

litis onder mensen en paarden, zodat wellicht toch *Culex* de centrale rol speelt.

Ik heb niet nagestreefd een volledig overzicht te geven van alle door insecten overgebrachte virusziekten van de mens, dat zou voor U en mij vermoeiend en oninteressant geweest zijn, maar ik heb slechts enkele markante punten van wat men de *vector-mechanica* der virusziekten zou kunnen noemen willen belichten. Wanneer ik daarmede bereikt heb, dat het U duidelijk is geworden dat iedere ziekte in iedere landstreek weer op zijn eigen wijze wordt overgebracht en dat het mechanisme van deze overbrenging zelden eenvoudig is en bij oppervlakkige studie licht tot volstrekt onjuiste conclusies aanleiding kan geven, dan ben ik tevreden. Tenslotte wil ik dan als mijn overtuiging formuleren, dat voor de studie van de epidemiologie van vele virusziekten een nauwe samenwerking tussen artsen, dierenartsen en entomologen vaak onontbeerlijk is.

### Summary

A general survey is given of the vector-mechanism in a few representative virus diseases. Different transmission methods occur in poliomyelitis, myxomatosis, yellow fever, and some forms of viral encephalitis. To decide in a given case which of the possible ways of transmission is actually happening, a close cooperation between medical, veterinarian, and entomological workers, armed with a critical mind, is essential.

Amsterdam, Keizersgracht 717.

---

## Insecten als overbrengers van plantenviren <sup>1)</sup>

door

H. J. DE FLUITER

*Wijze, waarop viren van zieke op gezonde planten overgebracht kunnen worden.*

1. entmethode;
2. inoculatiemethode;
3. met behulp van levende planten (*Cuscuta*);
4. door middel van insecten, die dan vectoren genoemd worden.

In alle gevallen, waarin insecten viren overbrengen, vindt de opname en overdracht steeds plaats tijdens de voeding !

*Verschillende wijze van voeding* is mogelijk; hiermede houdt verband de meerdere of mindere specialisatie van de monddelen. Er zijn verschillende typen van monddelen, t.w.:

het kauwend-bijtende type: o.a. Orthoptera, Coleoptera, larven van Lepidoptera;

het stekend-zuigende type: o.a. thripsen, wantsen, Aleurodidae, Coccidae, Aphididae e.a.;

het stekend-bloedzuigende type: o.a. bij muggen;

---

<sup>1)</sup> Korte inhoud; deze mededeling is iets uitvoeriger gepubliceerd in het boekje: Virusziekten, Landbouw 14: 36—47, 1952, uitg. Min. v. Landb., Viss. en Voedselvoorz., Dir. v. d. Landbouw.

het zuigende type met zuigkussentjes: o.a. bij vliegen;  
 het likkend-zuigende type: o.a. bij de imagines van vele Hymenoptera;  
 het honingzuigende type (roltong): bij volwassen Lepidoptera.

Overbrengen van virusziekten is nog slechts bekend van insecten met de drie eerstgenoemde typen van monddelen.

*Het kauwend-bijtende type.*

Het best bekende voorbeeld vormen de *Diabrotica*-kevers, t.w. *D. vittata* F., *D. trivittata* Mann. en *D. soror* Le Conte.

Deze brengen op Cucurbitaceeën, doch ook op Asclepediaceeën, het z.g. squash mosaic virus over. Dit virus is ook gemakkelijk mechanisch over te brengen. Als non-persistent virus wordt het ook overgebracht door een aantal bladluizen (*Aphis gossypii* Glover, *Myzus persicae* Sulz., *Macrosiphum euphorbiae* Thos, *Acyrtosiphon pisum* Harris, *Aphis maidi* Fitch) bij zeer korte zuigtijden.

