

Lamsoor-roest-meeldauw; een zoutbestendig pathosysteem

J.C. Zadoks

Herengracht 96-c, 1015 BS, Amsterdam, jczadoks@xs4all.nl

Lamsoor (*Limonium vulgare*) is een pionierplant op de kwelders. Purperen velden van bloeiende lamsoor begroeten de natuurminnaar, begeleid door ruisende wind, golfgedreun, vogelkreten, rottingsgeur en stekende horzels. Zo moet Holkema het eiland Griend ervaren hebben in 1870. Zo ervoer ik de Boschplaat op Terschelling honderd jaar later: lamsoor in een spontane monocultuur met slechts enkele 'onkruiden'. Een lamsoor-vegetatie is eigenlijk een bos, maar dan zo plat als een pannenkoek, waarvan de stammen onder de grond zitten en de boomkruinen een hoogte van vijftien cm en een diameter tot vier meter hebben.

De Boschplaat verandert voortdurend. Vegetaties komen, pieken en gaan. Kennelijk beleefde de lamsoorvegetaties in de jaren 1970 een piek, met uitbundige bloei, veel meeldauw en een soms zware roestaantasting. De wetenschappelijke vraag was: hoe blijft een eenvoudige vegetatie, in aanblik niet ongelijk een tarweveld, in stand ondanks soms hevige roest- en meeldauw-aantasting? BION-ZWO (nu NWO) financierde het onderzoek dat helaas niet tot een proefschrift leidde. Onlangs kwam een dissertatie-achtig rapport (Zadoks, 2005) klaar, vooral gebaseerd op studenten-verslagen. Een twaalfstal LU-studenten doorstond met groot enthousiasme en bewonderenswaardige inzet de nodige ontberingen om aan dit onderzoek mee te kunnen werken.

De Boschplaat op Terschelling herbergt vele hectaren van aaneengesloten lamsoorvelden. Regelmatig worden deze velden overspoeld door de zee. Bij springvloed verdwijnt de hele lamsoor-vegetatie onder water, met bloemen en al. De lamsoor, zijn roest (*Uromyces limonii*) en zijn meeldauw (*Erysiphe limonii*), zijn beschadigende en bestuivende insecten, zij zijn kennelijk allemaal zout-tolerant. In de winter is de bladloze lamsoor goed bestand tegen de golfslag van stormvloed. Lamsoor-zaad, veelal in de aar, wordt door de zee verspreid. Het zaad is zout-bestendig maar voor kieming is zoet water gewenst. Het pathosysteem (Robinson, 1976) van waard, roest en meeldauw is niet alleen bestendig tegen zeewater maar benut het ook.

De vraagstelling

Hier beperk ik mij tot een algemene beschouwing, de technisch-wetenschappelijke zaken staan in het verslag. Fytopathologisch onderzoek in de vrije natuur is zo oud als de fytopathologie zelf, maar maar ging zelden verder dan identificatie en naamgeving van ziek-

ten en ziekteverwekkers, en beschrijving van levenscyclussen van pathogenen. Na 1960 kwam de gedachte op dat de studie van natuur-pathosystemen iets zou kunnen toevoegen aan ons inzicht in cultuur-pathosystemen. Het lamsoor-pathosysteem hield zichzelf in stand, er was kennelijk een zeker evenwicht tussen

waard en pathogenen, een 'homeostase', het sleutelwoord in de project-aanvraag. Lamsoor en zijn ziektes werden met wisselende intensiteit bestudeerd tussen 1972 en 1980.

Mijn eerste projectaanvraag werd commissoriaal neergesabeld onder aanvoering van een breed vereerde goeroe van de planteneecologie. Hij wist met grote stelligheid dat planten, met rust gelaten in de vrije natuur, niet ziek werden. Mijn aanvraag was dus regelrechte onzin. Weg er mee! Des goeroe's wijsheid, nog steeds wijdverbreid, werd al verkondigd door de Duitse professor Schleiden rond 1840 (*ex* Kühn, 1858) en afdoende weerlegd door Julius Kühn in 1858. De commissie werd 'gemasseerd' door middel van een excursie naar de Boschplaat. Het volgend jaar kreeg het project de zeer- en hooggeleerde goedkeuring nodig voor financiering. Toch hadden zowel de aanvrager als de beoordelaars een aantal obstakels niet herkend. Deze 'errors of judgement' acht ik hier interessanter dan de zakelijke uitkomsten van het onderzoek. Ik zal enkele oordeelsfouten bespreken.

