



De invloed van *Pseudococcus citri* (Risso) Fern. op de plant

<https://hdl.handle.net/1874/299510>

DE INVLOED VAN
PSEUDOCOCCUS CITRI (RISSE) FERN.
OP DE PLANT

H. C. C. A. A. VOS

DE INVLOED VAN
PSEUDOCOCCUS CITRI (RISSO) FERN.
OP DE PLANT

PROEFSCHRIFT

VOOR VERKRIJGEN VAN DEN GRAD VAN
DOKTOR IN DE WIS. EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT
OP GEGAVEN VAN DEN HOUTEN WACHTMEESTER
DE R. A. P. P. VOORLESTRAAL IN DE
NATUURKUNDE EN WIS. EN NATUURKUNDE
VOORLESTRAAL VAN DEN SCHEIKUNDE
DE R. A. P. P. VOORLESTRAAL IN DE

DE INVLOED VAN PSEUDOCOCCUS
CITRI (RISSO) FERN. OP DE PLANT

MAGNETTE CONSTANCE CORNELIA
ADRIANA AUDIA VOS

BIBLIOTHEEK
RIJKS-UNIVERSITEIT
UTRECHT

DE INVLOED VAN PSEUDOCOCCUS CITRI (RISSO) FERN. OP DE PLANT

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS
Dr. A. A. PULLE, HOOGLEERAAR IN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER
UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS-
EN NATUURKUNDE OP MAANDAG 17 FEBRU-
ARI 1930, DES NAMIDDAGS TE VIER UUR

DOOR

HUGUETTE CONSTANCE CORNELIA
ADRIANA ABDIA VOS

GEBOREN TE BREDA

BAARN — N. V. HOLLANDIA-DRUKKERIJ — 1930

BIBLIOTHEEK
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT

AAN MIJN MOEDER

VOORREDE

Aan het einde van mijn studietijd maak ik graag van de gewoonte gebruik een woord van dank te richten aan allen, die gedurende die tijd mijn wetenschappelijke opleiding beïnvloed hebben.

In de eerste plaats tot U, Hooggeleerde Westerdijk, hooggeachte promotrix. Dat ik onder uw leiding heb kunnen werken over een entomologisch phytopathologisch onderwerp acht ik een groot voorrecht, temeer daar over dit deel der phytopathologie tot nog toe niet in uw laboratorium gewerkt werd. En ik herhaal slechts wat al zoovelen voor mij gezegd hebben, wanneer ik de prettige opgewekte sfeer en ruime geest herdenk, die in het Baarnsche laboratorium heerscht, een sfeer die zeker niet voor het kleinste deel veroorzaakt wordt door uw geheele persoonlijkheid. En altijd zal in mijn herinnering blijven hetgeen ik, ook buiten de studie, door het contact met U mocht ontvangen.

Hooggeleerde Nierstrasz, hoewel ik mij in de laatste jaren meer tot de phytopathologische zijde der biologie voelde aangetrokken, zoo hebben uw heldere en kritische colleges mij toch zoozeer geboid, dat ik het zwaartepunt bij mijn doctoraalstudie naar deze kant gelegd heb.

Ook U Hooggeleerde Went en Jordan zeg ik dank voor het vele wat ik van U mocht leeren en met genoegen denk ik terug aan het praktisch werk in Uw laboratoria.

Aan U, Zeergeleerde de Lange een woord van dank voor Uw vriendelijke hulp tijdens mijn studie.

Hooggeleerde Pulle, van Romburgh, Kruyt en Moll voor Uw onderwijs in mijn eerste studiejaren ben ik U zeer erkentelijk.

U, Zeergeachte van Luyk, dank ik voor de vele raadgevingen, Uw nooit falende bereidwilligheid heb ik steeds bewonderd. Tevens

dank ik U voor Uw hulp bij het nazien van mijn drukproeven.

Het Bestuur van de Stichting „Willie Commelin Scholten" ben ik verplicht voor de gastvrijheid, welke ik in het laboratorium voor plantenziekten te Baarn heb genoten.

Es ist mir eine grosse Freude Herrn Regierungsrat Dr. Börner, Direktor der Biol. Reichsanstalt, Zweigstelle Naumburg ergebenst für seine Gastfreundschaft zu danken. Vorallem möchte ich auch Dr. Thiem meinen herzlichen Dank aussprechen der mir mit unermüdlichem Interesse und freundlichster Gefälligkeit in die Coccidologie eingeführt hat. Seine Hilfe ist für meine Arbeit von ausserordentlicher Wichtigkeit gewesen, auch für die Richtung meiner Untersuchung. Die kurze Zeit, welche ich in Naumburg verbrachte, wird mir immer in angenehmster Erinnerung bleiben.

INHOUD

	blz.
Hoofdstuk I. INLEIDING	1
Hoofdstuk II. TECHNIEK	3
Hoofdstuk III. ONTWIKKELING VAN PSEUDO- COCCUS CITRI (RISSO) FERN.	7
I. De verschillende ontwikkelingsvormen	9
II. Voortplanting	13
III. Verdere ontwikkeling.	15
IV. Iets over het gedrag der larfjes	17
Hoofdstuk IV. HET SPEEKSEL.	
Literatuur.	
I. Het voorkomen van speekselscheeden in de plant	22
II. Is de scheede een zuiver dierlijk product, of is het een ver- menging van dierlijke en plantaardige bestanddeelen	24
III. De functie van het speeksel	26
Eigen onderzoek.	
Het speeksel van Pseudococcus citri	30
Hoofdstuk V. HET VERLOOP DER STEKEN.	
I. Het binnendringen.	
Literatuur	36
Eigen onderzoek	37
II. Verloop en einddoel der steken.	
Literatuur	40
Eigen onderzoek	42
Hoofdstuk VI. INVLOED VAN DE LUIS OP DE PLANT.	
I. Invloed van de luis op de cellen en weefsels.	
Literatuur	54
Eigen onderzoek	56
II. Invloed van de luis op de uitwendige bouw.	
Literatuur	60
Eigen onderzoek	61
Invloed op de lengtegroei	63
Invloed op de groei der zij-assen	70
Invloed op de bladlengte	71
Bladafval	74
Roetdauw	75
Invloed op de wortelvorming	76
SAMENVATTING	77
LITERATUUR	79

HOOFDSTUK I

INLEIDING

Over het zuigen van Bladluizen en de gevolgen van Bladluis-aantasting zijn talrijke onderzoeken gedaan, ook in verband met het overbrengen van virusziekten. Over schildluizen is in dit opzicht veel minder bekend. Wel vindt men in de literatuur opgaven over schade, die sommige schildluizen aan vruchtboomen, suikerriet en andere gewassen kunnen veroorzaken, maar dit zijn haast alle aantastingen, die zich uiten in duidelijk waarneembare symptomen aan de voedsterplant, als abnormale weefselvorming, galvorming, verkleuring of afsterven van geheele deelen van de plant.

Vele *Cocciden* echter en hieronder de meeste van bij ons in kassen voorkomende soorten, zitten vaak in groot aantal op de planten, zonder dat hiervan op het oog eenige schade is te zien of een van bovengenoemde verschijnselen optreedt.

Toch dringen ook hierbij de luizen, met hun mondwerktuigen in de weefsels der plant binnen en onttrekken er voedsel aan.

Heeft dit geen merkbare invloed op de plant, of is er toch bij nauwkeurig onderzoek een schadelijke werking te bemerken?

Wordt deze schadelijke invloed, indien aanwezig, veroorzaakt door het binnendringen en afscheiden van speeksel en door het zuigen, dus onttrekken van stoffen aan de plant?

En uit deze schadelijke werking zich dan in de cellen zelf of als belemmerende invloed op de groei van de plant?

Het beantwoorden van deze vragen was het doel van mijn onderzoek en als materiaal gebruikte ik hiervoor *Pseudococcus citri* (Risso) Fern.

Uit dit onderzoek naar de invloed op de cel en de weefsels ontsprong al spoedig een reeks van nieuwe vragen.

Hoe dringt deze luis met zijn mondwerktuigen door de weefsels der plant heen, welke weg nemen zij hierbij en uit welke weefsels wordt het voedsel gezogen?

In de literatuur, die ik bij de verschillende hoofdstukken zal behandelen, vindt men hierover wel het een en ander voor som-

mige Cocciden opgegeven, over *Pseudococcus citri* was echter zoo goed als niets te vinden.

Doordat deze schildluis gedurende haar geheele leven bewegelijk blijft en zich verplaatsen kan, bleek het mij, dat de verschillende ontwikkelingsstadia, die het dier doormaakt, zich meestal typisch op verschillende deelen van de plant ophouden en er hun voedsel aan onttrekken.

Hierdoor ontstond vanzelf de vraag: is er ook in het binnendringen en in de keuze van de weefsels waaruit gezogen wordt een verschil te zien bij de verschillende stadia van ontwikkeling?

Op deze vraag is in de literatuur geen antwoord te vinden. Bij geen der onderzoeken over het zuigen en steken van Cocciden in de plant wordt vermeld of men met volwassen dieren of met larven te doen heeft. Alleen Smith (1926) onderzocht de steken, zoowel van larven, als van volwassen dieren van *Dactylopius longispinus*. Maar, daar hij hierbij geen verschil meent op te merken, is dit slechts bij een korte opmerking erover gebleven.

Het leek mij dus goed op deze kwestie dieper in te gaan, vooral daar al spoedig mijn verwachting uitkwam, dat er zich hier wel degelijk verschillen voordoen.

In verband hiermee deed ik eenige waarnemingen over de ontwikkeling en levenswijze van *Pseudococcus citri*, die in het derde hoofdstuk te vinden zijn.

HOOFDSTUK II

TECHNIEK

1. Materiaal en kweekwijze

Pseudococcus citri is haast in iedere warme kas te vinden, zoodat ik zonder veel moeite aan materiaal hiervan kon komen. De dieren, die ik gedurende mijn proeven en onderzoek gebruikte, waren alle afkomstig van hetzelfde materiaal, wat ik steeds behield en verder kweekte.

Voor dit verder kweken heeft men alleen te zorgen dat de dieren bij het afsterven der voedsterplanten bijtijds op nieuwe exemplaren worden gezet. De volgende generaties tieren dan lustig voort.

Om iets van de levenswijze van de luis waar te nemen, bracht ik de dieren op afgeplukte bladeren die ik in glazen doozen hield, waarin ik ze gemakkelijk kon controleeren.

Pseudococcus citri is zeer polyphaag; ik was dus niet aan een bepaalde voedsterplant gebonden. Dat de dieren gemakkelijk op andere planten overgaan, bleek uit het feit, dat de tabak- en vlasplanten, die in dezelfde kas stonden, op een gegeven moment ook dik onder deze luis zaten.

Het is dan ook aan te raden de planten met luis zorgvuldig te isoleeren en apart van de luisvrije contrôleplanten te houden, anders treedt spoedig een algemeene luizeplaag op. Sterven nl. de voedsterplanten af, dan gaan de dieren deze verlaten en kunnen zich dan vaak over groote afstand verplaatsen en op nieuwe planten terecht komen. Bij nog in goede toestand verkeerende voedsterplanten is het gevaar voor een dergelijke trek minder groot.

Als voedsterplant koos ik *Coleus*, omdat deze plant bij voorkeur door de luis bezocht wordt en er zelfs zonder voortdurende contrôle niet vrij van te houden is. Bovendien is *Coleus* gemakkelijk en vlug door stekken te vermeerderen. De schildluis houdt

zich op bepaalde plaatsen op stengels en bladeren op en dit was bij mijn proeven een voordeel, daar men dan vlugger en beter een overzicht krijgt van het aantal luizen op de plant aanwezig. Bij Balsemien b.v. zitten de jonge luisjes heel veel in de nog opgevouwen jongste blaadjes en zijn dan moeilijk te vinden en gauw over het hoofd te zien.

In het begin had ik tot mijn beschikking een drietal van de talrijke variëteiten, die er van *Coleus* bestaan, n.l. twee *Verschaffelt*-variëteiten, een groene en een roode en nog een paarsbonte variëteit. Maar na eenige tijd hield ik alleen de roode *Verschaffelt* voor mijn proeven over. Want deze variëteit had het voordeel zich weinig en pas laat te vertakken en te bloeien. Bij de anderen was juist het omgekeerde het geval, dit zijn zich sterk vertakkende planten, die onmiddellijk bloeien, waardoor vergelijking van de lengtetoeename bij de groeiproeven onzuiver werd.

Hoewel ik dus in hoofdzaak werkte met *Coleus*, kweekte ik toch ook dieren op Balsemienstekken en Tomatenplantjes. Voor enkele groeiproeven heb ik tomatenzaailingen gebruikt.

Bij een aantal groeiproeven infecteerde ik de planten met jonge luis, pas uit het ei gekomen. Om over een voldoende aantal van deze jonge larfjes te kunnen beschikken, bracht ik wasspinsel met eieren op smalle reepjes zwart papier. Hierop zijn bij het uitkomen de jonge diertjes duidelijk te zien. Deze reepjes papier werden in kleine glazen buisjes gebracht, aan beide zijden met een watteprop afgesloten. Deze buisjes werden nu in papier gewikkeld, zoo dat het eene uiteinde vrij bleef, dus hierin het licht viel. Alle jonge larfjes verzamelen zich dan bij deze watteprop en men kan bij opening van het buisje heel gemakkelijk met een penseeltje, waarvan de haren op een paar na zijn afgeknipt, de luisjes opnemen en ze op de bladeren zetten. Doet men dit voorzichtig, dan zal men hen weinig beschadigen.

Bracht ik op één plant slechts eenmaal dergelijke jonge luis, dan kreeg ik dus planten, waarop alle luizen van dezelfde leeftijd waren. Dit was van belang voor het onderzoek naar de steken van de verschillende stadia. Ik kon nu van deze planten op ieder tijdstip materiaal fixeeren.

Deze planten moesten natuurlijk volkomen geïsoleerd blijven, zoodat er geen andere luis tusschen kon komen. Deze isolatie bereikte ik door de planten op omgekeerde bloempotten te zetten, die in bakjes met water stonden. Tevens werden ze zoover uit elkaar gezet dat ook de bladeren elkaar niet raakten. Zoo kon ook hierover geen vermenging met andere luis plaats vinden.