Aanvankelijk dacht men, dat de *Diabrotica*-kevers het squash mosaic virus zuiver mechanisch overbrachten (regurgeren van maagsappen vindt plaats, daar geen ventielkleppen in de maag aanwezig zijn; opbraken van viruspartikels). Recente onderzoeken van FREITAG (Berkeley) toonden echter aan, dat de kevers van *D. trivittata*, het squash-mosaic virus 20 dagen actief bij zich kunnen houden en dan nog virus-overdracht tot stand kunnen brengen, hetgeen het onwaarschijnlijk maakt, dat hier alleen van een mechanische overdracht sprake zou zijn! Hij verkreeg ook in proeven, waarin hij planten infecteerde met perssap van kevers, die zich enige tijd geleden op een zieke plant gevoed hadden, nog duidelijke symptoom-ontwikkeling.

Daarbij komt, dat deze kevers ook weer niet alle non-persistente viren van Cucurbitaceeën over kunnen brengen.

Het Solanumvirus 12 (potato spindle tuber virus) kan zeer gemakkelijk en op vele wijzen langs mechanische weg overgebracht worden. Zeer verschillende insectensoorten spelen dan ook bij de overdracht van dit virus in Amerika een rol o.a. sprinkhanen, enkele Chrysomelidae, wantsen, larven van de Coloradokever en bladluizen. Vrijwel elk insect met kauwende monddelen, dat zich op aardappel voedt, schijnt dus eigenlijk een potentiële vector te kunnen zijn.

Ook larven van Lepidoptera (dus rupsen) zijn in staat om als vectoren van non-persistente en gemakkelijk langs mechanische weg over te brengen viren op te treden (koolrupsen: non-persistente koolviren; de praktische betekenis is hier echter gering); verder Orthoptera, Dermaptera en Coleoptera.

*Het stekend-zuigende type* (vnl. bladluizen, cicade-achtigen, Coccidae en Aleurodidae).

De monddelen zijn hier sterk gespecialiseerd.

Bouw: labium, labrum, mandibulaire en maxillaire stiletten met voedselkanaal en speekselkanaal; pharyngeaalpomp en speekselpomp.

*Wat geschiedt hierbij ten behoeve van de voedselopname?*

De mandibulaire en de maxillaire stiletten dringen in het plantenweefsel binnen; onderwijl wordt de z.g. speekselschede gevormd.

De voeding kan geschieden ten koste van de parenchymcellen,



het phloëem-weefsel (b.v. de cicadellide *Colladonus geminatus* van D.<sup>1)</sup>, het xyleemweefsel (b.v. de cicadellide *Keonolla confluens* Uhl.<sup>1)</sup>).

Het steekbundelverloop kan voorts intracellulair dan wel intercellulair zijn.

Al deze verschillen in de plaats van voedselopname brengen ook weer verschillen in mogelijkheden van de opname en afgifte van de viren met zich mede, temeer daar het virus, wil het aanslaan, vaak in een zeer bepaald weefsel van de waardplant gebracht moet worden.

#### *Wat gebeurt er tijdens de voeding?*

Er wordt speeksel afgescheiden (speekselklier, speekselklierafvoergang, door middel van spekselpomp naar het speekselkanaal in de stiletten, vervolgens in de plant).

Er worden plantensappen opgenomen (voedselkanaal in de stiletten, mondholte, door middel van pharyngeaalpomp naar oesophagus, maag en darm, vervolgens gewijzigd afgescheiden als honingdauw).

#### *Hoe is de situatie bij een hongerend individu?*

Als voorbeeld wordt hier aangehaald de situatie, zoals deze zich volgens de onderzoeken van WEBER (1928) bij *Aphis fabae* Scop. voordoet.

De speekselkliercellen zijn bij het hongerende dier gevuld met secreet; dit wordt bij voeden direct geloosd; een kwartier later zijn de cellen weer in eerste stadium van secreetvorming. Bij het zuigende dier zijn alle stadia van secreetvorming gelijktijdig aanwezig, daardoor is ook steeds een continue toevoer van speeksel verzekerd.

In de maag zijn ventielkleppen aanwezig; hierdoor is terugvloeien van voedsel naar oesophagus niet mogelijk.