Vegetatie-opbouw

Een lamsoor-vegetatie heeft een andere opbouw dan een tarweveld: bij tarwe honderd cm lange cilindrische elementen, met een diameter van enkele cm's, bij lamsoor korte elementen (tot vijftien cm) met een diameter tot 400 cm. Een moderne tarweplant heeft

ARTIKEL



Figuur 1. Lamsoor (*Limonium vulgare*). Uit Zadoks, 2005.

een tot twee vrijwel identieke stengels, een lamsoorplant ('genet') kan tot ver over de duizend genetisch identieke rozetten ('ramets') hebben die alleen verschillen in wel of niet bloeien. Binnen een genet kan zich een micro-epidemie ('esodemie'; Robinson, 1976) ontwikkelen, bij meeldauw compleet met haardvorming. Laat in het seizoen kan deze micro-epidemie zich uitbreiden over naburige genets tot een 'exodemie'. Bij roest

zal dat ook wel gebeuren maar het is minder duidelijk. De roestaan-tasting binnen een genet is vrijwel altijd uniform. In een modern tarwefeld zijn alle planten genetisch identiek. Een lamsoorveld is een typische mengteelt met genets die onderling sterk verschillen zowel in morfologie als in resistentie tegen roest en meeldauw. Het verschil tussen vroege esodemieën en late exodemieën is niet tijdig onderkend.

Ongetemde roest

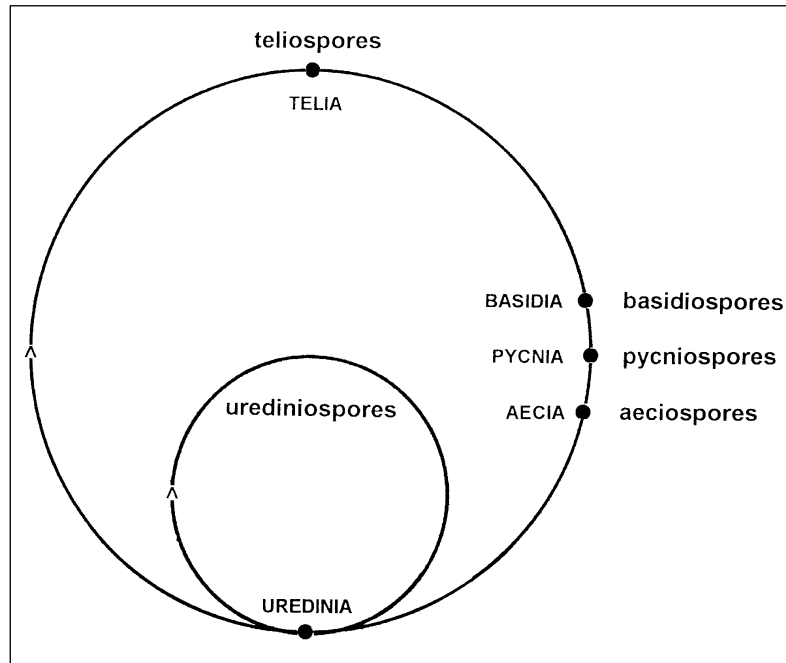
Na succesvol verlopen onderzoek aan de gele roest en bruine roest van tarwe meende ik zo veel van roest af te weten dat ik ook de lamsoorroest aankon. Niet dus. Lamsoorroest is macrocyclisch en heterothallisch (Zadoks, 1992), zoals de zwarte roest van tarwe, maar dan autoecisch. Graanroesten zijn sterk gedomesticeerd; zij zijn afhankelijk van hun snelle vermeerdering in het uredo-stadium. Binnenshuis laten graanroesten zich gemakkelijk kweken in het uredo-stadium. Lamsoorroest daarentegen is ongetemd met een zeker wantrouwen jegens het uredo-stadium (zie onder), dat zich binnenshuis maar moeizaam in stand laat houden. Desondanks lieten kasproeven een differentiële interactie zien tussen waard- en roest-genotypen, de aanzet tot fysiologische specialisatie. Dat laatste kan alleen bewezen worden door zowel de roestgenotypen als de waardplantgenotypen onderling te kruisen. Dat kruisen lukte wel maar was veel te arbeidsintensief om verder te komen.