2. Het fixeeren

Ik maakte doorsneden zoowel van versch, als van gefixeerd materiaal.

Wilde ik verse coupes snijden, dan dompelde ik het stengel- of bladstuk, waarop de luizen zaten, ± 15 sec. in alcohol 96 % en spoelde het daarna direct in water af. Hierdoor worden de dieren gedood en kunnen dus hun styletten niet meer uit de plant terugtrekken, terwijl het plantenweefsel onbeschadigd en levend blijft.

Voor de bestudeering van het verloop der styletten en speekselscheeden in de plant, waren dergelijke coupes echter niet voldoende, daar deze vaak in 4—7 opvolgende doorsneden liggen.

Ik maakte dus hiervoor microtoomsneden van gefixeerd materiaal. Zweigelt (1915) geeft als het beste fixatiemiddel aan een alcoholische sublimaatoplossing, liefst warm te gebruiken. Mijn resultaten hiermee waren slecht.

Smith (1926) fixeerte met 4 verschillende vloeistoffen en kreeg de beste resultaten met Carnoy's vloeistof en met Flemming.

In de meeste gevallen fixeerte ik van hetzelfde materiaal gedeelten in verschillende vloeistoffen en gebruikte hiervoor:

- 1° Carnoy's vloeistof (1 d. ijsazijn, 6 d. alc abs, 3 d. chloroform).
- 2° Farmer's vloeistof (2 d. alc. abs. 1 d. ijsazijn).
- 3° $\frac{1}{2}$ % chroomzuur.
- 4° alcohol 70 %.

Met Carnoy's vloeistof krijgt men (waarschijnlijk door de chloroform) gauw schrompeling.

Het beste beviel mij de tweede vloeistof, die ik dan ook het meeste gebruikt heb.

Fixatie met $\frac{1}{2}$ % chroomzuur gelukte het beste als men er tegelijkertijd de lucht uitpompte. Maar hierdoor vielen vaak de luizen van het plantendeel af, zoodat ik dit slechts in enkele gevallen toegepast heb.

Het gefixeerde materiaal werd verder op de gewone wijze in paraffine ingesmolten en gesneden. De dikte der coupes was 30—35 μ . Snijdt men dunner dan vallen de meeste styletten en speekselscheeden eruit.

In het geheel heb ik 3 à 4000 coupes gemaakt, waarvan het grootste deel microtoomsneden waren. Hierin heb ik ± 150 —200 scheeden of stylettenbundels aangetroffen. Iedere serie bestond uit 160—200 coupes, waarin ik dan 5 tot 8 scheeden of stylettenbundels aantrof, verdeeld over 5 tot 20 coupes. Dit is natuurlijk zeer verschillend en afhankelijk van de ligging van de scheede ten opzichte van het snijvlak. Zelden treft men het geheele verloop van een scheede in één coupe, maar deze is meestal over meerdere coupes verdeeld.

Van iedere serie vindt men dus slechts in enkele doorsneden sporen van luizen en deze kans is natuurlijk des te grooter, hoe meer luis er op het te snijden plantendeel heeft gezeten.

3. De kleuring

De beste kleuring is met safranine, reeds door Zweigelt aangegeven. Ik gebruikte hiervoor een alcoholische oplossing en hierdoor wordt het speeksel mooi rood gekleurd en steekt duidelijk af tegen het omgevende plasma.

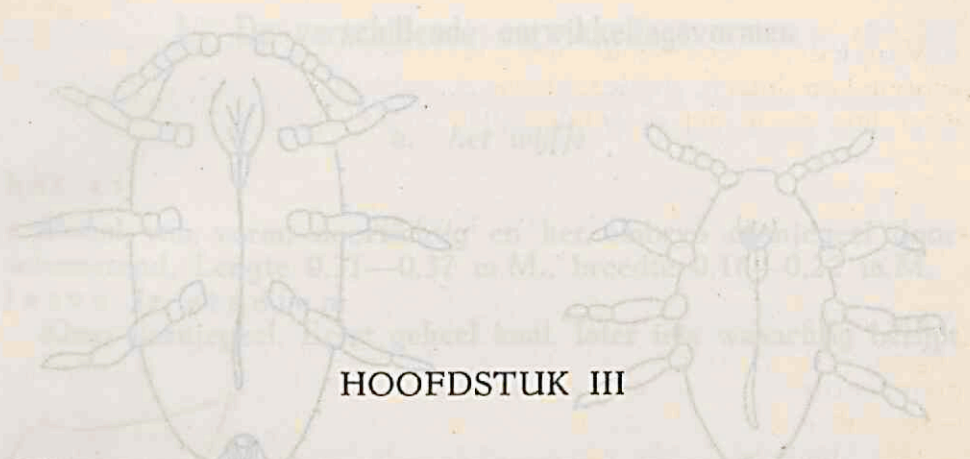
Met Heidenhain's haemotoxyline krijgt men ook goede kleuring, deze is echter veel omslachtiger zonder daarbij beter te voldoen.

Doorsneden van versch materiaal werden, naast de kleuring met safranine (waterige oplossing) ook wel behandeld met neutraal rood en methyleenblauw.

De gekleurde coupes werden daarna in canadabalsem of glycerine ingesloten.

4. Preparaten van de luizen

Ter bestudeering van de verschillende ontwikkelingsstadia werden deze in alcohol 70 % gedood en daarna volgens de methode van Roepke (1929) behandeld met melkzuur en chloralphenol, waarna zij geheel doorzichtig geworden, in Berlesevloei-stof werden ingesloten.



HOOFDSTUK III

ONTWIKKELING VAN PSEUDOCOCCUS CITRI (RISSE) FERN.

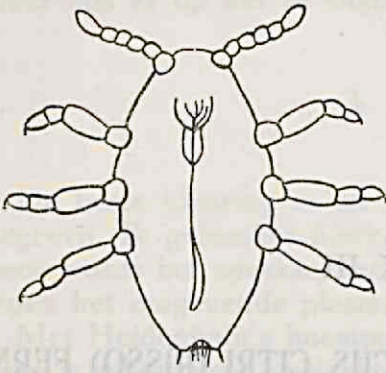
Pseudococcus citri (Risso) Fern. (*Dactylopius citri* Sign.) behoort tot de z.g. wolluizen („mealy bugs”), waarvan dit geslacht wel een van de bekendste is.

In onze streken is *Pseudococcus citri* uitsluitend een kasschild-luis. Maar in de subtropen en tropen is deze soort inheemsch en kan daar zeer schadelijk optreden. In Palestina (Bodenheimer en Gutfeld 1929) en in Egypte o.a. ondervindt men in de citruscultures veel last ervan en ook in de tropische landbouw is het voor sommige gewassen een gevreesde vijand. Van der Goot (1917) geeft zelfs op, dat *Pseudococcus citri* wel „de gevaarlijke cacaoluis” wordt genoemd. De schade schijnt echter voor cacao nooit groote afmetingen aan te nemen, wat wel bij koffie-cultures het geval is.

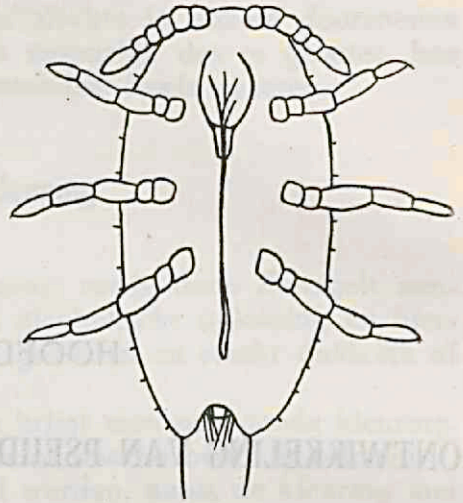
In de literatuur vindt men opgegeven, dat deze schildluis beschreven is door Berlese in de Rivista di Patologia vegetale van 1893 en ook in Green's werk over de Cocciden van Ceylon. Beide werken heb ik helaas niet in handen kunnen krijgen.

Echter vindt men bij Newstead in zijn monografie over Cocciden een beknopte beschrijving onder de naam van *Dactylopius citri* Risso, tevens worden er eenige afbeeldingen van gegeven.

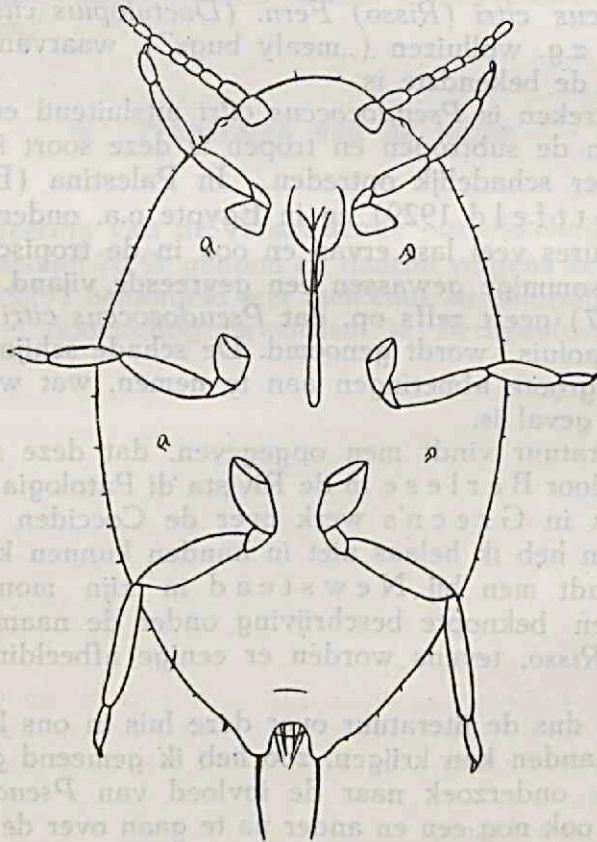
Daar men dus de literatuur over deze luis in ons land blijkbaar moeilijk in handen kan krijgen, zoo heb ik gemeend goed te doen, tijdens mijn onderzoek naar de invloed van *Pseudococcus citri* op de plant, ook nog een en ander na te gaan over de ontwikkeling van het dier zelf.



Figuur 1
Larve 1^e stadium vergr. 86 ×



Figuur 2
Larve 2^e stadium vergr. 86 ×



Figuur 3
Volwassen wijfe vlak na de laatste vervelling
vergr. 46 ×

I. De verschillende ontwikkelingsvormen

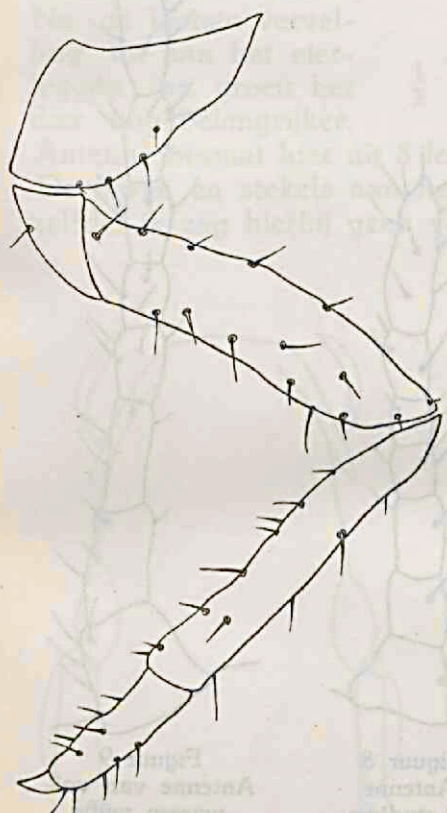
a. het wijfje

het ei

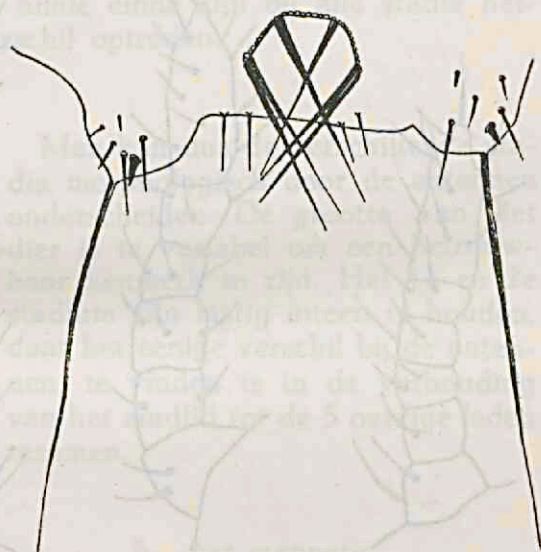
Ovaal van vorm, doorzichtig en het embryo oranjegeel doorschemerend. Lengte 0,31—0,37 m.M., breedte 0,16—0,22 m.M.

larve 1e stadium

Kleur oranjegeel. Eerst geheel kaal, later iets wasachtig berijpt.



Figuur 4



Figuur 5

Poot van volwassen wijfje vergr. 175 $\times$ Achtereinde volwassen wijfje vergr. 175 $\times$

Vlak na het uitkomen is de lengte $\pm$ 0,3 m.M. en de breedte $\pm$ 0,15 m.M. (fig. 1). Antenne (fig. 6) uit 6 leden bestaande, kort en plomp. Verhouding van het eindlid tot de 5 andere leden is hier als 2:3.

larve 2e stadium

Kleur oranjegeel tot bruin. Vlak na de vervelling nog kaal, maar spoedig met was bedekt. De lichaamsrand met zeer korte wasstompjes, terwijl twee uitsteeksels aan de achterrind duidelijk in

het oog springen door hun grotere lengte (fig. 10₁) Lengte $\pm$ 0,5 m.M.

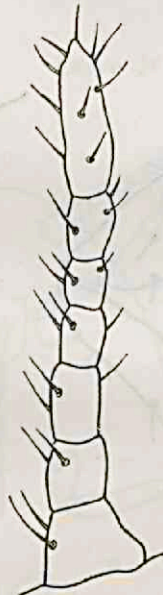
Antenne nog uit 6 leden bestaande, echter zijn hier de vijf eerste wat meer uitgegroeid. Verhouding eindlid tot de overige als 1 : 2.