De situatie na  $2 \times 24$  uur hongeren was als volgt: alle maagwandcellen zijn in rust! Bij voedselopname beginnen bepaalde celgroepen bij de maagingang secreet te vormen. Een band van secreetvormende cellen trekt vervolgens als een golf over de maagwand heen (bij *A. fabae* in  $\pm 1$  uur; elk deel komt dus na  $\pm 1$  uur weer in actie!). Binnen 24 uur na het stoppen van de voedselopname wordt ook de vorming van secreten gestopt, waarbij de cellen in het ruststadium overgaan.

Bij een zuigend dier vindt in de maag een voortdurende secreetlozing tijdens de voedselopname plaats. Het is nog een vraag in hoeverre deze resultaten van het onderzoek van WEBER bij *Aphis fabae* gegeneraliseerd mogen worden. Hongerperioden van enkele uren zijn nl., wat de virusoverdracht betreft, soms reeds voldoende om een duidelijk effect te weeg te brengen (zie beneden).

#### *Het insect als vector.*

Een insect wordt tot vector, indien het het vermogen bezit om het virus over te brengen en indien er een virusbron, waarop het insect zich kan voeden, aanwezig is.

De betekenis van het insect als vector hangt zeer nauw samen met zijn gedrag (beweeglijkheid, rustig of rusteloos), met zijn verspreidingsmogelijkheden (ge-

<sup>1)</sup> Beide overbrengers van de Western X-disease van kers en perzik in de U.S.A.

vleugeld of ongevleugeld) en met zijn vermogen om het virus kortere of langere tijd bij zich te houden.

*Relatie tussen vector en virus.*

1. Enerzijds : sterke gebondenheid van bepaald virus aan één of enkele vectoren.  
Anderzijds :
  - a. zijn bepaalde vectoren in staat om vele onderling zeer verschillende viren over te brengen (*Myzus persicae*: ruim 70 viren).
  - b. kan één bepaald virus door vele verschillende vectoren overgebracht worden (b.v. het bonenmozaïek, dat overgebracht kan worden door 11 verschillende vectoren).

De gebondenheid van een bepaald virus aan een bepaalde vector kan zeer ver gaan: het bekendste voorbeeld is de Jasside, *Cicadulina mbila* Naude; deze heeft 2 verschillende „strains”, waarvan de ene strain het virus van de gele strepenziekte van mais wèl over kan brengen, de ander niet.

Hiermede deed STOREY (1939) zijn overbekende experimenten, waarin hij de onwerkzame strain tot vector kon promoveren door perforatie van de darmwand.

Een ander mooi voorbeeld op zoölogisch gebied is de mug *Aedes aegypti* als overbrenger van de Westelijke strain van het virus der equine encephalomyelitis; de Oostelijke strain wordt door deze mug normaliter niet overgebracht.

2. Overbrengen is alleen in het imaginale stadium mogelijk en niet in het larvale stadium:

De oorzaak kan zijn de lange duur van de latente periode van het virus in de vector; in dit geval kan soms bij lage temperatuur (trage ontwikkeling van vector) wel overdracht in het larvale stadium plaats vinden.

Voorbeeld: *Colladonus geminatus* en het Western X-disease virus; latente periode bedraagt 22—30 dagen.

3. Overbrengen is in het imaginale stadium alleen mogelijk als het virus in het larvale stadium is opgenomen (*Thrips tabaci* Lind. en *Frankliniella nigripes* Gir. en het „spotted wilt” virus van tomaat).
4. In sommige gevallen kan de vector het virus uit een bepaalde voedselplant (peen (*Daucus*)) wel opnemen en overbrengen naar een andere voedselplant (aardappel), maar kan hij het virus uit deze laatste plant niet meer overbrengen.

Voorbeeld: de Cicadellide *Macrosteles divinus* Uhl. neemt het „aster yellows” virus op uit peen en brengt het van hieruit over op aardappel („purple top”). Het insect kan echter het virus uit aardappel niet meer overbrengen op andere planten (bijv. peen), ondanks het feit dat het op beide planten een phloëmvoeder is. Door middel van enten kon het virus uit aardappel wel weer overgebracht worden op andere planten.