Ziekteverspreiding. Graanroesten in het uredostadium worden verspreid door de wind, snel en efficiënt en over grote afstanden. Niettemin ontstaan binnenvelds vaak typische 'haarden' van 100 tot 500 cm diameter. Meeldauw van lamsoor wordt ook door de wind verspreid; soms worden kleine haardjes (vijftien cm) gevonden binnen genets. In een later stadium zijn genets uniform ziek. Lamsoorroest in het uredostadium wordt, tot onze grote verrassing, vooral door zeewater verspreid (Zadoks, 1988), wellicht zelfs over kilometers. De uredosporen kiemen niet in zeewater, wel in zoet water (regen of dauw). Dat geldt waarschijnlijk ook voor de aecidiosporen. De tere basidiosporen worden door luchtstromen verspreid, vermoedelijk over korte afstand (meters). Teleutosporen kunnen in de winter, als de Bosch-

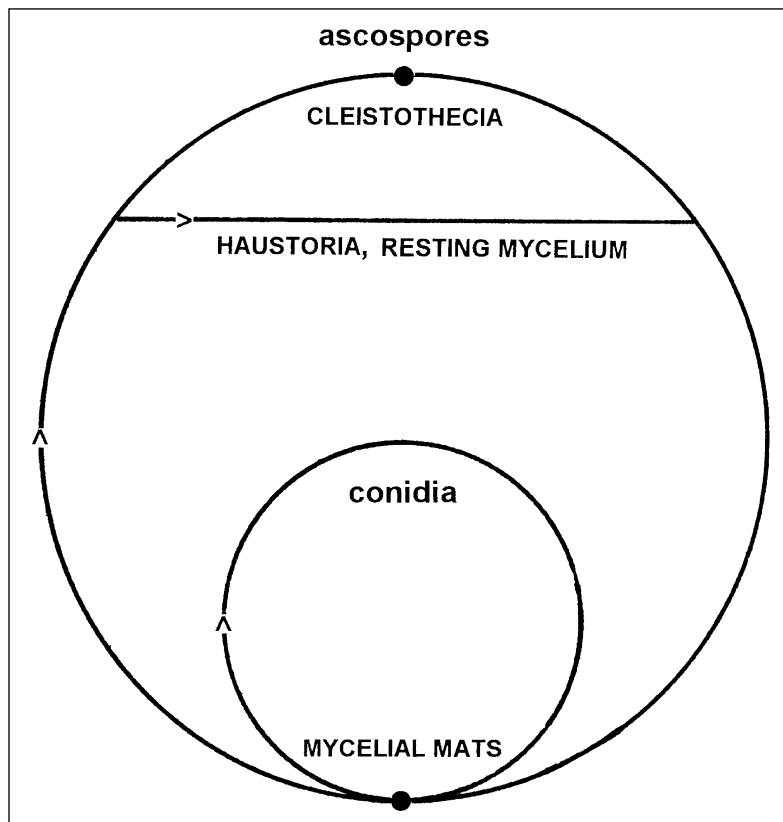
plaat regelmatig onder stroomt, door de golfslag van de zee verspreid worden over onbekende afstand. Niemand had gedacht aan de grote verschillen in verspreidingsmechanisme tussen lamsoor- en tarwe-roest. De consequenties voor de homeostase zijn nog onvoldoende doorzocht.

Schade

Ziekte veroorzaakt schade. Bij tarwe kan enig inzicht in die schade verworven worden door (delen van) bladeren af te knippen. Wij hadden over het hoofd gezien dat tarwe éénjarig maar lamsoor meerjarig is, waarbij meer tot ruim over de dertig kan gaan. Wij wisten toen nog niet dat lamsoor ongehoord veel van zijn assimilaten opbergt in stengel en wortelstok (Ket-