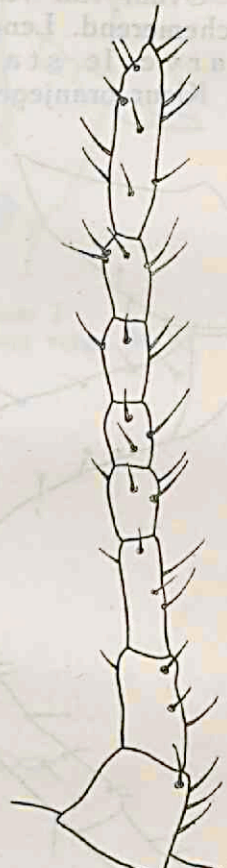
Figuur 6
Antenne
1e stadium
vergr. 300 $\times$



Figuur 7
Antenne
2^e stadium
vergr. 300 $\times$



Figuur 8
Antenne
3^e stadium
vergr. 300 $\times$



Figuur 9
Antenne van vol-
wassen wijfje
vergr. 175 $\times$

larve 3^e stadium

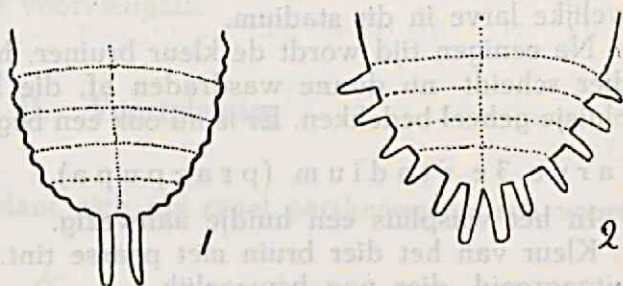
Gelijkt al volkomen op het volwassen wijfje, alleen kleiner. Het eenige verschil zijn verder de antennen, die hier uit 7 leden bestaan, en langer en slanker zijn dan in het 2^e stadium. De was-uitsteeksels aan de rand zijn veel groter, zoodat de 2 achterste, die dezelfde lengte hebben behouden, niet meer zoo duidelijk uitsteken (fig. 10₂).

volwassen wijfje

Kleur als de vorige, dus oranje-bruin, met wasbedekking en rand-uitsteeksels. De wasbedekking laat duidelijk de segmenteering en een rugnaad zien.

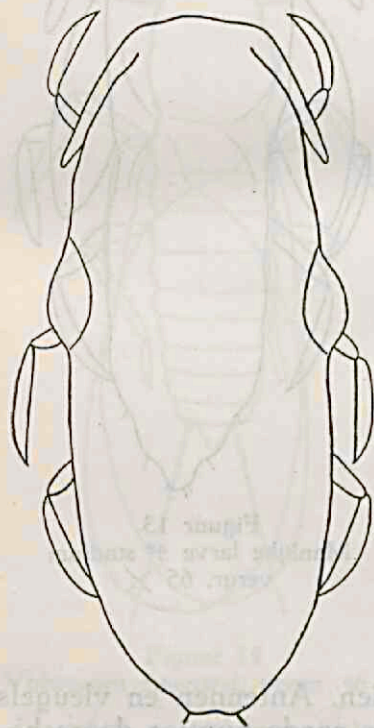
Lengte is zeer variërend, van 2—4 m.m. Na de laatste vervelling tot aan het eierleggen toe, groeit het dier nog belangrijker.

Antenne bestaat hier uit 8 leden en is langer en slanker van vorm. De haren en stekels aan het anale einde zijn bij alle stadia hetzelfde, ik zag hierbij geen verschil optreden.



Figuur 10

- 1 Achtereinde 2^e stadium vrouwelijke larve
2 Achtereinde 3^e stadium vrouwelijke larve



Figuur 11

Manlijke larve voor de 2^e vervelling, begin van vleugelstompjes.
vergr. 65 X

Men kan dus de verschillende stadia morphologisch door de antennen onderscheiden. De grootte van het dier is te variabel om een betrouwbaar kenmerk te zijn. Het 1e en 2e stadium zijn lastig uiteen te houden, daar het eenige verschil bij de antennen te vinden is in de verhouding van het eindlid tot de 5 overige leden tezamen.

b. het mannetje

Het mannetje maakt een vervelling meer door dan het wijfje, hier zijn dus 4 stadia te vinden tusschen ei en volwassen imago.

het ei

Niet te onderscheiden van dat van een wijfje.

larve 1 stadium

Hetzelfde als de vrouwelijke larve.

larve 2^e stadium

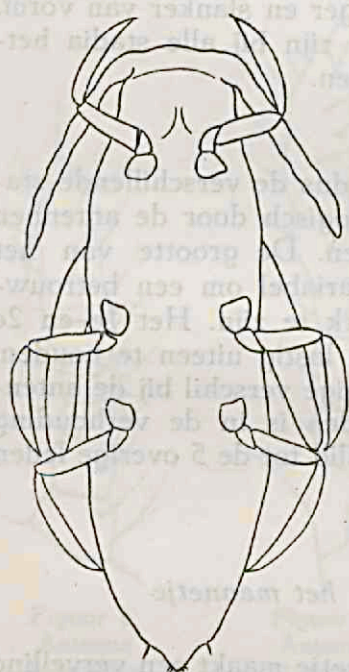
Vlak na de vervelling is het niet te onderscheiden van de vrouwelijke larve in dit stadium.

Na eenigen tijd wordt de kleur bruiner, het lichaam platter. Het dier scheidt nu dunne wasdraden af, die het als met een wattenpluisje geheel bedekken. Er is nu ook een begin van vleugelstompjes.

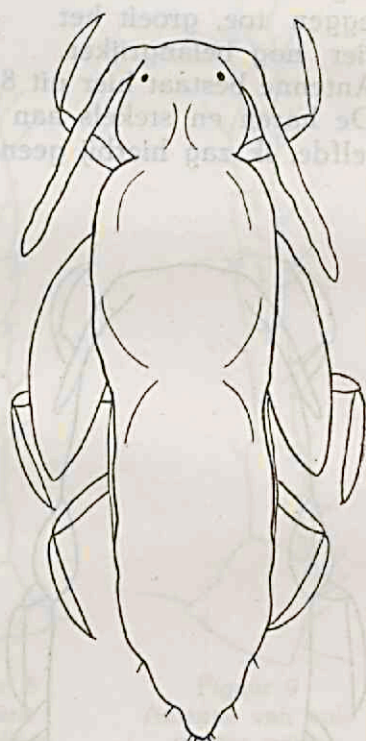
larve 3^e stadium (praepupa)

In het waspluis een huidje aanwezig.

Kleur van het dier bruin met paarse tint. Vleugelstompjes meer uitgegroeid, dier nog bewegelijk.



Figuur 12
Manlijke larve 3^e stadium
vergr. 65 ×



Figuur 13
Manlijke larve 4^e stadium
vergr. 65 ×

larve 4^e stadium (pupa)

Nu 2 huidjes in het waspluis te vinden. Antennen en vleugels meer uitgroeïend. Oogen nu duidelijk als roode puntjes doorschermerend. Kop en thorax al vorm krijgend, bewegelijk, maar traag.

Volwassen mannetje

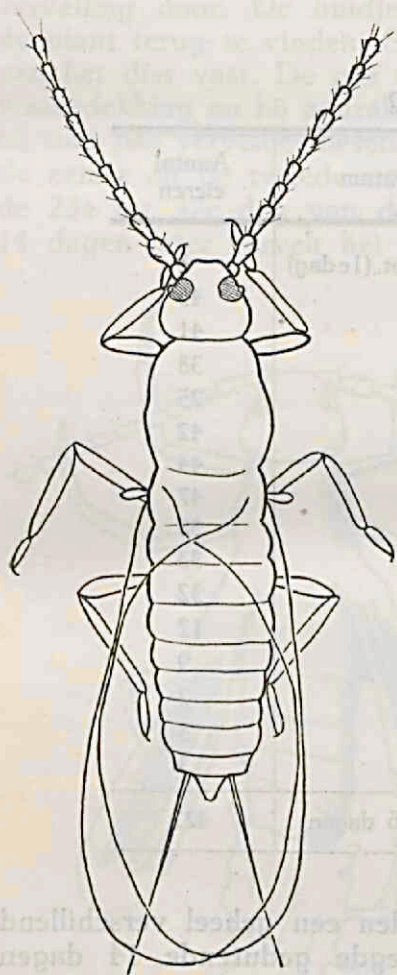
Kleur bruin. Oogen donkerrood. Vleugels wit, doorzichtig. 2

lange, witte staartdraden. 't Geheele dier iets wasberijpt. Antenne 10-ledig, behaard.

2 haltertjes achter de voorvleugels.

II. Voortplanting

Pseudococcus citri plant zich als regel parthenogenetisch voort,



Figuur 14

Volwassen mannetje, vergr. 46 ×



Figuur 15

Halter van volwassen mannetje,
vergr. 500 ×

daar het aantal mannetjes gering is, zoodat de kans op bevruchting klein is.

Het al of niet bevruchte wijfje legt, als het 50 tot 80 dagen oud is, haar eieren in wasspinsel onder het achtereind van het abdomen. Het aantal eieren, dat een dier legt, is zeer wisselend,

onder de gegeven omstandigheden was dit als regel 100 tot 200, maar ook vond ik in het spinsel wel 300 en 400 eieren aanwezig.

Dit eierleggen geschiedt gedurende verschillende dagen. Bracht ik een dier, dat de leeftijd ervoor had, op een blad in een glazen doos, dan begon zij daar al spoedig wasdraden onder het abdomen af te scheiden en ± 24 uur hierna waren hierin de eerste eieren gelegd.

In onderstaande tabel vindt men het aantal eieren die twee dieren telkens iederen dag produceerden. Hieruit ziet men dus dat

TABEL I

No. 1

No. 2

Datum	Aantal eieren	Datum	Aantal eieren
6 Sept. (1e dag)	26	7 Sept. (1e dag)	8
7 "	54	8 "	45
8 "	82	9 "	41
9 "	91	10 "	38
10 "	54	11 "	25
11 "	78	12 "	42
12 "	50	13 "	44
13 "	49	14 "	47
14 "	70	15 "	38
15 "	37	16 "	33
16 "	39	17 "	32
17 "	30	18 "	12
18 "	11	19 "	9
19 "	36	20 "	2
		21 "	3
		22 "	3
in 14 dagen	707	in 16 dagen	422

2 wijfjes onder dezelfde omstandigheden een geheel verschillend aantal eieren voortbrengen. No. 1 legde gedurende 14 dagen een buitengewoon groot aantal eieren, terwijl No. 2 telkens een veel kleiner aantal tegelijk produceerde en ook de totale hoeveelheid veel minder was. De dieren zelf waren aan het eind geheel plat en ingeschrompeld, hoewel ze nog wel een paar dagen leefden nadat het laatste ei gelegd was.

III. Verdere ontwikkeling

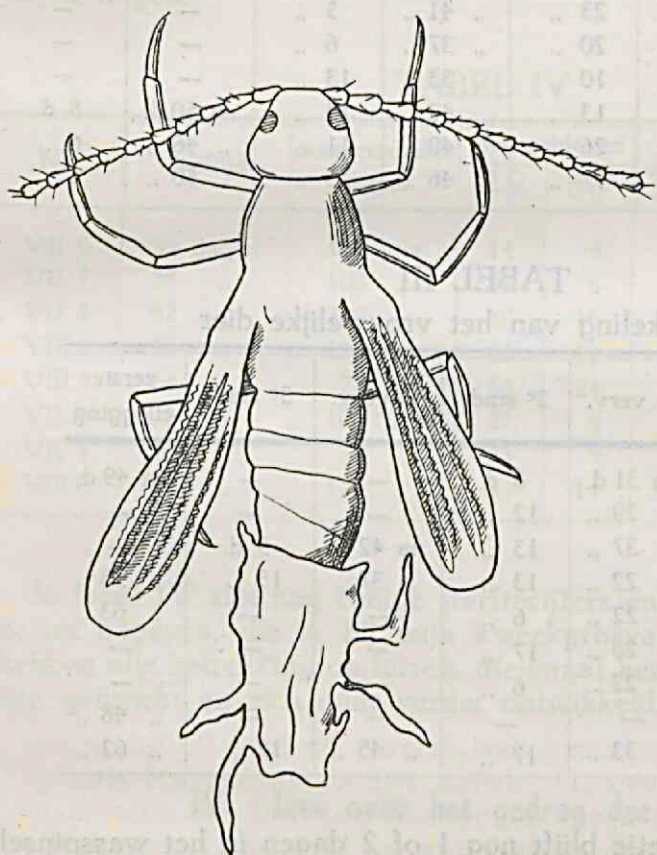
Na 6 tot 12 dagen komen de eieren uit. De jonge larfjes zijn dadelijk zeer bewegelijk en blijven maar kort in het spinsel onder het moederdier. Ze loopen al gauw op de plant rond en begeven zich naar de onderkant der bladeren, waar zij hun mondwerktuigen in het bladmoes steken.

9 tot 16 dagen na het uitkomen maken de larfjes hun eerste vervelling door. De huidjes zijn als kleine witte vliedertjes op de plant terug te vinden. Soms kleven ze nog aan het achtereind van het dier vast. De pas vervelde dieren zijn oranjegeel, zonder wasbedekking en bij aanraking verplaatsen zij zich gauw, iets wat bij niet pas vervelde dieren vrij lang duurt. Meestal ligt tusschen de eerste en de tweede vervelling 14 dagen. Deze heeft dus op de 23e tot 37e dag van de ontwikkeling plaats. Ongeveer weer 14 dagen later vervelt het dier dan voor de derde maal, waarna

de wijfjes uitgroeien tot ze rijp zijn om eieren te leggen. Dit tijdstip is nogal verschillend. Soms vond ik al na 48 dagen vanaf het uitkomen, de eerste eieren, bij anderen was het pas na 83 dagen.