Mogelijke oorzaken:

- a) het virus is in een te lage concentratie in aardappel aanwezig om succesvolle overdracht mogelijk te maken;
  - b) het virus wordt in de aardappelplant te snel afgebroken.
5. Een vector kan uit één plant meerdere viren opnemen, doch er slechts één overbrengen.



Voorbeeld: X- en Y-virus van aardappel; Y-virus wordt overgebracht, X-virus niet.

6. Er kunnen in één plant twee viren voorkomen, waarvan er één langs mechanische weg en het andere alleen door middel van vectoren kan worden overgebracht. Het is nu soms toch mogelijk, dat de vector beide viren overbrengt.

Voorbeeld: *Myzus persicae* en het „veindistorting virus” en het „mottle virus” van tabak, die samen de „rosette disease” verwekken. Het „veindistorting virus” kan alleen door een vector overgebracht worden; het „mottle virus” (= marmer) kan zeer gemakkelijk mechanisch overgebracht worden en wordt normaliter niet door een vector overgebracht. Indien zij tezamen in één plant aanwezig zijn, kunnen zij gezamenlijk opgenomen worden door de bovengenoemde vector en kan deze laatste nu eens beide viren tezamen dan weer de viren elk afzonderlijk overbrengen.

7. Het aantal insecten, dat op een bepaalde plant zuigt, is van betekenis voor het al of niet overbrengen van het virus.

Voorbeeld: „aster yellows”; 5 exemplaren van *Macrosteles divisus* op aster zijn voldoende voor overdracht van het virus;  $\pm$  200 exemplaren zijn echter nodig om bij aardappel overdracht tot stand te brengen.

Is hier voor het aanslaan van het virus bij verschillende plantensoorten een verschillende drempelwaarde van virusdosering aanwezig (per individu zou dan slechts een sub-minimale dosis overgebracht worden?), of is de afbraak in de aardappel zoveel sneller dan in de aster?

8. Een aantal insecten kan bepaalde viren wel opnemen, doch niet doorgeven; zij houden ze echter wel lang in actieve vorm bij zich terwijl de viren in de faeces nog virulent afgescheiden worden.

Voorbeeld: Curly top virus (= Beta virus 1) wordt overgebracht door *Circulifer tenellus* Baker, doch ook opgenomen door bladluizen, thripsen en mijten, die het echter niet kunnen overbrengen.

#### *Overdracht van viren door het moederdier op de nakomelingschap.*

FUKUSHI (1931) toonde aan, dat het dwergziekte-virus van de rijst bij de Jasside, *Nephotettix apicalis* Motsch, via de besmette moederdieren op de nakomelingschap kan overgaan:

besmet  $\delta$   $\times$  gezond  $\varphi$   $\rightarrow$  gezonde nakomelingen.

gezond  $\delta$   $\times$  besmet  $\varphi$   $\rightarrow$  besmette nakomelingen.

Hij vond overdracht tot in de 6e generatie.

BLACK (1948) werkte met de Jasside, *Agalliopsis novella* Say, de overbrenger van het „club-leaf” virus bij Incarnaatklaver (*Trifolium incarnatum*). Hij vond overdracht gedurende 21 generaties! Bij bladluizen zijn echter nog geen aanwijzingen gevonden voor virusoverdracht op de nakomelingschap.

#### *Vermeerdering van het virus in het insect.*

Sterke aanwijzingen hiervoor zijn gevonden in de juist genoemde overdracht-experimenten van FUKUSHI en BLACK.

#### *Indeling der viren naar hun relatie tot de vector.*

I. non-persistente viren.

1. Deze kunnen onmiddellijk of binnen zeer korte tijd na opname overgebracht worden.
2. De vectoren verliezen echter spoedig het vermogen van virusoverdracht (snelle uitputting van virusvoorraad of snelle inactivering?).
3. Zij zijn zeer vaak ook gemakkelijk mechanisch over te brengen.
4. De binding tussen de vector en het virus is in dit geval vaak los; de vector kan soms vele viren overbrengen, òf het virus kan door vele vectoren overgebracht worden.
5. Zij worden vooral overgebracht door bladluizen; een enkele ook door Cocciden, bijv. het „swollen shoot disease” virus.
6. Hongeren voor en na het zuigen verlengt vaak de virulentietijd van de vector en verhoogt diens infectievermogen.
7. Korte zuigtijden (van enkele seconden) zijn t.a.v. virusoverdracht veel effectiever dan langere (minuten).
8. Vermoedelijk vindt bij deze viren geen circulatie in de vector plaats.

