques générales sur le parasite précèdent le rapport des expériences et des observations; une considération provisoire de la maladie étudiée et un chapitre sur le traitement en forment la fin.

Dans la liste des ouvrages cités figurent quelques mémoires se rapportant au genre *Acrostalagmus*: je me range du côté de KLEBAHN (1913), quand celui-ci prétend qu'il n'existe pas de différence générique entre les formes décrites sous les noms de *Verticillium* et *Acrostalagmus*. Dans les mémoires signalés, on a affaire sans doute à des trachéomycoses nettement caractérisées.

On a longtemps à tort combiné l'étude des trachéomycoses (fusarioses et verticillioses) et de la leptonécrose (maladie de l'enroulement des feuilles). L'étude fondamentale du verticilliose de la pomme de terre par REINKE et BERTHOLD (1879) a paru sous le titre „Die Kräuselkrankheit der Kartoffel”. Divers auteurs prirent la vraie leptonécrose pour „une phase amycélienne” des trachéomycoses („Pilzloses Folgestadium”). On sait maintenant que ces maladies n'ont aucun rapport entre elles (QUANJER c.s., ORTON). Ce n'est qu'après 1900 que l'étude des verticillioses fut poursuivie. Aux États Unis on observe cette maladie chez la pomme de terre (importée de l'Europe?), le *Solanum melongena* et *Hibiscus esculentus*, en Europe chez la pomme de terre et le Dahlia. En général les symptômes de la maladie tant extérieurs qu'intérieurs, n'ont guère attiré l'attention; on rencontre seulement des données d'une certaine valeur à ce sujet chez KLEBAHN (1913) et PETHYBRIDGE (1916).

Nous insisterons quelque peu sur le caractère pathogène du cham-

pignon et sur les expériences d'inoculation faites par les auteurs pour le démontrer: Les expériences de REINKE et BERTHOLD, quoique ayant pour la plupart donné des résultats positifs, n'ont pas une valeur indiscutable, n'ayant pas été faites à l'aide de cultures pures; toutefois elles fournissent des indications précieuses. Des spores provenant de plantes malades furent inoculées dans des blessures faites dans les tiges; les expérimentateurs remarquèrent déjà que l'infection ne se déclarait que lorsque l'incision pénétrait jusqu'aux vaisseaux. REINKE et BERTHOLD sont les seuls qui aient fait mention dans la littérature d'une inoculation de spores dans des tiges, effectué avec succès. Ils inoculèrent également le sol et remarquèrent que les plantes furent attaquées de cette manière aussi par la maladie.

SPIECKERMANN (1910) a infecté des tiges de pomme de terre avec du mycélium; il a obtenu des résultats positifs et a observé qu'il existe une grande différence quant à la sensibilité des différentes variétés. WOLLENWEBER et SCHLUMBERGER (1911) qui essayèrent d'infecter des tubercules, des tiges et des racines en pratiquant l'injection de spores n'obtinrent pas de résultats positifs. WOLLENWEBER (1913) a réussi à infecter des plantes avec du mycélium. PETHYBRIDGE (1916), qui fit aussi une étude minutieuse de la localisation du champignon dans les tubercules pendant l'hivernage obtint des résultats analogues. KLEBAHN (1913) en étudiant une maladie du Dahlia, isola un champignon qu'il nomma *Verticillium Dahliae* lequel offre quelques dissimilitudes peu importantes avec le *Verticillium alboatrum*. Il inocula le mycélium à quelques plantes et en démontra le caractère pathogène.

Il émit quelques considérations dignes de remarque sur l'anatomie et la physiologie pathologique.

La verticilliose des cucurbitacées n'était pas encore connue quand j'entamai mes recherches. Le mémoire de LINDFORS (1917) parut pendant la rédaction de mon mémoire; il signale la présence de cette maladie en Suède. On la rencontre probablement aussi en France:

ARNAUD (1915) observa une maladie du melon, causée par un champignon, désigné comme *Staurophora radicola*, qui forme de petits sclérotés dans les tissus de cette plante. Les figures (p. 283) font soupçonner qu'il eut affaire à la verticilliose et l'auteur lui-même met la maladie en rapport avec l'*Acrostalagmus Vilmorinii* QUÉGUEN (= *Verticillium Vilmorinii*).

Le *Verticillium alboatrum* est très vraisemblablement un champignon du sol. DALE (1912) prétend l'avoir isolé, fait mis en doute par PETHYBRIDGE et à juste titre. La pomme de terre ainsi que le Dahlia offrent l'occasion au champignon d'abandonner sa vie de saprophyte dans le sol, en lui permettant d'hiverner dans les tubercules. Il se forme cependant dans les parties aériennes de la plante un mycélium de repos qui rentre dans le sol et l'infecte. De là provient une nouvelle infection des plantes par les racines. Le champignon se limite dans son premier stade aux vaisseaux ligneux, ne pénétrant pas jusqu'aux éléments vitaux. On ne sait pas exactement comment il se nourrit dans ce stade. KLEBAHN dit qu'il vit d'abord en véritable saprophyte à l'intérieur de la plante. Cependant cette

assertion me paraît sujet à caution; en effet, différents faits tendent à prouver que le champignon commence déjà à attaquer la plante dans ce stade (coloration jaune-brun des parois des vaisseaux et perforation de ceux-ci, formation anormale et intense de thylles chez les concombres). Le champignon secrète vraisemblablement des matières (toxines) qui exercent une action corrosive sur les parois des vaisseaux, et qui, entraînées sans doute par le courant de sève, ne tardent pas à produire un commencement d'intoxication de toute la plante.