Vlak voor de tweede vervelling gaan de manlijke larfjes zich anders gedragen dan de vrouwelijke. De manlijke blijven gedurende hun verdere ontwikkeling op de onderkant der bladeren en zuigen nu niet meer.

Reeds voor de tweede vervelling scheiden zij een wasspinsel af, dat het geheele dier bedekt en de indruk



Figuur 16

(Mannetje uit de pophuid kruipend, vleugels nog opgevouwen, verg. 46 X)

maakt van een wattepluisje. Hieronder vervelt het dier voor de tweede maal en het huidje, evenals de latere huidjes, blijven in het wasspinsel, al komen ze wel vaak aan de buitenkant hiervan te liggen.

Het tijdstip dat manlijke en vrouwelijke larven voor de 2e maal vervellen is ongeveer gelijk.

De manlijke larven maken nog een vierde vervelling door, die meestal enkele dagen na de derde, dus gauw erop plaats heeft.

TABEL II
Ontwikkeling van het manlijke dier

No.	1 ^e stadium 1 ^e verv.	2 ^e verv.	2 ^e stad.	3 ^e verv.	praepupa	4 ^e verv.	pupa.
8 a.	17 d.	na 47 d.	30 d.	—	—	—	—
8 d.	11 „	„ 34 „	23 „	na 39 d.	16 d.	—	—
9 c.	13 „	„ 36 „	23 „	„ 41 „	5 „	—	—
8 b.	11 „	„ 31 „	20 „	„ 37 „	6 „	—	—
13 b.	18 „	„ 20 „	10 „	„ 33 „	13 „	—	—
6 a.	15 „	„ 28 „	13 „	„ 42 „	14 „	na 50 d.	8 d.
4 b.	13 „	„ 39 „	26 „	„ 40 „	11 „	„ 46 „	6 „
4 c.	17 „	„ 34 „	17 „	„ 46 „	10 „	„ 50 „	4 „

TABEL III
Ontwikkeling van het vrouwelijke dier

No.	1 ^e stadium 1 ^e verv.	2 ^e verv.	2 ^e stad.	3 ^e verv.	3 ^e stad.	eerste eilegging
3 a.	23 d.	na 31 d.	8 d.	—	—	na 49 d.
8 a.	17 „	„ 29 „	12 „	—	—	—
9 c.	14 „	„ 37 „	13 „	na 42 d.	5 d.	—
13 a.	9 „	„ 22 „	13 „	„ 37 „	15 „	„ 53 „
1 b.	16 „	„ 22 „	6 „	—	—	„ 63 „
10 a.	11 „	„ 28 „	17 „	—	—	—
9 a.	16 „	„ 22 „	6 „	—	—	—
2 a.	24 „	—	—	—	—	„ 48 „
6 c.	16 „	„ 33 „	17 „	„ 45 „	12 „	„ 62 „

Het volwassen mannetje blijft nog 1 of 2 dagen in het wasspinsel zitten en gaat dan op zoek naar vrouwelijke dieren. Gewoonlijk zijn ze echter zeer traag en stumperig in hun bewegen, vliegen zag ik ze nooit. Ze leven maar 2 of 3 dagen als volwassen dier. Het

percentage mannetjes bij mijn kweekproeven was meestal $\pm 20\%$ (zie tabel 4).

Alle manlijke ontwikkelingsstadia hebben bewegelijke pooten, alhoewel ze traag in hun bewegingen zijn, en zonder noodzaak niet uit hun wasspinsel komen. Haalt men dit echter met een naald weg en plaagt men hun een beetje, dan gaan zij naar een andere plek en vormen daar opnieuw een wasomhulsel.

In de tabellen 2 en 3 zijn eenige door mij gevonden ontwikkelingsstadien gegeven. Ik kweekte deze dieren in het laboratorium en hoofdzakelijk in de maanden Mei tot September.

Dat de duur der ontwikkeling zeer sterk beïnvloed wordt door de temperatuur, vindt men in de publicatie van Bodenheimer en Gutfeld (1929). Hierin geven zij curven van de ontwikkelingsduur van *Pseudococcus citri* in Palestina bij verschillende temperaturen. Bij 25° C. vonden zij een tijdsverloop van 25 dagen voor de ontwikkeling van een ei tot eierlegend wijfje, terwijl deze ontwikkeling bij $22-23^{\circ}$ C. verlengd werd tot 60, 75 en 92 dagen.

TABEL IV

No.	leeftijd	oorspronkelijk aantal	overgebleven		sterfte cijfer	percentage $\sigma\sigma$
			♀ ♀	♂ ♂		
VII 6	34 dagen	100 luis	14	4	80 %	20 %
VII 7	37 "	100 "	37	6	67 %	18 %
VII 8	52 "	200 "	60	16	62 %	20 %
VIII 6	36 "	170 "	65	11	56 %	14,4 %
VIII 3	54 "	77 "	53	24	52 %	19,5 %
VII 5	70 "	100 "	27	4	69 %	12,5 %
VII 4	70 "	70 "	23	5	60 %	17 %
VIII 8	57 "	120 "	53	14	44 %	20 %

In tabel IV zijn nog eenige sterftecijfers en het percentage mannetjes gegeven, die ik bij mijn kweekproeven vond. Deze cijfers hebben alle betrekking op luizen, die vanaf het ei op *Coleus*-planten zijn gebracht en zich daar verder ontwikkeld hebben.

IV. Iets over het gedrag der larfjes

Om na te gaan hoe de pasgeboren larfjes zich gedragen als ze op de plant komen, zette ik een aantal ervan op de bovenkant

van een blad van een luisvrije Coleus. Ik controleerde nu telkens na eenigen tijd waar deze luisjes gebleven waren.

Zoodra het dier op het blad is gezet, begint het zich te bewegen en heen en weer te loopen. Reeds na $\frac{1}{2}$ uur, ja, soms zelfs voordat ik het geheele troepje erop had gezet, waren de meeste naar de bladonderkant verdwenen. In onderstaande tabel vindt men het aantal dat ik na bepaalden tijd op de bovenkant der bladeren aantrof. Hierbij zijn alleen de getallen op de bovenkant gegeven, daar de ervaring mij leerde, dat zelden of nooit bij een dergelijk

TABEL V

	op blad gezet		op blad bovenkant	na 24 uur nog op blad boven- kant
No. 1	120 luis	na $\frac{1}{2}$ uur	15	—
		„ $1\frac{1}{2}$ „	1	—
		„ 24 „	1	1
No. 3	100 „	„ 1 „	2	—
		„ 24 „	2	2
		„ 48 „	—	—
No. 5	100 „	„ $\frac{1}{2}$ „	17	—
		„ 5 „	4	—
		„ 24 „	6	6
No. 7	100 „	„ 24 „	7	7
No. 6	100 „	„ 4 „	9	—
		„ 24 „	5	5
No. 9	140 „	„ 24 „	12	12
No. 8	140 „	„ 24 „	6	6
		„ 48 „	—	—

Totaal van 800 luis na 24 uur nog 47 ex. op de bladbovenkant.

De overige zijn alle op de bladonderkant te vinden.

geval de jonge dieren zich van het blad naar de stengel begeven. Daardoor zijn alle luisjes, die niet meer op de bovenkant van het blad waren, aan de onderkant terug te vinden. Na 24 uur zijn slechts enkelen als uitzondering nog op de bovenkant te vinden. Deze krabbelen daar dan rond, terwijl de luisjes aan de onderkant reeds lang zuigen en zich vastgehecht hebben.

Deze voorkeur van de luisjes voor de bladonderkant is ook nog overheerschend in het 2e stadium.

Is het hierbij nu de morphologische onderkant van het blad, die opgezocht wordt?

Om dit te onderzoeken kweekte ik dieren op afgeplukte bladeren in glazen doozen, waarbij ik dan de dieren telkens op verse bladeren overbracht. Hieruit bleek nu, dat het voor de jonge luisjes onverschillig was, of de morphologische boven- of onderkant van het blad naar beneden was gekeerd. De eerste tien dagen zeker, trekken de larfjes toch, evenals op de plant zelf, naar de naar onderen gerichtten kant van het blad. Draaide ik dan het blad om, zoodat nu de tegenovergestelde kant naar beneden kwam, dan waren na 1 of 2 dagen weer de meeste dieren naar de naar beneden gekeerde zijde verdwenen. Er was hier dus geen sprake van een voorkeur voor de morphologische bladonderkant.

Bij oudere dieren, die ook op de plant nog naar de onderkant der bladeren trekken, zag ik in de doozen deze voorkeur met de leeftijd verminderen. Ik vond evenveel malen de dieren op de naar boven- als op de naar beneden gekeerde bladkant. Ook van eenige voorkeur voor een der morphologische kanten is niets te merken. Ik vermoed dat hierbij een rol zal spelen het feit, dat door de toenemende grootte van het dier, het zich minder gemakkelijk tusschen glas en blad heen bewegen zal, waarvoor het dus op de naar boven gekeerde zijde meer ruimte heeft. Is het dus niet de morphologische onderkant van het blad die opgezocht wordt, welke factoren zijn het dan die deze voorkeur voor de naar beneden gerichtten bladkant veroorzaken?

Bayer (1929) in zijn boekje over de geotaxis en phototaxis van *Pseudococcus adonidum* vindt bij dit dier, dat de geotaxis sterk afhankelijk is van de voedingstoestand van de luis. Hongerende dieren reageeren negatief geotactisch, terwijl normaal gevoede luis positief of niet geotactisch gevoelig is. Dit laatste vindt hij vooral bij zuigende dieren van alle leeftijden. Nuchtere, dus pasgeboren larfjes zijn nog weinig gevoelig, 70 % reageert schijnbaar geheel niet op de zwaartekrachts prikkel.

Voor de phototaxis, niet door de voedingstoestand beïnvloed, vindt Bayer bij zijn luizen meestal een negatief phototactische gevoeligheid, die met de leeftijd toeneemt.

Dit zou dus, was het evenzoo bij *Pseudococcus citri*, een der oorzaken kunnen zijn, waarom de jonge luis altijd de onderkant der bladeren opzoekt.

Om na te gaan of de pas uit het ei gekomen larfjes phototactisch reageeren, deed ik het volgende. Ik bracht eieren van *Pseudococcus citri* in het midden van gelijke glazen buisjes, die aan beide zijden open en op dezelfde manier met een watteprop gesloten waren. Een deel der buisjes werd zoo in zwart papier gerold, dat alleen het eene uiteinde er $\pm \frac{1}{2}$ c.M. buiten stak, dus hier de eenige plek was, waar licht in het buisje viel. De andere buisjes werden zoo, niet in papier neergelegd. Iederen dag kwamen er nu een aantal eieren uit en de pasgeboren larfjes gingen zich door

het buisje bewegen. Opgeteekend werd nu iederen dag waar zij zich bevonden, ze werden er uitgenomen en de buisjes weer gesloten en op dezelfde wijze neergelegd.

De resultaten geeft tabel 6. Men ziet hieruit, dat van de 383 luisjes, er zich slechts 15 aan de donkere kant bevonden, dus slechts 3,9 %. Daar de twee uiteinden van de buisjes alleen in licht verschillen, zoo is het een phototaktische gevoeligheid, die hier tot uiting komt. In de buisjes, die niet in papier gerold waren, dus geheel in het licht lagen, zag ik geen bepaalde voorkeur voor een bepaalde plaats, maar waren ze door het geheele buisje verspreid. Gewoonlijk lagen de buisjes horizontaal, maar de keeren, dat ik ze schuin hield met het belichte einde naar boven of naar beneden, waarbij dus de zwaartekracht als prikkel hun gedrag kon beïnvloeden, kon ik niet het minste verschil in het gedrag der luisjes zien. Of nu de lichtkant naar beneden of naar boven gehouden werd, altijd trok het meerendeel naar het licht toe. Is hier dus een geotaktische gevoeligheid aanwezig, dan is deze toch te gering om de phototaktische gevoeligheid te beïnvloeden en hierbij een rol te spelen.

Waarom nu dezelfde larfjes, op een blad gezet, zich geheel anders gedragen en juist zoo gauw mogelijk van het licht weghollen naar de beschaduwde bladonderkant, is mij onbekend. Speelt de vochtigheid hierbij een rol of slaat de phototaktische stemming plotseling om? Proeven in deze richting heb ik niet verder genomen.

De meeste jonge schildluislarfjes worden sterk door licht aangetrokken; dit is een algemeen bekend verschijnsel en van belang voor de verspreiding op de planten. Daarom is het vreemd dat Bayer voor de larfjes van *Pseudococcus adonidum* vindt dat deze niet of negatief phototactisch reageeren, dit lijkt mij een uitzonderingsgeval toe.

TABEL VI

Buisjes met aan een kant licht invallend.

aantal luisjes	aan de lichtkant	aan de donkere kant	in het midden
34	31	1	2
25	21	—	4
33	31	2	—
18	14	4	—
17	17	—	—
38	30	4	4
16	16	—	—
17	17	—	—
14	14	—	—
8	8	—	—
7	7	—	—
14	14	—	—
7	7	—	—
40	40	—	—
16	16	—	—
40	40	—	—
17	15	2	—
10	10	—	—
5	9	2	—
7	7	—	—
383	358	15	10

Buisjes geheel in het licht.

aantal luisjes	linker uiteinde	rechter uiteinde	in het midden
29	4	13	12
39	6	10	23
35	18	6	11
26	12	8	6
129	30	37	52

HOOFDSTUK IV

HET SPEEKSEL

Literatuur

I. Het voorkomen van speekselscheeden in de plant

a. Bij *Rhynchoten* in het algemeen

In de literatuur zijn verschillende onderzoeken te vinden, die handelen over van plantensappen levende *Rhynchoten*, n.l. enkele stukken over *Capsiden*, *Homoptera* en de talrijkere onderzoeken, die zich met het zuigen van *Aphiden* en *Cocciden* bezig houden.

Als men aan de hand van deze publicaties nagaat bij welke groepen hiervan speekselscheeden zijn gevonden, dan komt men tot het volgende.