## II. persistente viren.

Deze maken in de vector eerst een latente (incubatie-, circulatie-) periode door, alvorens de vector virusoverdracht tot stand kan brengen.

Ze zijn te verdelen in:

kort persistente (persistentie tot 3 uur) en

lang persistente (persistentie langer dan 3 uur) viren.

De vector blijft in het laatste geval na besmetting vaak voor het hele verdere leven virulent.

### *Kenmerken der persistente viren.*

1. Zij hebben een kortere of langere latente periode.
2. De vector blijft vrij lang tot zeer lang infectieus.
3. De viren zijn niet of zeer moeilijk langs mechanische weg over te brengen. Overdracht te velde geschiedt alleen door de vectoren.
4. Zij worden behalve door bladluizen vooral door cicadelliden overgebracht.
5. Hongeren heeft bij de lang persistente òf geen invloed òf het werkt nadelig op het infectievermogen en de duur van de vectorperiode; bij de kort persistente viren is het effect van een hongerperiode vaak hetzelfde als bij de non-persistente viren.
6. Er is vaak een sterke positieve correlatie tussen de duur van de zuigtijd en het vermogen om het virus over te brengen (hoe langer de zuigtijd des te sneller en effectiever vindt de virusoverdracht plaats; er is sprake van een minimum infectieve zuigtijd).
7. Er vindt wel circulatie in de vector plaats; het virus kan ook in de lichaamsvloeistof aangetoond worden.

Door deze verschillen in eigenschappen t.o.v. de vector kunnen de persistente en de non-persistente viren, indien zij gezamenlijk in de plant of de vector voorkomen, vaak gemakkelijk gescheiden worden.

*Is het overbrengen van non-persistente viren door bladluizen slechts een mechanisch overbrengen?*

Dit werd aanvankelijk wel verondersteld, doch door de onderzoekingen van



WATSON en WATSON en ROBERTS (1939) bleek dat er bij deze non-persistente viren toch ook sprake is van een zekere binding tot de vector (niet alle, doch slechts bepaalde bladluizen konden deze viren overbrengen; bovendien werden ook tussen de verschillende vectoren onderling nog verschillen in potentie van overbrengen waargenomen !)

Vele viren, die langs mechanische weg kunnen worden overgebracht, kunnen bovendien niet door insecten overgebracht worden, hetgeen wel verwacht zou kunnen worden, indien de virusoverdracht door de vector hier zuiver mechanisch zou geschieden.

Ook de resultaten van de hongerproeven, waarin de persistentie dezer viren vaak sterk werd verlengd, wezen op een nauwere relatie tussen de non-persistente viren en hun vector.

Deze resultaten doen voorts vermoeden, dat de vector tijdens de voeding een stof produceert, die het virus inactiveert of vernietigt; we denken hierbij in de eerste plaats aan de proteolytische enzymen, die tijdens de voeding afgescheiden worden. Men denkt verder ook aan hetgeen medegedeeld is over de onderzoekingen van WEBER bij hongerende en zich voedende *Aphis fabae* bladluizen (zie boven).

Daar het effect van hongeren niet opgaat voor alle non-persistente viren en ook niet voor alle vectoren, is het mogelijk dat wij in de gevallen, waar hongeren wel effect sorteert, weer met een bijzondere verhouding tussen vector en non-persistent virus te maken hebben. Veel verder onderzoek is echter nog nodig, alvorens op alle problemen een antwoord gegeven zal kunnen worden.