Observations et expériences (IV et V).

1916.

En 1916 l'Institut reçut des concombres et des melons malades; on constata dans ces plantes le mycélium de *Verticillium alboatrum* et isola ce champignon. On fit des essais d'infection sur des concombres et aussi quelques essais sur des pommes de terre, afin de déterminer si le champignon se spécialisait en espèces biologiques.

Essais faits avec des concombres:

A. Un sol stérilisé fut infecté en y mélangeant des parties de plantes de concombres malades dont nous venons de parler; deux grands pots furent remplis de ce sol. On y éleva cinq plantes qui toutes au bout de quelques mois présentèrent les phénomènes caractéristiques de la verticilliose; le champignon fut isolé de nouveau de ces plantes.

On fit toutes les autres infections artificielles au moyen de cultures pures. En partie cette matière fut cultivée pendant plus d'une année en culture pure. Les générations successives de ces cultures deviennent de plus en plus blanchâtres (phénomène décrit par PETHYBRIDGE [1916]), causé par l'arrêt de la formation d'hyphes noires dans le substratum.) Le pouvoir pathogène de ces cultures n'était absolument pas diminué.

B. On inocula 14 plantes de concombre au pied de la tige, avec des cultures pures placées dans des incisions profondes faites jusqu'aux vaisseaux; 7 de ces plantes furent inoculées avec le *Verticillium alboatrum* isolé sur des plantes de concombres, 7 avec le champignon de la pomme de terre. Toutes ces plantes présentèrent peu à peu les symptômes caractéristiques de la maladie. Aucune différence ne put être observée entre les deux séries de plantes; le champignon fut isolé de nouveau des plantes malades dans beaucoup de cas.

C. 6 plantes furent cultivées en pot dans un sol infecté par des cultures pures de même origine. Ces plantes devinrent peu à peu malades au bout de 2 à 3 mois; en général les symptômes ne paraissaient pas si vite et semblaient être moins graves que chez les plantes de la catégorie précédente. Pourtant la verticilliose était facile à reconnaître dans ces cas aussi.

Essais avec des pommes de terres (Pl. I):

A. On cultiva 30 plantes provenant de 10 tubercules de façon à obtenir 10 groupes de trois plantes parfaitement comparables. Ces plantes, on les inocula au pied de la tige au moyen de cultures pures:

terme est mal choisi. Les phénomènes de flétrissure peuvent se manifester dans les cas pathologiques les plus divers; ils ne sont souvent que la conséquence d'une rupture d'équilibre passagère entre l'absorption et la transpiration. Ils sont donc peu propres à caractériser une maladie. Sans compter qu'il n'apparaît pas très souvent des phénomènes de flétrissure proprement dits dans cette maladie.

Mon étude personnelle de la maladie ainsi que la littérature sur ce sujet (voir p. e. PETHYBRIDGE [1916, p. 66]) me montrèrent plus clairement ce fait. On peut ramener la considération usuelle aux faits suivants: le champignon végète dans les vaisseaux du bois et les obstrue; il s'ensuit que la plante va souffrir du manque d'eau et présentera par conséquent des phénomènes de flétrissure. Je suis cependant d'avis que ces considérations sont trop superficielles, trop mécaniques, et qu'elles répondent mal aux faits.

Si l'on examine des plantes même très malades, il est frappant de remarquer que l'on ne peut constater que de petites quantités de mycélium, quantités trop faibles pour occasionner véritablement une obstruction dans les vaisseaux. KLEBAHN l'a également observé chez la verticilliose du Dahlia (voir la citation page 29 du texte hollandais).

Nous pouvons nous représenter de différentes façons l'entrave apportée à l'ascension de l'eau. Il n'est pas impossible en premier lieu que l'absorption diminue par suite de dégâts occasionnés aux radicelles. OKRON (1913 p. 10) les signale dans la fusariose de la *Vigna Sinensis* et le fait mérite d'être examiné dans l'étude de la verticilliose.