1. *Capsiden*

Awati (1914) bestudeerde het zuigen van *Capsiden* zuiver van de anatomische kant, terwijl Horne en Lefroy (1914), Petherbridge en Husain (1918) en Smith (1920) den invloed van het zuigen op de plant als doel stelden. Uit deze onderzoeken blijkt, dat deze wantsen wel speeksel brengen in de wond, dat daar een rol speelt bij de voedselopname. Echter eenig spoor van een speekselscheede of zelfs alleen maar van resten van speeksel in de plant achterblijvend, kon niet worden aangetoond. Men mag dus veronderstellen dat het in de plant gebrachte speeksel weer met het voedsel wordt opgezogen.

2. *Jassiden*

Van de *Homoptera* bestudeerde Smith (1926) verschillende *Jassiden* in vergelijking met andere *Hemiptera*, o.a. met boven- genoemde *Capsiden*.

Ook hier waren geen speekselscheeden te vinden, echter zag hij langs de breede weg, die de styletten in het plantenweefsel maakten, een met saffranine zwak gekleurd lijntje, wat wel een speekselrest zou kunnen zijn. Dus van een duidelijke scheedevorming kan men hier in geen geval spreken.

Er blijven dus alleen de *Aphiden* en *Cocciden* over, waarvan het reeds aan Büsgen in 1891 bekend was, dat hier na het steken duidelijke speekselmassa's in het plantenweefsel achterblijven.

3. *Aphiden*

Büsgen haalt in zijn bekend werk „Der Hönigtau” verschillende onderzoekers aan die scheedeachtige massa's bij het steken van *Aphiden* vermelden. Zij hielden dit voor cellulose en gingen er niet verder op in.

Büsgen was eigenlijk de eerste, die het verschijnsel nauwkeuriger bestudeerde. Hij vond scheeden bij verschillende *Aphiden*, als *Aphis Brassicae*, *Lachnus*, e.a. en geeft er duidelijke afbeeldingen van.

Pétri (1908) toont ook scheeden aan voor *Phylloxera* op wijnstok. En dan komt in 1915 het groote grondleggende werk van Zweigelt dat over het zuigen van bladluizen handelt. Hij onderzoekt verschillende *Aphiden* en vond overal duidelijke speekselmassa's in de plant, ook nadat de styletten reeds lang waren teruggetrokken.

Van der Goot in zijn systematisch werk over de Nederlandsche bladluizen, zegt hierover in het algemeene gedeelte: „Beim Zurückziehen der Stechborsten bleibt im gewebe eine eigentümliche braune Substanz zurück, welche ursprünglich die Stechborsten wie eine Art Scheide umgeben hat.”

Davidson (1923) geeft fraaie teekeningen van de speekselscheeden van *Aphis rumicis* en vindt ze hier dan ook in alle gevallen, terwijl Chrystal (1925) voor een *Chermeside*, *Dreyfusia* ook het voorkomen van duidelijke speekselscheeden aangeeft. Smith, in het bij *Jassiden* al aangehaalde stuk, geeft scheeden aan voor *Myzus persicae* en *Macrosiphum solanifolii*.

En zoo zijn er nog wel meer auteurs te vinden die de kwestie terloops aanroeren en steeds bevestigen, dat bij *Aphiden* bij het zuigen, in de plant speekselscheeden optreden.

b. *Cocciden*

Büsgen (1891) onderzocht naast *Aphiden*, ook een *Coccide*, die hij *Coccus Cacti* noemt en waarbij hij een speekselscheede aantreft.

Kochs publiceert in 1900 een stuk over schildluizen op sinaas-

appel, citroen, e.a. en vermeldt hierin dat het speeksel om de styletten heen verhardt tot een scheede.

Morstatt (1908) vindt bij *Diaspis fallax* in de meeste, dus niet in alle door hem onderzochte gevallen wel een speekselscheede, terwijl P é t r i bij *Mytilaspis fulva* op de Olijf totaal geen scheede kan aantoonen.

Dit geval is echter een uitzondering, de meeste auteurs vinden ook voor Cocciden een duidelijke speekselscheede, zooals K e u c h e n i u s (1915) bij *Lecanium viride* en *Pseudococcus bicaudatus*, beide koffieschildluizen.

Van der Goot (1917) geeft als definitie voor speeksel-scheede „het spoedig verhardende speeksellaagje, dat de zuigborstels in het plantenweefsel altijd omgeeft en dat bij 't terugtrekken in de wonde achterblijft" en bevestigt het voorkomen hiervan bij *Pseudococcus crotonis*. S m i t h (1926) vindt duidelijke speeksel-scheeden bij de Cocciden, *Dactylopius longispinus* en *Aspidiotus hederae*. Het werk van B a y e r in 1929 wijdt ook een kort hoofdstuk aan het zuigen van *Pseudococcus adonidum* op *Ficus*. Hij spreekt hier over een speekselscheede die optreedt zoodra het rostrum binnendringt.

II. Is de scheede een zuiver dierlijk product, of is het een vermenging van dierlijke en plantaardige bestanddeelen

In tegenspraak met oudere onderzoekers, die de scheeden voor cellulose, dus plantaardig aanzagen, reageert B ü s g e n (1891) op het speeksel en ziet een intensieve roodkleuring met Millon's reagens en ook een positief resultaat met Biureetreactie. Beide wijzen op eiwitbestanddeelen en dus, zegt B ü s g e n, zijn de speekselscheeden als dierlijke producten te beschouwen. Cellulosereactie gaf het speeksel niet, behalve het buitenste, uiterst dunne laagje, wat met Joodjoodkalium en H_2SO_4 blauw afsteekt tegen de rest.

Morstatt vindt bij *Diaspis fallax* dat de scheeden zich niet kleuren met Millon's reagens, noch met pikrinezuur, terwijl P é t r i (1908) de kleuring wijt aan eiwit-looistofverbindingen. Hij beschouwt de scheeden als een dierlijk product dat zich in de cellen vermengt met plantaardige bestanddeelen. Dit zouden dan pectinezuur en tannine zijn. Het bruin worden van oudere scheeden zou veroorzaakt worden door het oxydeeren van deze looistoffen.

In zijn stuk van 1909 over „phylloxerierter Weinstöcke" gaat hij nog verder en beweert dat het een neerslag is om de styletten, ontstaan door vermenging van speeksel en celinhoud. Uit kleu-

ringen besluit hij dat dit mengsel bestaat uit Kallose en onoplosbaar Ca-pectaat.

Zweigelt (1915) ziet dat het speeksel, zolang het nog intercellulair verloopt, dus niet met de celinhoud in aanraking komt, zich donkerrood kleurt met saffranine. Komt het echter in de cellen zelf, dan wordt de kleur iets lichter in het begin. Er heeft hier dus een verandering plaats, die veroorzaakt zou worden door bovengenoemde vermenging met de celinhoud.

Is er in een cel een groote speekseluitstorting, b.v. zoodat de geheele cel ermee gevuld is, dan is deze massa intensief donkerrood gekleurd, wat zou wijzen op een volkomen doordringing van speeksel en celinhoud.

Wat betreft het al of niet voorkomen van looistoffen, wijst hij op de speekselscheeden in weefsel van *Ribes rubrum*. Deze plant is bijzonder rijk aan looistof en de scheeden zijn hierin omgeven door een donkere omtrek die dezelfde intensiteit van kleuring heeft als de looistofvakuolen, d.w.z. donkerder dan het speeksel zelf. Dit verschijnsel ziet men nooit in looistofarme weefsels.

Dat de scheeden zich kleuren met methyleenblauw zou volgens Zweigelt ook berusten op het looistofgehalte, waardoor looizuur-methyleenblauw neergeslagen wordt.

Keuchenius (1915) is een der weinige auteurs die geen vermenging van speeksel en celinhoud aanneemt. „Juist het feit dat beide vloeistoffen zich niet vermengen maakt het ontstaan van een speekselscheede mogelijk.

Het meerendeel der onderzoekers, die zich met deze kwestie bezighouden, zijn het echter met Büsgen en Zweigelt eens; n.l. dat de scheeden wel hoofdzakelijk een dierlijk product zijn, eiwitachtig, maar dat er toch aan de buitenkant vermenging met celbestanddeelen plaats vindt.

Volgens Davidson zou men hier niet mogen generaliseeren; het speeksel van verschillende luizen en in verschillende planten hoeft niet dezelfde samenstelling te hebben.

Verder sluit hij zich aan bij de meening van Pétri, en geeft als bewijs voor de aanwezigheid van pectinestoffen de kleuring met methyleenblauw. Hij experimenteert zelf echter niet verder in deze richting, zoodat zijn conclusies meer op het werk van anderen berusten en de kwestie niet verder brengen.

Anders is het met het werk van Chrystal (1925) over de speekselscheeden van *Dreyfusia*.

Deze auteur reageert op velerlei wijze op de scheeden en ziet hieruit dat er proteïdachtige stoffen in aanwezig zijn. Behalve deze kleuringen legt hij coupes waarin scheeden zijn, 24 uur in oplossingen van pepsine en van pancreatine. Vooral het laatste tast de scheeden aan, die voor het grootste deel verdwijnen, terwijl ze in de contrôles nog aanwezig zijn.

Hij gelooft niet aan pectine in de scheeden, daar hij 1° geen kleuring krijgt met Rutheniumrood en 2° het totaal verdwijnen van de scheeden door aantasting van pancreatine ook wijst op het niet of zeer weinig aanwezig zijn hiervan. 3° Methyleenblauw kan volgens hem ook niet beschouwd worden als een specifieke reactie op pectine, daar mogelijke mucine in het speeksel of andere bestanddeelen uit de cel afkomstig, zich er ook mee kleuren kunnen.

Zijn conclusie is dus: „the stylet-sheath responds to a wide variety of micro-chemical tests, some of which indicate that it is composed at least in part, of substances of a proteid nature.”

Een zeer voorzichtige uitspraak dus, die zich niet uitlaat over mogelijke plantaardige bijmengsels en die in overeenstemming is, met wat vroegere onderzoekers reeds veronderstelden.

III. De functie van het speeksel

a. *Mechanisch of chemisch*

Over de rol die het speeksel voor de luis zou spelen, bestonden vroeger twee opvattingen.

De oudste hiervan, thans meestal verlaten, vindt men hier en daar toch nog aangehaald. Deze theorie stamt van Büs gen (1891). Volgens hem zou het speeksel, zoodra het uit de styletten komt, verharden tot een stevige scheede. Deze zou dienen om de styletten bij elkaar te houden, die anders buiten het labium gekomen, bij het uitoefenen van druk, uit elkaar zouden wijken.

Verschillende anatomische onderzoekingen hebben echter aangetoond, dat, zooals Weber (1928) zegt, de borstels door verschillende inrichtingen zoo met elkaar verbonden zijn „dasz das Borstenbündel geschlossen bleibt, auch wenn es an der Spitze des Labiums austretend, in einen Fremdkörper eindringt.” Dit weerlegt dus het argument van Büs gen, als zouden de styletten, zoodra ze vrij kwamen, uit elkaar buigen.

Wel ziet men vaak, dat bij gefixeerde luizen er altijd een aantal is, waarbij de styletten buiten het labium in allerlei bochten uiteenwijken. De oorzaak hiervan is echter te zoeken in het feit, dat deze dieren van de plant genomen zijn, voordat ze hun styletten geheel uit het plantenweefsel hadden getrokken. Door het te vroeg er afnemen, worden ze losgerukt en daardoor de samenhang verbroken en wellicht beschadigd. Bij rondlopende, dus niet zuigende luizen, zag ik dit wild uiteenwijken en omkrullen ook nooit optreden.

Speelt dus het speeksel geen rol als scheede voor de styletten, dan zou het spoedig verharden slechts belemmerend werken op de beweging der borstels en op het zuigen.

Dit geeft dan ook P é t r i (1908) aanleiding, hierin de oorzaak te zoeken voor de vele vertakkingen van de scheeden. Doordat, zoo zegt hij, de styletten met een neerslag bedekt worden, kunnen zij op die plaats niet verder zuigen en trekt de luis ze een eind terug om ze opnieuw langs een nieuwe weg verder te steken.

De tegenwoordige opvatting is echter, dat de scheeden, hoewel op den duur verhardend, toch langen tijd vloeibaar blijven en voor de luis een chemische rol spelen, die ik straks bespreken zal.

Dat het speeksel niet direct hard wordt, zag Z w e i g e l t (1915) wanneer hij met zijn mes een speekselklompje uit het weefsel trok.

Verder wijst juist de regelmatige scheedevorming op een vloeien van het speeksel, terwijl bij het terugtrekken der styletten, de ruimte die deze innamen, ermee opgevuld wordt. Was dus de scheede al totaal verhard, dan kon men nooit zulke homogene scheeden te zien krijgen als die men in veel coupes aantreft.

Alles wijst dus op niet verharde speekselscheeden.

b. Chemische eigenschappen

Door de verschillende onderzoekers zijn aan het speeksel de volgende eigenschappen toegeschreven, die ik achtereenvolgens bespreken zal:

1. osmotische werking ten opzichte van de celinhoud;
2. oplossen van middenlamel en celwand;
3. diastatische enzymwerking;
4. vergiftige eigenschappen voor de protoplast.

1. Osmotische werking ten opzichte van de celinhoud

Dat het speeksel osmotische eigenschappen zou hebben ten opzichte van de inhoud der cellen, wordt reeds door Z w e i g e l t uitvoerig besproken.

Hij zag n.l. bij intercellulair verloop der speekselscheeden dat de inhoud der cellen, die hieraan grensden, alle „geplasmolyseerd” waren en wel in de richting der scheeden; het samengeschrumpelde plasma lag tegen de wand waar het speeksel aan grensde. Ook bij intracellulair verloop, dus wanneer de scheeden de cellen binnendringen, spreekt hij van een geplasmolyseerde inhoud, veroorzaakt door de osmotische zuiging van het speeksel uitgaande.