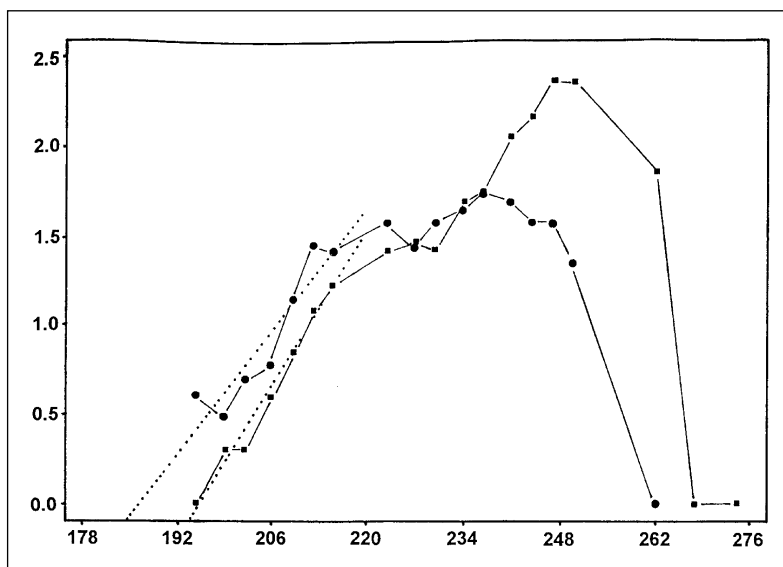


Figuur 2. Vijf stadia van een macrocyclische roest, met hun sporevormen. De telia worden gedurende de zomer en herfst gevormd, zij zijn het overwinterende stadium. Basidia, pycnia en aecia ontstaan in het voorjaar. De uredinia vormen het repeterende stadium gedurende de zomer. Uit Zadoks, 2005.



Figuur 3. De meeldauwcyclus. Overwintering van de lamsoormeeldauw geschiedt door cleistothecia en, wellicht, door haustoriën en/of rustend mycelium. De conidia zijn de repeterende sporevorm. Hoewel de cleistothecia vol ascosporen zaten hebben wij nooit met enige zekerheid een ascosporen-infectie kunnen vaststellen. Uit Zadoks, 2005.

ner, 1972). Een direct verband tussen bladverlies door knippen en opbrengstderving was daarom bijna niet aan te tonen. Toch was het evident dat een aantal genets, die sterk door roest of meeldauw aangetast waren, wegwijnden in de loop der jaren. We hebben dat verschijnsel niet kunnen kwantificeren. We zagen wel dat zwaar zieke genets niet meer reproduceerden. Zij droegen niet meer bij aan de zaadbank en dus aan de verjonging van de lamsoor-populatie. Homeostase zou dus een lange-termijn proces kunnen zijn waarbij nieuwe waardplant-populaties relatief resistent zouden beginnen. 'Zouden' want we hebben dat aspect van de homeostasis niet kunnen bewijzen. Roest en meeldauw zouden voor hun lange-termijn voortbestaan moeten recombineren of muteren. Recombinatie van roest was ook in het lab mogelijk. Meeldauw vormt zeer veel cleistotheciën, het perfecte stadium, vol met asci en ascosporen, maar een typische ascosporen-infectie door meeldauw werd in veld of kas nooit gevonden.



Figuur 4. Ontwikkeling van sporehoopjes op blad 4, het grootste en langstlevende blad, van genet #E. ● - uredinia, ■ - telia. Horizontaal - Juliaanse dagen. Verticaal - $^{-10}\log N$ met N = aantal sporehoopjes. Data zijn gemiddelden van 20 bladeren. De telia komen iets later door dan de uredinia (zie stippellijnen) maar winnen in aantal. Een infectie door een uredospore kan leiden tot een uredinium, een uredinium dat alsnog verandert in een telium, of rechtstreeks tot een telium. Dat laatste is het meest voorkomende geval. Het uredinium is, in beginsel, het repeterend zomerstadium. Het telium is het eindstadium in de cyclus van het lopende jaar. Uit Zadoks, 2005.

gras gaat 'strijken' worden opeens geïsoleerde lamsoor-ramets zichtbaar, weinig in getal maar grootbladig en met grote bloeiwijzen. Nog enkele jaren kunnen zij van de nazomer genieten en bijdragen tot de zaadbank. Roest houdt het in deze grasvegetatie nog jaren lang vol maar meeldauw verdwijnt snel. Waarschijnlijk worden veel meeldauwsporen weggevangen door het gras, een typisch effect van mengteelt (hier van soorten).