Cette supposition n'est cependant pas vraisemblable pour le cas que nous étudions, parceque les mêmes phénomènes se manifestent lors de l'infection à la base de la tige (qui laisse intact tout le système racinaire). De plus il est fort possible que la présence de quantités relativement minimes de mycélium dans les vaisseaux peut entraver l'ascension de la sève même si nous la considérons comme un processus purement mécanique et ceci nous paraîtra d'autant plus probable si nous admettons, ainsi que l'indiquent beaucoup de faits, que les éléments vivants du bois doivent concourir au maintien du courant de sève. Il est inadmissible de considérer le champignon dans ce premier stade, comme un endosaprophyte; comme le fait KLEBAHN (1913 p. 62); tout indique qu'il secrète des matières nocives pouvant donc très bien affaiblir les éléments vivants. Ces sécrétions entraînées par la sève ascendante peuvent en outre attaquer le parenchyme des feuilles et diminuer de la sorte leur pouvoir d'aspiration. Pour ramener ces différents facteurs à leur juste valeur il sera nécessaire d'étudier la physiologie de la plante saine et de la comparer avec celle de la plante malade. Cependant, il me semble que plusieurs faits indiquent une autre solution.

La pression des racines joue vraisemblablement le plus grand rôle dans la transpiration des concombres, si bien que l'infection de la tige ne constitue pas une raison physiologique de la diminution de la transpiration. Un examen minutieux des plantes malades nous donne également une idée différente du processus de la maladie. Je

procédais de la façon suivante, afin de réaliser exactement la dispersion et la quantité de mycélium présent dans une plante malade: On prit par ci par là une feuille dont le pétiole (après stérilisation externe) fut déposé dans un tube rempli à demi d'agar; le limbe fut séché afin qu'on pût connaître exactement l'état dans lequel se trouvait la feuille. On pouvait toujours constater de cette manière que le champignon avait déjà pénétré dans la feuille quand l'aspect de celle-ci était à peine suspect. Loin de toute flétrissure ou dépérissement, l'aspect de la feuille présentait seulement une décoloration à peine visible. La feuille ne montre donc aucune perte de turgescence alors que le pétiole est envahi par le mycélium, bien que tout le système vasculaire depuis la base de la tige jusqu'au limbe soit en proie au parasite. Les symptômes de la maladie n'apparaissent que lorsque le champignon pénètre dans les tissus parenchymateux; les feuilles se flétrissent donc par suite de la mortification et non inversement.

Ces constatations sont en concordance avec celles de KLEBAHN (voir page 32 du texte hollandais) qui s'en tint cependant à la théorie de la flétrissure.

La verticilliose serait alors une sorte de maladie des feuilles, comparable jusqu'à un certain degré à la maladie du *Phytophthora* chez la pomme de terre.

Le parasite pénètre cependant, en cas de verticilliose, dans les feuilles par les racines et la tige. Le cas s'est répété en Hollande: des cultivateurs intelligents, aspergeaient à la bouillie bordelaise des plantes de pomme de terre souffrant de la verticilliose, croyant avoir affaire au *Phytophthora*.

Cette confusion est due en partie à une certaine concordance entre les phénomènes extérieurs qui n'est guère qu'une ressemblance entièrement superficielle; elle est surtout provoquée par le dépérissement partiel des feuilles (Voir p.e. Pl. V fig. 12).

On le constate également dans la verticilliose de la pomme de terre et je trouve dans un traité de HARTER et FIELD (1914) qu'il en a été observé de même pour la fusariose: „Ce dépérissement partiel des feuilles est caractéristique pour la plupart des maladies de la flétrissure.” Tout ceci nous oblige, à mon avis, de réformer nos conceptions de ces maladies sur la base de recherches expérimentales étendues.

VII.

Traitement de la maladie.

On peut difficilement songer à employer des moyens directs de lutte contre la maladie, dont le parasite attaque les racines des plantes. Comme règle générale, on trouve les plantes malades disséminées parmi les plantes saines; il est recommandable de les écarter et de les détruire aussi rapidement que possible, car les spores se forment sur les parties dépérissantes. La lutte devient plus difficile si la

maladie vient à s'emparer d'une culture entière en la contraignant au dépérissement. La stérilisation du sol par l'emploi d'antiseptiques ou par la chaleur doit sûrement se heurter à de grands inconvénients dans la culture des concombres, surtout dans les grandes cultures en serre où l'on fait usage de terreau de gazon et d'une grande quantité de fumier de couche. A mon avis le moyen tout indiqué de combattre la maladie consiste dans la création de variétés résistantes. C'est en Amérique spécialement qu'on a obtenu des résultats très encourageants, justement au sujet des „wilt diseases", surtout intéressants parce que certaines des variétés sélectionnées ont pu conserver leur force de résistance pendant de nombreuses années. ORTON (1913) cite comme une des plus grandes difficultés qui se présentent dans ce travail: la découverte de terrains uniformément et fortement infectés, où toutes les plantes susceptibles d'infection sont atteintes autant que possible ceci est nécessaire pour établir une juste comparaison et pour éviter un travail superflu en poursuivant la sélection des plantes qui auraient pu échapper par hasard à la contamination. On peut adopter ici une autre voie suivant les essais d'infection du sol. (Voir mes descriptions antérieures de ces essais.) On peut facilement acquérir la matière nécessaire pour se procurer un grand nombre de couches ou de pots remplis d'un sol régulièrement contaminé. Ainsi l'on pourra établir une comparaison plus parfaite entre différentes variétés que l'on ne saurait faire sur un sol infecté naturellement. D'autre part la découverte d'exemplaires exceptionnellement résistants n'est pas du tout exclue si l'on effectue les essais sur une échelle assez étendue. Il me semble que c'est là l'unique voie qui pourra livrer des résultats importants pour la pratique dans le domaine de ces maladies, surtout si le phytopathologue cherche la collaboration de la génétique, qui doit surtout être au courant des exigences de la pratique, pour les méthodes de culture et des variétés cultivées.