Mijns inziens heeft Z w e i g e l t hier niet altijd te doen met een zuivere plasmolyse en gebruikt hij dit woord hier ook voor een verschijnsel, dat er waarschijnlijk wel mee begint, maar waarbij reeds spoedig een beschadiging van de celinhoud optreedt, zooals hij zelf ook zegt. Hij ziet bij Aphiden, dat in de meeste gevallen

de cellen langs intercellulaire weg worden leeggezogen. Zoodoende worden de protoplasten geplasmolyseerd, zonder verder eenige beschadiging te vertoonen. Hier kan hij dus van plasmolyse spreken evenals Keuchenius doet, die dan ook opmerkt dat de cellen zich van de lichte plasmolyse weer herstellen.

In de gevallen echter, waar de cellen door de scheeden doorboord en dus mechanisch reeds beschadigd worden, mag men niet van plasmolyse spreken, zooals Zweigelt e.a. doen. Wel wordt hier celvocht aan de cel door de osmotische werking van het speeksel onttrokken, maar de protoplasten zijn beschadigd en kunnen zich niet meer herstellen. Zweigelt zelf zegt dan ook dat deze cellen vroeger of later toch afsterven.

Andere auteurs en ook ikzelf, zien in veel gevallen dat de cellen doorboord worden, zonder dat eenige beschadigingsverschijnselen optreden. De luis zal deze allen doorboren, echter niet leegzuigen. Doet hij dit wel, dan vertoont het plasma dadelijk samschrimpeling, bruinkleuring en degeneratieverschijnselen, die men echter nooit plasmolyse mag noemen.

Niet alleen zal deze osmotische werking van het speeksel bij het zuigen van belang zijn, maar hierdoor zal ook de turgor van de cellen dalen en zoodoende kan de luis zijn styletten tusschen de cellen door steken. Dit is belangrijker voor de bijna uitsluitend intercellulair stekende *Aphiden* dan voor *Cocciden*, die de cellen rechtstreeks doorboren.

2. Oplossen van middenlamel en celwand

Ook deze eigenschap aan het speeksel toegeschreven, is meer van belang voor *Aphiden* dan voor *Cocciden*.

Zweigelt oppert de mogelijkheid, Davidson (1915) en Smith (1926) concludeeren uit hun coupes, dat bij *Aphis rumicis* en *Myzus persicae* het speeksel de celwand en vooral de middenlamel oplost. Davidson ziet dat de steekwerktuigen gaan door de dikke wanden van collenchym en sklerenchym van stevige stengels en kan dit niet verklaren zonder deze oplossende werking erbij aan te nemen, „it is evident that the saliva can digest the cellulose of the celwall, more especially the middlelamella.”

Ook Chrystal (1925) schrijft aan het speeksel van *Dreyfusia* deze werking toe, waarbij hij hiervoor een ferment erin aanwezig denkt.

De eenige zekere oplossing van deze kwestie zou zijn, met het speeksel zelf te gaan experimenteren, wat echter door de buitengewoon kleine hoeveelheden groote moeilijkheden oplevert.

3. Diastatische enzymwerking

Over de mogelijke enzymatische eigenschappen van *Aphiden*- en *Coccidenspeeksel* is weinig bekend.

Zweigelt (1915) vermoed dat, in analogie met speeksel van andere Rhynchoten, ook hierin diastatische enzymen verwacht kunnen worden.

Bij *Nepa cinerea* is door Plateau en bij *Cicaden* door Gruner, een zetmeel versuikerend enzym gevonden. Pétri (1909) zag bij *Phylloxera* op wijnstok, dat in de buurt van de speeksel-scheeden het zetmeel verdwijnt en de suikers zich ophopen. Hij kon glucose en saccharose aantoonen. Kochs (1900), hoewel aannemend dat de scheeden een mechanische functie zouden hebben, vermoedt toch dat door de luis dergelijke enzymen in de plant worden gebracht.

Zweigelt ziet in *Viburnum*bladeren, dat in de buurt van scheeden van *Aphis papaveris* zich veel suiker ophoopt. Hij wijst er echter op dat men niet uit het oog moet verliezen, dat een dergelijk verschijnsel zoowel van de plant kan uitgaan als reactie op de steek, als van de enzymwerking van het speeksel.

Davidson heeft echter speekselklieren van *Aphis rumicis* gebracht op met zetmeel geïmpregneerde agarplaten en zag na kleuring met Jodium, dat onder 3 exemplaren witte plekken in het overigens blauwe veld bleven. Blijkbaar was dus hier het zetmeel omgezet. Hieruit mag men dus vermoeden dat in het speeksel zetmeel aantastende enzymen aanwezig zijn.

Ook Chrystal, hoewel hij zelf geen ophooping van suikers kon aantoonen, neemt een dergelijk enzym in het speeksel aan. Hij zag ook in de aangetaste weefsels opvallend weinig of geen zetmeelkorrels.

4. Vergiftige eigenschappen voor de protoplast

Als men nagaat, wat de verschillende auteurs hierover hebben gevonden, dan ziet men tegenstrijdige feiten naast elkaar staan.

Dan vindt men bij Zweigelt, dat hij geheel verschillende reacties op het speeksel te zien krijgt. In veel gevallen blijft het bij een inschrompelen („plasmolyse”) van den inhoud. Maar bij *Sambucus* en *Rosa* ziet hij de cellen reageeren met wat hij noemt „Kappenbildung”, eigenaardige massa's in de celhoeken, ontstaan door ziekelijke veranderingen van protoplasma en kern. Hij vindt deze „Kappen” bij intercellulaire scheeden in de aangrenzende cellen, die dus niet mechanisch beschadigd zijn en kan dit alleen verklaren door een vergiftige werking aan te nemen van het speeksel op de celinhoud.

Van der Goot (1917) en Keuchenius (1915) vinden bij *Cocciden* dat het speeksel nooit vergiftig op het plasma kan werken; anders was het niet mogelijk dat de meeste doorboorde cellen geen enkel teken van beschadiging of degeneratie vertoonden. Dit treedt pas op bij cellen die leeggezogen worden.

Smith (1926) onderzocht drie bladluisoorten en ziet dat het speeksel van één hiervan veel vergiftiger eigenschappen heeft dan bij de anderen. Bovendien ziet hij ook verschil in kleuring met saffranine.

De verklaring van al deze verschillende feiten, moet gezocht worden in hetgeen Davidson ook reeds opperde, n.l. dat het speeksel van Aphiden en Cocciden niet eenzelfde samenstelling zal hebben, dat men dus niet mag generaliseeren, niet bij alle dezelfde reacties van de cellen mag verwachten. Men denke ook aan de galvormende en niet-galvormende Aphiden, waar de verschillende wijze van reageeren wel het duidelijkst tot uiting komt, en waar deze zeker niet alleen aan het reactievermogen van de betreffende plant, maar ook aan de verschillende eigenschappen van het luizen-speeksel zal te wijten zijn.

Zweigelt had te doen met verschijnselen, veroorzaakt door verschillende bladluisoorten en ook de onderzoeken van Smith wijzen in deze richting.

Samenvattend hetgeen uit de literatuur bekend is, komen we dus tot het volgende:

Van de *Rhynchoten* komen bij *Aphiden* en *Cocciden* speeksel-scheeden voor.

Deze scheeden zijn hoofdzakelijk een dierlijk product, uit eiwitachtige stoffen bestaande. Aan de buitenkant heeft waarschijnlijk een vermenging plaats met celbestanddeelen.

De rol die het speeksel vervult is een chemische:

a. bij het binnendringen door verlaging van de turgor en oplossing van celwand en middenlamel;

b. bij het zuigen door osmotische werking ten opzichte van de celinhoud en door diastatische enzymwerking.

Het speeksel van verschillende luizen kan verschillen in eigenschappen en kan vergiftig zijn voor de protoplast.

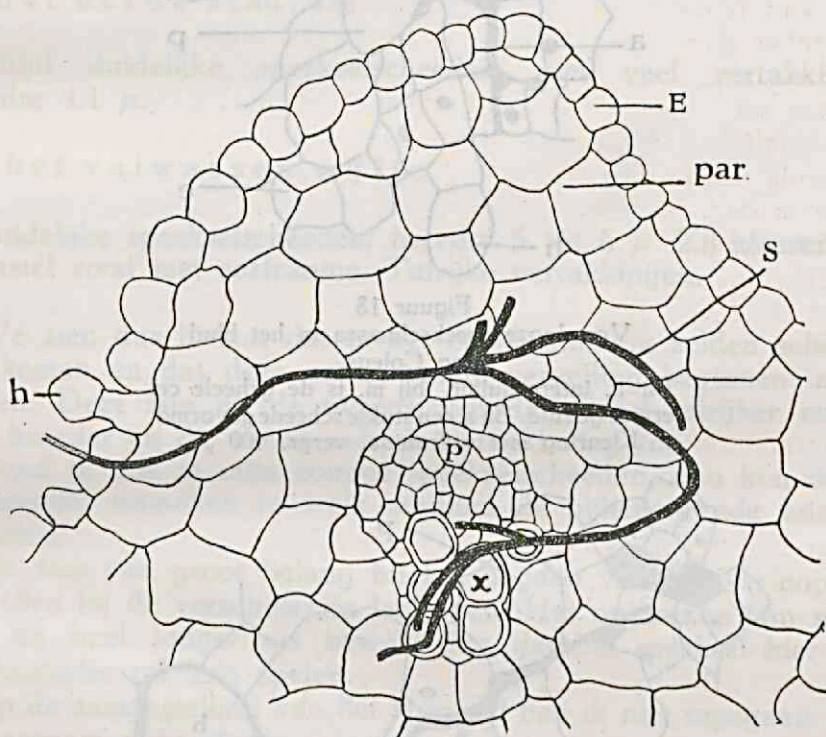
EIGEN ONDERZOEK

Het speeksel van *Pseudococcus citri*

Van stengels en bladeren van Coleus, Balsemien en Tomaat, aangetast door deze schildluis, werden talrijke coupes gemaakt. Ik trof hierin vele en duidelijke speeksel-scheeden aan. Deze teekenen zich in de meeste gevallen door scherpe omtrek van de omgeving af en vertakken zich vaak.

De breedte van deze scheeden is over het algemeen constant. In slechts enkele gevallen zag ik, evenals Zweigelt, vormlooze speekselmassa's optreden zonder dat bepaalde scheeden gevormd werden.

Waarschijnlijk ligt de oorzaak hiervan daarin, dat *Cocciden*, in tegenstelling met *Aphiden*, hoofdzakelijk intracellulair steken. Bij dit dwars doorboren van de cellen komt dus een dergelijk opvullen en uitvloeien in intercellularen niet voor. Het speeksel zal dus door de omringende celinhoud als het ware vlak om de styletten heen blijven en geen gelegenheid hebben uit te vloeien. Daaraan schrijf ik dan ook die regelmatige breedte toe. De dunne speekseluitloopers vond ik alleen bij die enkele coupes waarin ik scheeden intercellulair zag verlopen.



Figuur 17

Speekselscheede van *Pseudococcus citri* in nerf van *Coleus*blad.

e = epidermis, par. = parenchym, s = scheede, p = phloeem,

x = xyleem, h = haar.

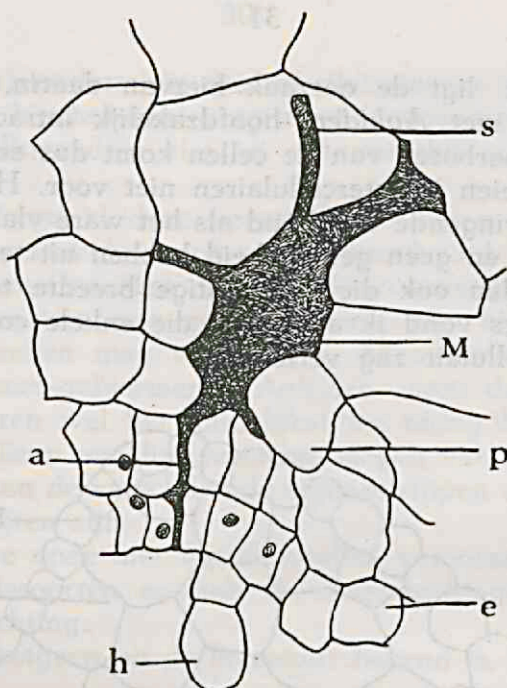
Kleuring met safranine, vergrooting 230 X

In fig. 19 ziet men een scheede die, hoewel intracellulair beginnend, verder een heel eind tusschen de cellen doorloopt. Om cel b heen vloeien dunne speekseldraadjes.

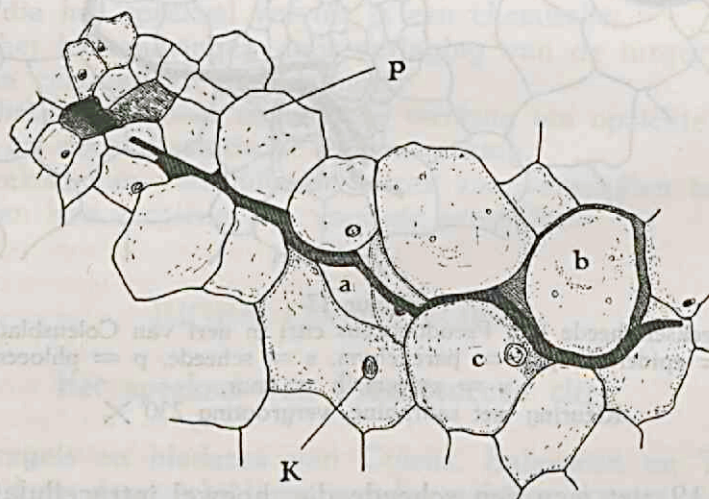
Ik onderzocht het voorkomen van scheeden bij luis van verschillende leeftijd en vond daarbij het volgende.

In het eerste stadium

Nooit een scheede. Oogenschijnlijk geen speeksel. Met olieim-



Figuur 18
Vormlooze spekselmassa in het blad
van Coleus.
Bij a. intercellulair, bij m. is de geheele cel
ermee gevuld. Bij s. een stukje scheede gevormd.
Kleuring met saffranine, vergr. 400 $\times$



Figuur 19
Spekselscheede in dw. ds. van Coleusstengel.
Scheede verloopt grootendeels intercellulair. Bij a. door de
cel heen. Inhoud hiervan ingeschrompeld. Bij b. dunne inter-
cellulaire uitlopers om de cel heen. In c. ophooping van
plasma en lichte verkleuring tegen het speksel aan.
Vergr. 300 $\times$
p = schorsparenchym, K = kern.

mersie kon ik echter aan het eind der styletten een spoortje speeksel vinden. Styletten zijn hier nooit breder dan 2.5μ .