*Hoe moet de latente periode van het virus in de vector verklaard worden ?*

Hieromtrent zijn de volgende veronderstellingen geuit:

1. Het virus ondergaat een verandering in de vector alvorens het infectie in de plant teweeg kan brengen (malaria hypothese).
2. De duur van de circulatietijd in het insect bepaalt de duur der latente periode.
3. De vector neemt te weinig virus op; de concentratie moet in de vector eerst verhoogd worden alvorens overdracht kan plaats vinden (concentratiehypothese; deze stelt dus vermeerdering van het virus in het insect voorop !).
4. De trage afgifte van het virus door de speekselklieren zou de duur der latente periode bepalen.

Veel en diepgaand onderzoek is echter ook hier nog gewenst alvorens op het probleem van de oorzaak van de latente periode een antwoord kan worden gegeven.

*Ondervindt het insect nadelige gevolgen van de besmetting met een plantenvirus ?*

Hiervoor zijn nog geen aanwijzingen gevonden. Daarentegen meent SEVERIN (1946) bij *Macrostelus divisus*, de overbrenger van het „aster yellows” virus, opgemerkt te hebben dat het zich voeden van deze cicadellide op yellows-zieke asters eerder een gunstige dan een ongunstige invloed op deze vector zou uitoefenen. Hij kwam in 1950 tot dergelijke resultaten bij zijn onderzoek over *Texananus incurvatus* Osb. et Lathr. Het is echter nog een open vraag of deze gunstige ontwikkeling geïnduceerd wordt door de besmetting van de vector met het virus of doordat de viruszieke plant als voedselbron voor de vector gunstiger ontwikkelingsomstandigheden biedt. Het laatste komt mij het meest waarschijnlijk voor.

### Summary

This article deals with insects as vectors of virus diseases in plants. A survey is given of the way in which viruses can be transmitted from diseased to healthy plants, of the methods of feeding of insects and of the various modifications in the structure of their mouth parts in connection with their methods of feeding.

The transmission of the squash mosaic virus by *Diabrotica* beetles, the piercing and suctorial mouth parts of the Rhynchota and the way of feeding of the latter are discussed. Special attention is drawn to the investigations of WEBER (1928) on the anatomy of the cells of the salivary glands and the stomach wall in feeding and starving aphids (*Aphis fabae*). The various relationships between vector and virus are discussed; attention is drawn to the virus inheritance in some leafhoppers and to the multiplication of these viruses in their vectors. The relationships of non-persistent and persistent viruses to their vectors are discussed and the characters of both types of viruses in connection with these relationships are mentioned.

Wageningen, Prof. Ritzema Bosweg. 39.

---

## Het bestrijden van plantenviren door bestrijding van de virusoverbrengende insecten

door

J. WALRAVE <sup>1)</sup>

Reeds jaren geleden heeft men in de pootgoedteelt geprobeerd om virusinfectie te voorkomen door de belangrijkste vector, *Myzus persicae* Sulz., te elimineren. Veel verwachting koesterde men over het rooien van perzikkomen, de plant waarop de luis als ei overwintert, en over V.B.C. bespuitingen van perziken. Deze maatregelen sorteerden echter weinig resultaat, wellicht door de grote afstanden waarover gevleugelde luizen zich kunnen verplaatsen, door het feit dat *Myzus persicae* ook met succes als ei overwintert op *Prunus serotina* en door de ontzaggelijke voortplantingsmogelijkheden van de luis.

Met de komst van de systemische insecticiden (Pestox en Systox) laaide de hoop op effectvolle luisbestrijding weer op. De mogelijkheden van deze insecticiden werden door ons op tweeërlei wijze onderzocht:

1. Laboratoriumproeven, waarbij de werkingssnelheid en werkzaamheidsduur en systemische werking werden bestudeerd.

2. Veldproeven met aardappelen, waarbij in samenwerking met de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen de mogelijkheden van Pestox werden nagegaan.

Van de laboratoriumproeven zullen hier enkele gegevens worden vermeld.

### *Methodiek en materiaal*

Meestal werden jonge planten gebruikt die in de kas waren opgekweekt. Met een penseel werd de te toetsen vloeistof op boven- en/of onderzijde van het blad

---

<sup>1)</sup> Vroeger bij het I.P.O. te Wageningen, thans bij Shell Nederland N.V. te Den Haag.