Wageningen, janvier 1918.

LITERATUUR.

1879. REINKE und BERTHOLD, Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze; Berlin, 1879.
1902. ORTON, W. A., Some diseases of the Cowpea; U. S. Department of Agriculture, Bureau of plant industry Bulletin no. 17.
1903. APPEL, O., „Kartoffelkrankheiten und Einmieten der Kartoffeln“ Königsberger Land- und Forstwirtschaftliche Zeitung für das nord-östliche Deutschland, 1903.
1904. VAN HOOK, J. M., Some Diseases of Ginseng (*Panax quinquefolium*); Cornell University Agricultural Exp. Station Bulletin no. 219.
1906. GUÉGUEN, M. F., *Acrostalagmus Vilmorinii* n. sp., Mucédinée produisant une maladie à sclérotés du collet des Reines- Marguerites; Bull. Soc. myc. de France, t. XXII (1906).
1907. ADERHOLD, R., Ueber eine Trombose der Johannis- und Stachelbeere; Mitteilungen aus der K. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Heft 4.
1910. RANKIN, W. H., Root rots of ginseng; Spec. crops. n. ser. Bd. 9. 1910. SPIECKERMANN, A., Beiträge zur Kenntniss der Bakterienring- und Blattrollkrankheiten der Kartoffelpflanze; Jahresbericht des Ver. für angewandte Botanik, 8 Jhr.
1911. WOLLENWEBER und SCHLUMBERGER, Infektionsversuche mit Kartoffelbewohnenden Pilzen; Mitteilungen der Kaiserlichen Biologischen Anstalt. Heft 11.
1912. DALE, E., On the cause of blindness in potato tubers; Annals of Botany Bd. 26.
DALE, E., On the Fungi of the soil. I. Sandy Soil; Annales Mycologici, X.
1913. KLEBAHN, H., Eine *Verticillium*-krankheit auf Dahlien; Mycologisches Centralblatt, Bd. III, Heft 2.
ORTON, W. A., The development of disease resistant varieties of plants; IVe Conférence internationale de Génétique, Paris 1911, Comptes rendus et rapports p. 247.
WOLLENWEBER, Pilzparasitäre Welkekrankheiten der Kulturpflanzen; Berichte der deutschen bot. ges. Bd. 31.
1914. ORTON, W. A., Potato wilt, leaf-roll and related diseases; Bull. of the U. S. Dep. of Agriculture, Bureau of Plant Industry, No. 64.
1914. ORTON, W. A., The fungus genus *Verticillium* in its relation to plant diseases, Report of the fifth annual meeting of the American Phytopathological Society, Phytopathology IV.

1914. HARTER und FIELD., Die Welkekrankheit der Süßkartoffel (*Ipomoea batatas*); Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Bd. XXIV (1914).
 1915. ARNAUD, G., Maladies de l'asperge et du melon. Annales du Service des Epiphyties, Tome II.
 1916. PETHYBRIDGE, G. H., The Verticillium disease of the potato. The scientific proceedings of the Royal Dublin Society, Vol. XV, (N. S.) No. 7.
 1917. LINDFORS, T., Om Vissnesjuka hos Gurkor förorsakad av *Verticillium albo-atrum* Rk. & Berth.; Meddelande N:r. 159 från Centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet. Botaniska avdelningen, N: r. 13.
-



VERKLARING DER FIGUREN.

Algemeene opmerkingen.

De eigenaardige verkleuringen: verbleeken van het groen, vergelen en bij het verdrogen, bruin worden der bladeren of gedeelten er van, behooren tot de meest karakteristieke symptomen der verticilliose, vooral in de beginstadiën, voor er uitwendig nog turgorverlies is waar te nemen. Het is echter zeer moeilijk deze verkleuringen in een photographisch beeld vast te leggen. Ik gebruikte voor dit doel kleurgevoelige platen en een geel filter en verkreeg zoodoende in sommige gevallen eenigszins het gewenschte resultaat (zie b.v. Pl. III en Pl. V, blad b). Ik werd bij dit werk bijgestaan door den bediende J. BOEKHORST, die verscheidene photographieën geheel zelfstandig vervaardigd heeft.

Daar de Fransche tekst van de verhandeling zeer bekort is heb ik de verklaring der platen, in het Fransch wat uitvoeriger gegeven.

EXPLICATION DES FIGURES.

Remarques générales: La décoloration particulière des feuilles, qui montrent en général des parties jaunissantes et brunissantes est un des symptômes les plus caractéristiques de la verticilliose, surtout dans le début de la maladie, quand il n'est pas encore possible de constater extérieurement une perte de turgescence. Cependant il est extrêmement difficile de reproduire ces décolorations par la photographie. Je me suis servi à cet effet des plaques orthochromatiques et d'un filtre jaune. Aussi j'ai obtenu en quelques cas à peu près le résultat désiré (p. e. pl. III et pl. V).