In het tweede stadium

Hier is haast altijd speeksel te zien, ook wel als scheeden, waarvan de gemiddelde breedte $3,3 \mu$ is. Deze breedte verschilt praktisch niet met die der styletten. Zeer zelden vertakte speekselscheeden.

In het derde stadium

Altijd duidelijke speekselscheeden, met veel vertakkingen. Breedte $4,1 \mu$.

Bij het volwassen wijfje

Duidelijke speekselscheeden, breedte 5 tot 6μ . Zij kleuren zich intensief rood met saffranine. Talrijke vertakkingen.

We zien dus hieruit dat in het eerste stadium zelden scheeden voorkomen en dat deze na de eerste vervelling beginnen op te treden. Deze zijn na de tweede vervelling veel talrijker en ook veel breder en dit neemt met de ontwikkeling toe.

Vond ik dus in mijn coupes speekselscheeden, dan kon ik aan de breedte uitmaken in welk stadium de bijbehorende luis had verkeerd.

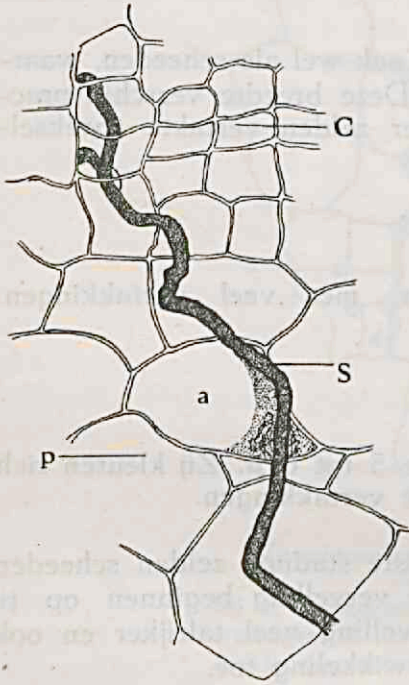
Dit was van groot belang bij het nagaan van het verloop der scheeden bij de verschillende leeftijden. Het ontbreken van scheeden bij heel jonge luis bewijst dus, dat het speeksel hier geen mechanische rol kan spelen.

Op de samenstelling van het speeksel ben ik niet ingegaan. Wat ik waarnam, pleit meer voor geen, of een zeer geringe vermenging met celbestanddeelen. Het speeksel kleurt zich rose-donkerrood met saffranine, welke kleuring het meeste gebruikt werd. Gewoonlijk kleurde het speeksel van jonge luis zich wat lichter met saffranine als dat van oudere en volwassen luis.

Met methyleenblauw kreeg ik zeer homogene kleuring, van een neerslag van tannine was dus niets te bespeuren.

Ongekleurd in versch materiaal, waren de oudere scheeden lichtbruin, de nieuwere meer lichtgroen in doervallend licht. Deze lichtbruine verkleuring zou dus volgens Zweigelt e.a. een gevolg zijn van de oxydatie van looistof, in de scheede doorgedrongen. Over het algemeen kreeg ik echter de indruk, dat een inwerking van de celinhoud op het speeksel toch van geringe invloed moet zijn, indien zij plaats heeft.

Soms zag ik wel een donkere rand aan de buitenkant der scheede optreden. Ik schrijf deze echter toe aan het feit, dat het middelste, lichter gekleurde deel vroeger door de styletten werd ingenomen; na terugtrekking hiervan is de ruimte weer met speeksel opgevuld, terwijl het oude omgevende laagje al eenigszins verhard is. Daar oudere scheeden zich donkerder kleuren dan nieuwere, zoo zal ook het eerste laagje intensiever gekleurd zijn dan het binnenste speeksel. (fig. 20).



Figuur 20

Dwars-d.s. door Coleusstengel van versch materiaal. Speekselscheede lichtbruin met donkerder buitenlaagje. Tot in het cambium. Bij a. een uitgezogen cel. p = schorsparenchym, c = cambium s = speekselscheede. Verg. 300 $\times$

Dit opvullen is tevens een bewijs dat het speeksel niet gauw hard wordt, anders zou men geen scheeden kunnen aantreffen zooals in fig. 21, waar dit laagje niet te zien is, het speeksel een homogene massa is.

Bij eenzelfde scheede zag ik ook nooit, zooals Zweigelt aangeeft, eenig gradueel verschil in kleuring bij intra- of intercellulaire speekselmassa's, evenmin als bij speekselbrokjes die reeds buiten de epidermis waren afgescheiden en die zeker nog onvermengd met eventuele plantaardige bestanddeelen zijn.

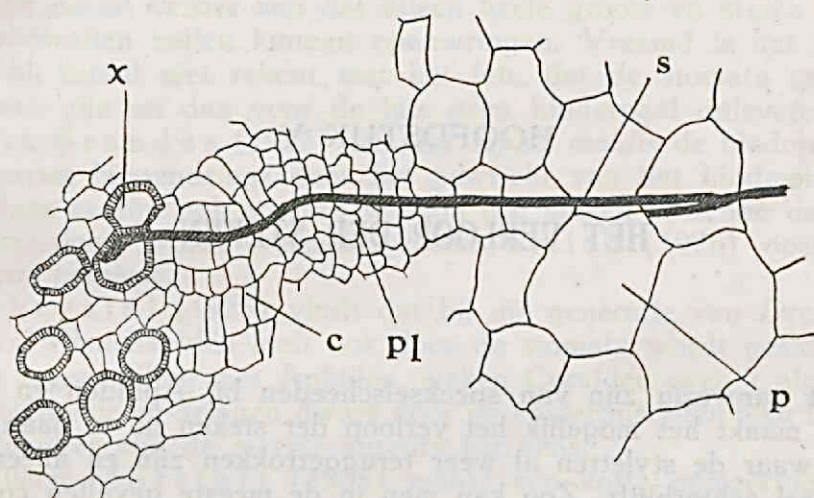
Wat nu de osmotische werking van het speeksel betreft, zoo zag ik ook bij steken van *Pseudococcus citri* ineengeschrumpeld plasma, waar ik later op terugkom.

Echter vond ik zoowel bij Coleus als bij Balsemien en tomaat vele doorboorde cellen zonder de minste teekenen van beschadiging. Meestal pas aan het eind van scheede of styletten zag ik cellen optreden, waarvan de inhoud geheel of gedeeltelijk verdwenen was. Deze verschijnselen zijn dus blijkbaar een gevolg van het zuigen. En hoewel de slechts gepasseerde cellen mechanisch beschadigd moeten zijn, vertoonen deze toch geen teekenen hiervan.

Ik kom hierdoor dus tot dezelfde conclusie als Keuchenius en van der Goot bij de door hun onderzochte *Cocciden*, n.l. dat het speeksel van *Pseudococcus citri* geen vergiftige eigenschappen voor de celinhoud kan hebben.

Deze conclusie mag men echter volstrekt niet generaliseeren

en op andere Cocciden toepassen. De mogelijkheid bestaat immers, dat er soorten zijn die sterk vergiftig speeksel kunnen afscheiden.



Figuur 21

Stengel van *Impatiens*, dw.ds. Speekselscheede tot in de houtvaten loopend, van volwassen luis.

Versch materiaal. Kleuring met neutraalrood. Vergr. 230 $\times$

S = scheede, p = schorsparenchym, pl = phloem, c = cambium, x = xyleem.

HOOFDSTUK V

HET VERLOOP DER STEKEN

Het aanwezig zijn van speekselscheeden bij Aphiden en Cocciden maakt het mogelijk het verloop der steken na te gaan, ook daar waar de styletten al weer teruggetrokken zijn en alleen het speeksel achterblijft. Zoo kan men in de meeste gevallen constateeren hoe de luis naar binnen dringt, zijn weg neemt en welke weefsels hij uitzoekt om voedsel uit te zuigen.

I. Het binnendringen

Literatuur

Büsgen heeft bij zijn onderzoekingen gezien, dat de Bladluizen als regel intercellulair steken en in de plant binnendringen tusschen twee epidermiscellen door. De steken verlopen in de middenlamel en volgens hem worden de verdikkingslagen der celwanden door de mondwerktuigen opzij geschoven.

Büsgen onderscheidt drie typen van steken. Het eerste en tweede type steekt bijna uitsluitend intercellulair en hiertoe rekent hij de meeste Aphiden en een enkele Coccide. Het derde type steekt dwars door de cellen heen. Dit verschil zou dan veroorzaakt worden door het feit, dat de dieren die tot dit type behooren, veel steviger styletten zouden hebben dan die van de andere groepen. Daardoor zouden ze beter in staat zijn de celwanden regelrecht te doorboren.

Ook latere onderzoekers, zooals Zweigelt, Davidson, Chrystal, e.a. komen alle tot het overeenstemmende resultaat dat Bladluizen intercellulair steken, dus tusschen de cellen door.

Voor de hand zou het nu liggen, dat de luizen gebruik maakten van de stomata om binnen te komen. Dit is echter zeer verschillend.

Zweigelt (1915) meent dat het niet mogelijk is voor de luis, om de hooge turgor van de sluitcellen te overwinnen en ziet in een heel enkel geval dat de luis binnendringt door het gewricht van het huidmondje, dus daar waar de celwand hiervan het dunste is. Hij neemt verder aan dat alleen heele groote en sterke dieren de sluitcellen zullen kunnen openwringen. Vreemd is het echter, dat hij totaal niet rekent met het feit, dat de stomata geopend kunnen zijn en dan voor de luis geen hinderpaal opleveren.

Ook Brandes (1923) ziet dat *Aphis maidis* de bladeren van suikerriet binnendringt door het gewricht van het huidmondje.

Maar er zijn ook soorten waarbij een steken tusschen de sluitcellen door wordt vermeld, zooals Smith (1926) doet voor *Myzus persicae*.

Chrystal (1925) vindt dat bij die generatie van *Dreyfusia*, die op *Pinus* naalden leeft ook door de stomata wordt gestoken.

In tegenstelling met Aphiden, steken Cocciden over 't algemeen intracellulair en dringen dwars door de epidermiscellen naar binnen.

Hierover zijn de meeste auteurs het eens.

Alleen Morstatt (1908) maakt een korte opmerking over *Diaspis Carueli*, die hij door een huidmondje naar binnen ziet komen, zonder te vermelden op welke plant hij dit gezien heeft.

Bayer (1929) vindt bij *Pseudococcus adonidum* op *Ficus*, dat in 15 door hem onderzochte gevallen de luis door huidmondjes binnendringt en ook verder de intercellulaireren van het parenchym benut om tot de vaatbundel door te dringen.

We zouden hier dus met een uitzonderingsgeval te doen hebben.

EIGEN ONDERZOEK

Pseudococcus citri vormt geen uitzondering, maar is te voegen bij de Cocciden, die bijna uitsluitend intracellulair steken en dwars door de epidermiscellen heen naar binnen komen.

In geen enkel van mijn preparaten vond ik ook maar een flauwe aanduiding dat er van een stoma gebruik was gemaakt, noch door de sluitcellen, noch door het gewricht.

Daar de jongere luizen in hoofdzaak aan de onderkant van de bladeren zuigen, waar de huidmondjes voorkomen, is dit wel een duidelijk bewijs dat het geen toeval is dat er nooit stomata als toegangspoort gebruikt worden.

Als men in de literatuur eens nagaat, in welke gevallen van een binnendringen door stomata gesproken wordt, dan moet men wel tot de conclusie komen, dat dit een gevolg is van de bouw der voedsterplant en niet een eigenschap van de luis, hier onder alle omstandigheden gebruik van te maken.

Chrystal (1925) ziet bij de levenscyclus van *Dreyfusia* alleen die generatie door stomata steken, die op dennenaalden leeft, terwijl de andere vormen normaal tusschen de epidermiscellen heen naar binnen komen.

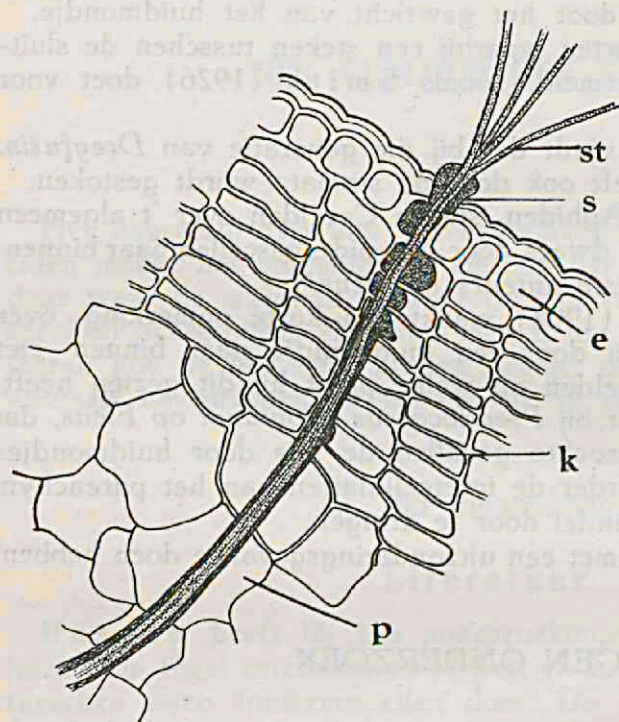
Bayer (1929) vindt het steken door stomata bij *Pseudococcus adonidum* op Ficusbladeren.

Beide planten bezitten een dikke cuticula en epidermiscellen, bij *Ficus* bestaat deze zelfs uit meerdere cellagen. De luis zal hier

dus op heftige weerstand stooten, zoo hij naar binnen wil dringen. Er blijven hem dus alleen de stomata over als eenigste plaatsen waar deze weerstand te overwinnen is.

Het is jammer dat Bayer niet eens *Pseudococcus adonidum* gekweekt heeft op een plant met een normale epidermis. Hij had dan kunnen nagaan of ook hier uitsluitend door de huidmondjes gestoken wordt.