Representativiteit

Het is gebruikelijk bij epidemiologisch onderzoek veldwaarnemingen te 'vertalen' in kas- of klimaatkamer-proeven en de resultaten van deze proeven 'terug te vertalen' in epidemiologisch inzicht. Hoewel ik lang geleden (Zadoks, 1972) al eens heb gewaarschuwd dat aan deze werkwijze risico's verbonden zijn ben ik er toch weer in gelopen. Onder constante omstandigheden vonden we een constante ontwikkeling van nieuwe bladeren met langzaam oplopend bladoppervlak, maar te velde vonden we zelden meer dan 6 bladeren per seizoen met zeer verschillende bladgrootte. Binnenshuis vonden we een grote variatie in resistentie tegen roest en meeldauw, met een overwicht aan vatbaarder typen. Te velde zagen we eveneens een grote variatie, maar met sterk overwicht van resistentere typen. De differentiële interactie tussen waardplant- en roestgenotypen, die in de klimaatkamer werd gevonden, zou daardoor te velde niet zichtbaar zijn. De binnenproeven waren dus helaas weinig representatief voor het buiten-gebeuren.

Roest-evolutie

Verschillende lamsoor-soorten dragen verschillende roest-soorten. Dat is evolutionair gezien in-

Regionalisatie van pathogenen

De eenvormigheid van lamsoorpopulaties heeft grenzen. Lamsoor is een krachtige bodemvormer, verzamelt veel slijk, tot ca een halve cm per jaar. Oudere populaties liggen hoger dan jongere en worden dus minder vaak door de vloed overspoeld. Transect-analyses lieten zien dat meeldauw een lichte voorkeur heeft voor de hogere en roest voor de lagere delen van de populatie. Het verschil is statistisch betrouwbaar maar niet groot. Volgens Robinson (1979) draagt een dergelijke regionalisatie van pathogenen bij tot de homeostase.

Successie

Gesloten lamsoor-populaties zijn een duidelijk herkenbaar stadium

in een successie die loopt van laag naar hoog, van vegetaties gedomineerd door zeekraal (*Salicornia* spp) tot die beheerst door roodzwenkgras (*Festuca rubra* ssp *litoralis*). Hoe komt lamsoor aan zijn eind? Roest en meeldauw dragen duidelijk bij aan dat eind, maar de frequentie en dus het belang voor dat eind is ons ontsnapt. In het midden van oudere lamsoor-genets ontstond vaak een eilandje van roodzwenkgras. Heeft een vooralsnog onbekend pathogeen hier wat voorwerk gedaan? Natuurlijk wordt graszaad ingevangen door een hooggelegen genet, maar aan de concurrentiekracht van gras-kiemplanten mag getwijfeld worden. Daarentegen is de concurrentiekracht van een gevestigde graszode onmiskenbaar. Op de hogere kwelder drukt roodzwenkgras lamsoor gewoon weg. Concurrentie om licht kan hierbij een rol spelen. Bij het staande grasgewas is weinig lamsoor te zien maar als na de langste dag het

teressant. In een normale macrocyclische roest is het uredostadium binnen een groeiseizoen het repeterende stadium, zoals ook bij onze lamsoorroest (*U. limonii*). Bij een Chinese lamsoorroest (*U. sticticae-sinensis*) op *L. sinensis* zou het uredo-stadium verdwenen zijn (Savile & Connors, 1951). Aan de oostkust van Canada groeit de lamsoor-soort (*L. carolineanum*) met weer een andere roest (*U. limonii-carolineanum*). Die gaat nog wat verder: het uredostadium is verdwenen terwijl het aecidiën-stadium het repeterende stadium is geworden (Savile & Connors, 1951). Een Israëliëse lamsoorroest (*U. savulescui*) op *L. sinuatum* doet het weer anders; het aecidiën-stadium ontbreekt (Eshed & Dinooor, 2005).

De Terschellinger lamsoorroest telt een zestal repeterende uredo-generaties per groeiseizoen maar lijkt evolutionair op weg naar een cyclus waarbij het uredostadium onderdrukt wordt. Er worden namelijk in iedere generatie veel meer teleutosoren gevormd dan de uredosoren. Deze teleutosoren zijn niet-repeterend; pas na overwintering rijpen zij om tijdens of na een regenperiode basidiosporen te produceren. Jammer genoeg hadden we geen gelegenheid om de jaarcyclus van onze roest op Terschelling te vergelijken met de jaarcyclus aan andere, warmere of drogere, Europese kusten.