Je fus assisté chez ce travail par l'aide de laboratoire J. BOEKHORST.

Comme le texte français du traité a été beaucoup abrégé, je suis entré un peu en détails pour l'explication des planches en français.

PLAAT I.

Fig. 1 en 2. Vier aardappelplanten, uit één knol gekweekt. Hiervan werd 9d niet geïnfecteerd; de drie overige werden boven den stengelvoet geïnfecteerd:

9a (fig. 1 rechts) met een reïncultuur van *Verticillium*, van kersenboom geïsoleerd;

9b (fig. 2 links) met een reïncultuur van *Verticillium*, van komkommer geïsoleerd.

9c (fig. 1 links) met een reïncultuur van *Verticillium*, van aardappel geïsoleerd.

Zie verder bladz. 16.

Fig. 3 geeft een overzicht over de geheele proef; van links naar rechts, de reeksen a, b, c en de contrôle planten.

PLANCHE I.

Fig. 1 et 2. Quatre plantes de pomme de terre provenant d'un même tubercule. La plante 9d n'a pas été inoculée; les autres ont été inoculées un peu au-dessus du pied de la tige, à l'aide de:

pour 9a (fig. 1 à droite), une culture pure de *Verticillium* provenant de cerisier,

9b (fig. 2 à gauche), une culture pure de *Verticillium* provenant de concombre,

9c (fig. 1 à gauche), une culture pure de *Verticillium* provenant de pomme de terre.

Les trois plantes sont devenues très malades; on peut observer que le processus suit en général une progression de bas en haut. On n'observe pas une véritable flétrissure mais un dépérissement successif des feuilles. Les tiges latérales qui se trouvent en dessous du point d'infection sont moins fortement malades bien que cependant déjà attaquées. Il y a peu de différence entre l'état des trois plantes infectées.

Fig. 3 donne une vue d'ensemble de l'essai; de gauche à droite: les séries a (voir ci-dessus), puis b, c et les plantes contrôle.



Fig. 1.



Fig. 2.

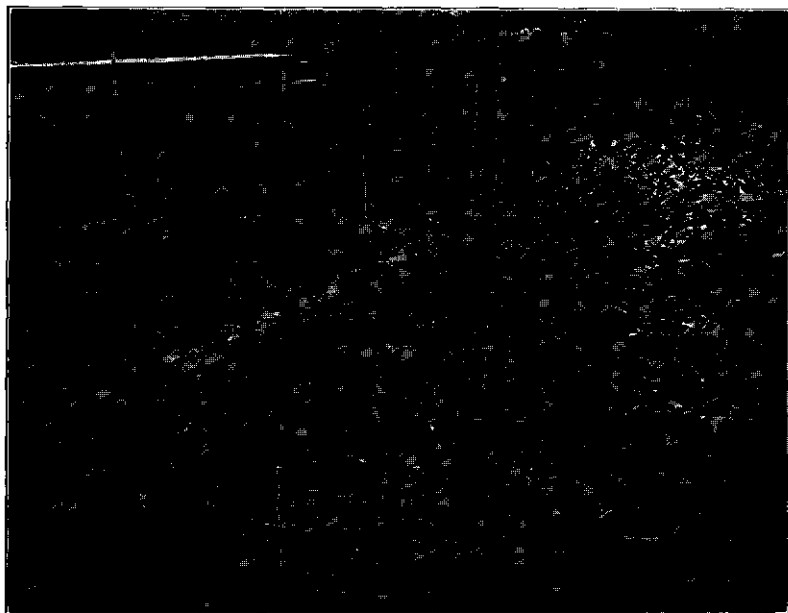


Fig. 3.

PLAAT II.

PLAAT II.

Fig. 4. Gedeelte van een door *Verticillium alboatrum* aangetaste komkommerplant: twee afgestorven bladeren, waarvan de bladstelen en ook de hoofdnerven zich zwart gekleurd hebben, daarop hebben zich conidiëndragers ontwikkeld. Bezieet men den bladsteel met de loupe dan krijgt men het beeld van:

Fig. 5. Een deel van een der bladstelen zichtbaar op fig. 4; ongeveer 6 $\times$ vergroot. De conidiëndragers doen zich voor als een uiterst fijne dauw; men ziet zeer kleine druppeltjes, waarvan de grootere ontstaan door samensmelting van de ronde slijmkopjes afgebeeld op:

Fig. 6. Conidiëndragers van *Verticillium alboatrum*, sterk vergroot ($\pm 550 \times$); de kransgewijs geplaatste zijtakjes vormen conidiën, waarvan er een aantal, door een slijmachtige substantie bijeengehouden, ronde knöpjes vormen aan de uiteinden der takjes.

PLANCHE II.

Fig. 4. Fragment de plante de concombre attaquée par le *Verticillium alboatrum*: deux feuilles mortes, dont le pétiole et les nervures principales se sont colorés en noir; dans un atmosphère humide des conidiophores se développent sur ces parties. Examine-t-on le pétiole à la loupe on découvre:

Fig. 5. Une partie du pétiole, grossi environ six fois. Les conidiophores se présentent sous l'aspect d'une rosée extrêmement fine; on observe de très petites gouttelettes, dont les plus grosses se forment par fusion des petites têtes rondes et visqueuses figurant sur la photographie suivante:

Fig. 6. Conidiophores du *Verticillium alboatrum*, vues sous une amplification plus grande ($550 \times$). Les petites branches latérales disposées en couronne, forment des conidies dont quantité cependant, unies par une substance visqueuse forment des petites têtes rondes au sommet de ces branches.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

PLAAT III.

PLAAT III.

Fig. 7. Komkommerplant, bij (X) geïnfecteerd met mycelium uit een reïncultuur van *Verticillium alboatrum*, geïsoleerd uit aardappelplant; gefotografeerd vier weken na de infectie. De hoofdstengel is reeds bijna geheel afgestorven, de zijstengel vlak onder de infectieplaats begint nu eerst ziek te worden; het meest naar voren gekeerde blad is reeds duidelijk verbleekt.

PLANCHE III.

Fig. 7. Plante de concombre, inoculée en X avec du mycélium provenant d'une culture pure de *Verticillium alboatrum*, isolé sur pomme de terre; photographiée quatre semaines après l'inoculation. La tige principale est déjà presque entièrement morte; la tige latérale immédiatement en-dessous de l'endroit d'inoculation commence seulement à devenir malade. On voit que la feuille dont la face est le plus tournée vers l'avant est déjà distinctement pâlie.

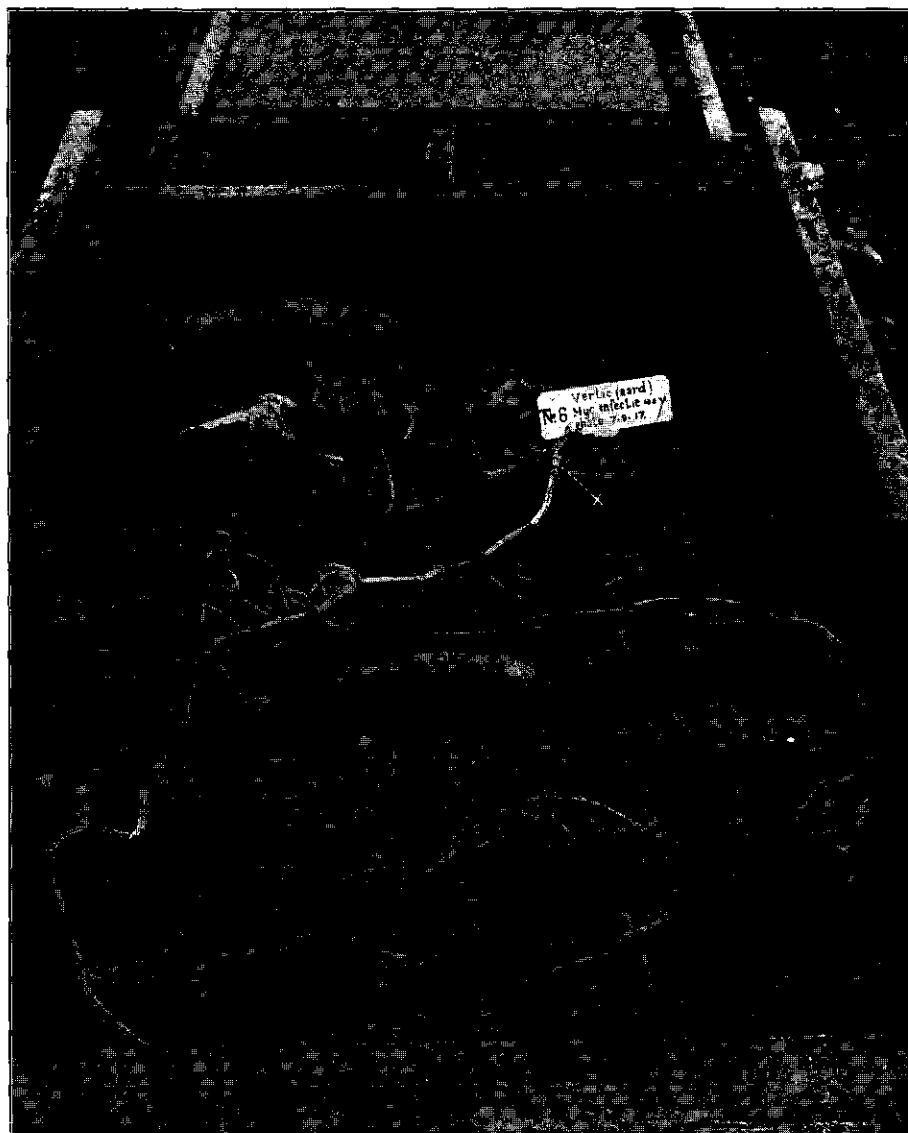


Fig. 7.