Samenvatting

Veel nieuwe gegevens zijn verworven aangaande de lamsoor, zijn roest en zijn meeldauw, maar volledig is het beeld nog lang niet. De veronderstelde homeostase acht ik nu bewezen. Een aantal aspecten

van het onderliggende mechanisme zijn aangetoond, zoals:

- 1 maximale genetische heterogeniteit bij de waard (obligate kruisbestuiver),
- 2 een mogelijkheid van verticale resistentie van de waard tegen beide pathogenen (naast partiële resistentie op alle niveaus),
- 3 obligate, jaarlijkse genetische recombinatie bij de roest (meeldauw onbekend),
- 4 vrij uniforme verspreiding van pathogenen over de waardpopulatie,
- 5 veel tolerantie (= resistentie tegen schade) van waard tegen beide pathogenen,
- 6 enige regionalisatie van roest en meeldauw in overigens vrij uniform milieu, en
- 7 pathosysteem ecologisch stabiel op middenlange termijn.

Het laatste punt moet gerelativeerd worden. Op korte termijn is het pathosysteem niet stabiel want sterk onderhevig aan een jaarcyclus. Op middenlange termijn, bv 10 jaar, is het pathosysteem zeer stabiel. Op langere termijn, bv 30 jaar, is het pathosysteem instabiel, het verdwijnt hier en verschijnt daar. Op evolutionaire termijn kunnen zowel waard als roest veranderen. De dominantie van het teleuto-stadium over het uredo-stadium kan gezien worden als een aanwijzing voor verandering in de richting van eliminatie van het uredo-stadium.

Het oorspronkelijke doel, inzicht krijgen in het verschijnsel 'homeostase', werd goeddeels bereikt. Aan de verhoopde toepasbaarheid van dat inzicht in de landbouw mag getwijfeld worden.

Literatuur

Eshed, N., Dinooor, A. – 2005. The effect of temperature on the life cycle of *Limoni-*

Naschrift

In Augustus 2004 waren de oude lamsoor-velden sterk op hun retour door erosie en vergrassing, met vele kale stammetjes, weinig blad en nauwelijks bloesem. Gelukkig waren er nieuwe lamsoorvelden in de maak, iets oostelijker dan de oude, met nog maar matige bloei, slechts een spatje roest, zonder zichtbare meeldauw.

um rust, caused by *Uromyces savulescui*. Book of Abstracts, 9th international Workshop on Plant Disease Epidemiology, Landerneau, France, April 11-15th: A4.

Holkema, F. - 1870. De plantengroei der Nederlandsche Noordzee-eilanden: Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland, Schiermonnikoog en Rottum. Eene bijdrage tot de Flora van Nederland. Amsterdam, Scheltema en Holkema.

Ketner, P. – 1972. Primary production of salt-marsh communities on the Island of Terschelling in the Netherlands. Arnhem, Rijksinstituut voor Natuurbeheer (Verhandeling #5).

Kühn, J. - 1858. Die Krankheiten der Kulturgewächse, ihre Ursachen und ihre Verhütung. Berlin, Bosselmann.

Robinson, R.A. - 1976. Plant pathosystems. Berlin, Springer.

Robinson, R.A. - 1979. Permanent and impermanent resistance to crop parasites; a re-examination of the pathosystem concept with special reference to rice blast. *Z. Pflanzenzüchtung* **83**: 1-39.

Savile, D.B.O., Connors, I.L. - 1951. The rusts of *Armeria* and *Limonium* in North America. *Mycologia* **43**: 186-195.

Zadoks, J.C. - 1972. Methodology of epidemiological research. *Annual Review Phytopathology* **10**: 253-276.

Zadoks, J.C. - 1988. A salty act. Notes on the dispersal of *Uromyces limonii*. *Zeitschrift Pflanzenkrankheiten Pflanzenschutz* **95**: 384-391.

Zadoks, J.C. - 1992. Studies on the haploid stage of the sea lavender rust, *Uromyces limonii*, on *Limonium vulgare*. *Journal Plant Disease and Protection* **99**: 168-173.

Zadoks, J.C. – 2005. Sea lavender, rust and mildew – a perennial pathosystem in the Netherlands. Wageningen Academic Publishers.