PLAAT IV.

PLAAT IV.

Drie komkommerplanten, geïnfecteerd met mycelium uit rein-culturen van *Verticillium alboatrum*, in verschillende stadiën der ziekte, benevens een niet geïnfecteerde plant.

Fig. 8, (no. 2). Zandcultuur; plant geïnfecteerd aan den stengelvoet: zij is zoo goed als afgestorven, ruim een maand na de infectie.

Fig. 9, (no. 5). Zandcultuur; plant geïnfecteerd bij X; van daar uit is de aantasting naar boven voortgegaan. Gefotografeerd ruim een maand na de infectie (zie verder bldz. 22).

Fig. 10, (no. 24). Cultuur in bladaarde; plant geïnfecteerd even boven den stengelvoet. Gefotografeerd drie weken na de infectie: het laagste blad vertoont duidelijk het partieel afsterven van de bladschijf, het tweede blad is reeds heviger aangetast.

Fig. 11, (no. 25). Zandcultuur, niet geïnfecteerde plant.

PLANCHE IV.

Trois plantes de concombre, inoculées avec du mycelium d'une culture pure de *Verticillium alboatrum*, à des stades d'infection différents; en outre une plante de contrôle.

Fig. 8, (no. 2). Plante cultivée sur sable pur enrichi de sels nutritifs, inoculée au pied de la tige, photographiée environ un mois après l'inoculation. La plante peut être considérée comme morte.

Fig. 9, (no. 5). Même culture; inoculée environ à mi-hauteur de la tige, photographiée un bon mois après l'inoculation. L'attaque a procédé du lieu d'inoculation vers le haut. A remarquer la différence entre les feuilles a et b; cette dernière est déjà faible et décolorée: le lobe droit de la feuille (tourné vers l'avant) est encore en bon état, le lobe médian déjà fortement attaqué.

Fig. 10, (no. 24). Plante cultivée sur du terreau, inoculée un peu au dessus du pied de la tige; photographiée trois semaines après l'inoculation. Le dépérissement partiel des feuilles est nettement visible sur la feuille inférieure, la seconde feuille est déjà fortement attaquée.

Fig. 11, (no. 25). Plante cultivée sur sable pur avec des sels nutritifs, pas inoculée.

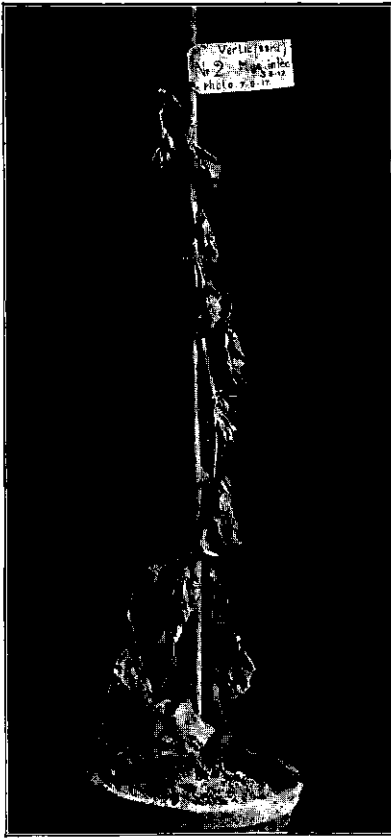


Fig. 8.

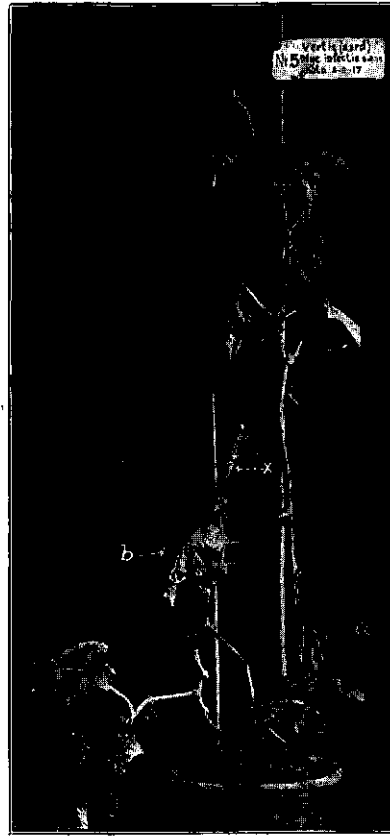


Fig. 9.

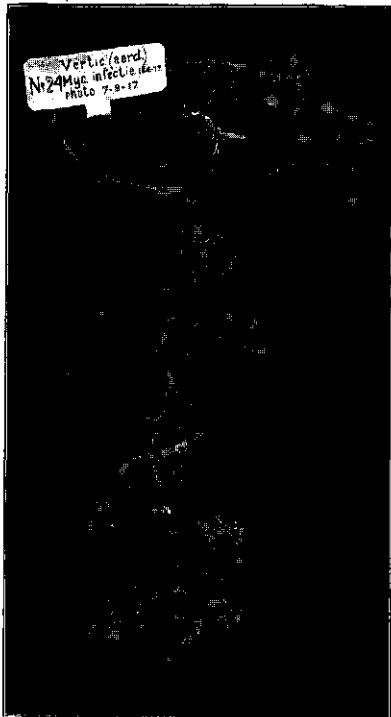


Fig. 10.



Fig. 11.

PLAAT V.

PLAAT V.

Fig. 12. Komkommerplant, gekweekt in zuiver zand met voedingszouten, aan den stengelvoet geïnfecteerd met sporen uit een reincultuur van *Verticillium alboatrum*; vijftien dagen later gefotografeerd. (Zie blz. 24 en 25.)

PLANCHE V.

Fig. 12. Une plante de concombre, cultivée dans du sable pur enrichi de solutions nutritives, infectée à la base de la tige à l'aide de spores, originaires d'une culture pure de *Verticillium alboatrum* isolé de pomme de terre; photographiée quinze jours après l'infection.

Cette figure offre une image nette des symptômes caractéristiques de la verticilliose. La feuille *a*, placée à une hauteur quelconque, fut la première atteinte par la maladie. La figure la montre à peu près déperie et commençant à se dessécher; Pourtant, le pétiole est encore en état de turgescence, ce qui indique que nous n'avons pas affaire à une simple flétrissure. La feuille *b* est atteinte d'abord dans la partie tournée vers le devant; l'autre moitié (détournée de l'observateur) est encore verte et turgescence.



Fig. 12.

PLAAT VI.

PLAAT VI.

Drie komkommerplanten, geïnfecteerd door middel van sporen uit reinculturen van *Verticillium alboatrum*, geïsoleerd uit een zieke aardappelplant; benevens een gezonde plant.

Fig. 13, (no. 23). Gekweekt in bladaarde, geïnfecteerd even boven den stengelvoet; gefotografeerd ruim twee weken na de infectie. De plant is snel en hevig ziek geworden en vertoont zelfs verwelking van den top.

Fig. 14, (no. 12). Zandcultuur; geïnfecteerd aan den stengelvoet, gefotografeerd ruim twee weken na de infectie. In hoofdzaak dezelfde verschijnselen; men merke op, dat de onderste bladeren, ofschoon boven de infectieplaats gelegen er geheel normaal uitzien.

Fig. 15, (no. 19). Gekweekt in bladaarde, geïnfecteerd aan den stengelvoet; gefotografeerd ruim twee weken na de infectie; de plant vertoont een beginstadium. Men merke op, dat het onderste en het bovenste deel een normaal uiterlijk vertoonen, het middenste gedeelte draagt eenige „verwelkte” bladeren.

Fig. 16 (no. 27), contrôleplant, in bladaarde gekweekt; gezonde.

PLANCHE VI.

Trois plantes de concombres, infectées au moyen de spores originaires d'une culture pure de *Verticillium alboatrum*, isolé d'une plante de pomme de terre malade, et une plante de concombre non infectée.

Fig. 13, (no. 23). Plante, cultivée en terre végétale; infectée à un endroit de la tige un peu au-dessus du pied; photo prise un peu plus de quinze jours après l'infection. La maladie se déclara rapidement et fut grave: le sommet de la tige montre des symptômes de flétrissure.

Fig. 14 (no. 12). Plante cultivée dans du sable; infectée au pied de la tige; photo prise un peu plus de quinze jours après l'infection. En grande traits on pourra constater les mêmes phénomènes que ceux de fig. 13. A remarquer que les feuilles situées tout près du pied de la tige ont l'extérieur tout à fait normal.

Fig. 15, (no. 19). Plante cultivée en terre végétale; infectée au pied de la tige; photo prise plus de quinze jours après l'infection; la plante est au premier stade. A remarquer que le haut et le bas de la tige ont l'extérieur normal, la partie moyenne seule a quelques feuilles „flétries”.

Fig. 16, (no. 27). Plante de contrôle cultivée en terre végétale: non infectée, aucun symptôme de maladie.



Fig. 13.

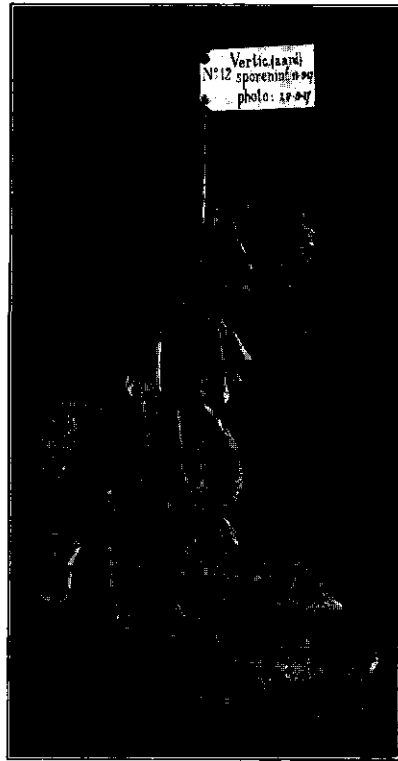


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.