Bij normaal gebouwde planten zijn de meeste *Cocciden* wel in staat met hun styletten direct de cellwanden te doorboren en ik neem aan dat dit zuiver mechanisch geschiedt en dat in slechts enkele gevallen



Figuur 22

Styletten en speeksel van *Lecanium* in takje van Abrikoos,

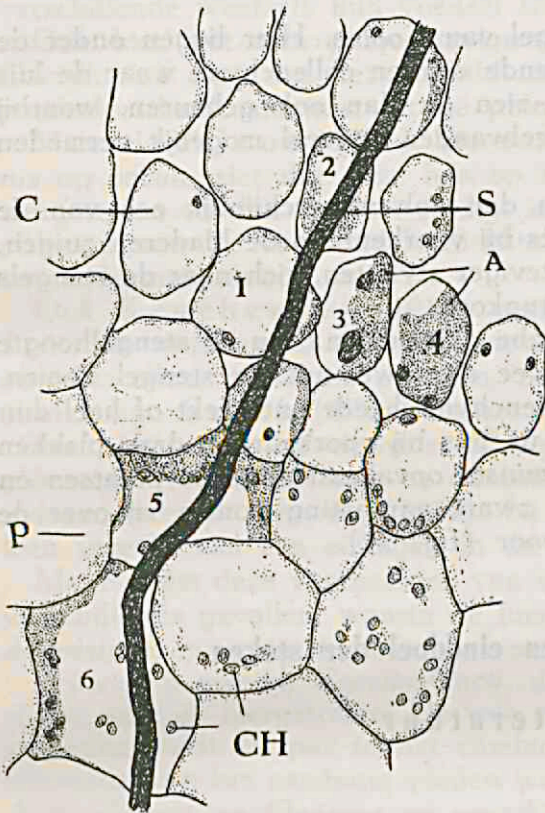
Kleuring met safranine. Vergr. 400 ×

st = styletten, s = speeksel, e = epidermis
k = keerkcellen, p = schorsparenchym.

het speeksel door zijn oplossende werking hierbij meehelpt, zooals in fig. 22, waar de styletten van een *Lecanium* in een abrikozen-takje zijn afgebeeld. Hier ziet men duidelijk het speeksel reeds buiten de plant afgescheiden. De luis moet hier dan ook een verkurkte epidermis doorboren en dus een veel grotere weerstand overwinnen. Op te merken vallen hierbij nog de breede stevige styletten die beter de grotere weerstand kunnen overwinnen.

Maar bij de steken van *Pseudococcus citri* op *Coleus*, *Tomaat* en *Balsemien*, zag ik alleen speeksel in het plantenweefsel afge-

scheiden, zoodat het doorboren van de buitenste celwanden alleen mechanisch moet geschieden (fig. 24).



Figuur 23

Dwars-d.s. door Coleusstengel met speekselscheede.

Versch materiaal. Vergr. 400 $\times$ Scheede door Collenchym en parenchym.

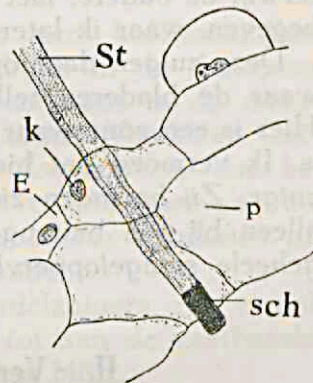
In de doorboorde cellen is de inhoud donker en veranderd. Het plasma ligt samengeschrumpeld langs de kant.

Cel 1 en 2 met licht verkleurde inhoud.

Cel 3 en 4 niet doorboord, toch beschadigd plasma.

Cel 5 en 6 plasma bruinverkleurd en samengeschrumpeld.

C = collenchym, p = schorsparenchym,
s = speekselscheede, ch = chlorophylkorrels,
A = samengeschrumpeld verkleurd plasma.



Figuur 24

Het intracellulair binnendringen van styletten, zonder speekselscheede. Dit begint pas bij het doorboren van de derde celwand.

Vergr. 700 $\times$

St = styletten, sch = speekselscheede, p = parenchym, e = epidermis, k = kern.

Bij de jongste luisjes, 4—8 dagen oud, vond ik hetzelfde, ook een dwars doorboren van epidermiscellen. Daar deze nog heel weinig speeksel afscheiden, kan dit dus ook niet anders dan een mechanisch proces zijn.

Nu is bij de onderzochte planten geen uitgesproken cuticula-vorming of epidermis met verdikte celwanden in de bladeren aanwezig zoodat er hier geen buitengewone weerstand aan de styletten geboden wordt.

Anders is het bij de stengel van *Coleus*. Hier liggen onder de eenlagige epidermis verschillende celrijen collenchym, waar de luis doorheen moet steken. We zien dit dan ook gebeuren, waarbij de verdikte hoeken van de celwanden zooveel mogelijk vermeden worden (fig. 23).

Deze collenchymlagen zijn dan ook waarschijnlijk een van de oorzaken, dat de jonge luisjes bij voorkeur op de bladeren zuigen, terwijl de oudere, met hun steviger styletten, zich naar de stengels begeven, waar ik later op terugkom.

Deze zuigen daar op typische plaatsen, n.l. op de stengelhoogte waar de bladeren telkens twee aan twee uit de stengel komen. Hier is een zône waar de collenchymscheede ontbreekt of heel dun is. Ik vermoed dat hierdoor de luis bij voorkeur op deze plekken zuigt. Zij bevinden zich tenminste opvallend op deze plaatsen en alleen bij een buitengewoon zware aantasting komen zij over de geheele stengeloppervlakte voor (fig. 31).

II. Verloop en einddoel der steken

Literatuur

Aphiden

Bij Bladluizen vindt men als regel, dat de styletten na te zijn binnengedrongen, zich tusschen de cellen van het schorsparenchym door, een weg zoeken naar de vaatbundels en dan meestal eindigen in de phloeemcellen, waaruit zij hun voedsel halen.

Büsgen dacht, dat uitsluitend in het phloeem gezogen werd en geeft als oorzaak hiervoor, dat de epidermis en de schorscellen te veel looistoffen en misschien nog andere voor de luis onaangename stoffen bevatten, waardoor deze nooit leeggezogen worden.

Dit is door later onderzoek bewezen onjuist te zijn. Zwegelt (1915) zoowel als Davidson (1923) zien naast de gevallen waar het phloeem uitgezogen wordt, toch ook steken waarbij epidermis en schorscellen en in de bladeren het mesophyl aangetast worden. En zelfs bij heftige aantasting wordt ook het xyleem doorboord. Dit merkt ook Smith (1926) bij de steken van *Myzus persicae*.

Cocciden

Hierbij schijnen de verschillende soorten ook vaak uit geheel verschillende weefsels hun voedsel te halen.

Ook hier ziet men phloeemuigers. Pétri (1908) geeft voor *Dactylopius* aan, dat deze Schildluis zelden ergens anders zijn voedsel uithaalt als juist uit de phloeemcellen.

Van der Goot (1917), die werkte met *Pseudococcus crotonis* op cacao, ziet dat deze luis op takken direct steekt naar de mergstralen en dan meestal eindigt in de buitenste cellen van het phloeem van de vaatbundel. Slechts éénmaal trof hij een geval van xyleemaantasting aan.

Ook Keuchenius (1915) geeft voor een koffieschildluis *Lecanium viride* aan, dat de styletten eindigen in de buitenste phloeemcellen, naast die gevallen, dat het eindpunt in de mergstralen ligt. Smith (1926) onderzocht de steken van twee Cocciden. Hij vond bij de eene, *Dactylopius longispinus*, dat het phloeem het einddoel was en daarnaast een enkele maal ook het xyleem, terwijl Bayer (1929) bij *Pseudococcus adonidum* alleen spreekt van een eindigen in de vaatbundel.

Maar naast deze voorbeelden van vaatbundelzuigers, zijn er ook verschillende gevallen, waarin de luis nooit tot aan de vaatbundel doordringt, maar in de schors of mergstralen blijft.

Büsgen ziet bij *Coccus Cacti*, dat deze door de schors heen steekt naar de mergstralen. De vele vertakkingen van de speeksel-scheeden vindt hij pas in het cambium. Andere voorbeelden van uitzuigen van het cambium vinden we bij Kochs (1900), n.l. bij *Asterodiaspis* op *Quercus* en verschillende Cocciden op *Citrus* levend. De laatste tasten in de takken het cambium aan, terwijl dezelfde vorm op de bladeren uit het mesophyl zuigt.

Diaspis fallax, door Morstatt onderzocht, zuigt op peer in het schorsparenchym, daar zijn styletten te kort zijn om het cambium te bereiken.

Smith (1926) ziet bij *Aspidiotus hederae*, dat deze zich geheel verschillend gedraagt van de boven reeds genoemde *Dactylopius*-soort en uit de schors zijn voedsel put.

Uit bovenstaande blijkt dus wel, dat Cocciden veel meer variatie vertoonen wat het verloop der steken betreft dan Aphiden.

Zoowel vaatbundelweefsel en dan in hoofdzaak het phloeem als mergstraal, cambium en schorsparenchym kunnen als voedsel-bron dienen.

EIGEN ONDERZOEK

Pseudococcus citri (Risso) Fern.

Hiervoor maakte ik talrijke coupes van stengels en bladeren die sterk met luis bezet waren. Bij het bestudeeren van deze coupes, waarin ik talrijke speekselscheeden en styletten kon vervolgen, bleek het mij, dat ik hier niet kreeg één typisch verloop van deze scheeden of mondwerktuigen. Maar ik zag ze op verschillende plaatsen binnendringen en de weefsels, waarin ze eindigden, bleken lang niet altijd dezelfde te zijn.

Was deze schildluis nu zoo variabel in zijn keuze, of had ik hier te doen met een variatie, die veroorzaakt werd door de verschillende ontwikkelingstoestanden waarin de dieren waren?

In de literatuur kon ik hierover geen gegevens vinden. Geen enkele auteur, behalve Smith, geeft op of hij met steken van volwassen dieren of van larven te doen heeft.

Smith (1926), in zijn vergelijkend stuk over het zuigen van *Heteroptera*, is de eenige die hier iets over zegt. Hij onderzocht bij *Dactylopius longispinus* zoowel steken van het volwassen dier, als van heel jonge larfjes. Maar hij vindt hierbij blijkbaar geen verschil. „Even with newly hatched larvae, the phloem and xylem elements proved to be the objective.” Daar er dus volgens hem geen verschil in zuigen valt waar te nemen, gaat hij dan ook niet verder op deze kwestie in.

Mijn doel was nu te onderzoeken of er bij *Pseudococcus citri* wel enig verschil bestaat in het zuigen van volwassen dieren en van de verschillende ontwikkelingstoestanden.

Een andere aanduiding dat er verschil in het zuigen moet zijn, was het feit dat ook de plaats op de plant waar de dieren zich ophouden, verschilt bij de verschillende stadia.

Nadat de larfjes uit het ei gekomen zijn, begeven zij zich in hoofdzaak naar de onderkant der bladeren en zuigen in het bladmoes, dus tusschen de nerven in. Maken zij dan een eerste vervelling door, dan gaan deze larfjes zich meer en meer naar de nerven verplaatsen.

De larven die voor de tweede maal verveld zijn, vinden we slechts weinig meer aan de bladonderkant, maar hoofdzakelijk op de stengels, waar ook de volwassen wijfjes zitten.

Dit alles geldt voor een normale aantasting van de plant. Wordt een plant echter buitengewoon sterk door luis aangetast, b.v. bij een verwaarloosde luizenplaag, zoodat bladeren en stengels er geheel mee bedekt zijn, dan vindt men ook talrijke jongere larven op de stengels. Deze verdeling van de verschillende stadia op de plant, is dan niet meer duidelijk waar te nemen.

Men komt uit het bovenstaande dus reeds makroscopisch tot de

conclusie, dat de jongste larven in het bladmoes, de larven in het tweede stadium in de bladnerven en de oudste larven en volwassen wijfjes in de stengels steken en zuigen.

Ook microscopisch zal men dus kunnen verwachten een verschil te vinden bij het verloop der steken en bij de weefsels, die als voedselbron gekozen zullen worden. Zooals ik reeds heb besproken, nam ik materiaal van planten, waarop ik slechts luizen kweekte van ééNZelfde leeftijd. Hiervan kon ik dus op verschillende tijdstippen stengels en bladeren fixeeren en kreeg zodoende zekerheid dat ik hierin de steken aantrof van luis, waarvan ik de leeftijd precies kon vaststellen.

4. *Het zuigen van larven in het 1e stadium*

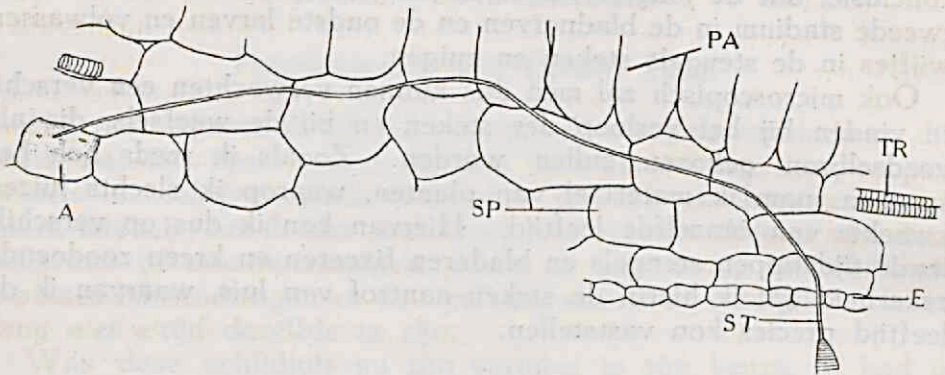
Zooals reeds gezegd is, zuigen deze larfjes voornamelijk aan de onderkant der bladeren, zoowel bij *Coleus* als bij *Tomatenplanten*. Zij zuigen weinig in de nerven, maar meestal nog alleen in het bladmoes. Hun styletten zijn nog dun en waarschijnlijk is hierin ook de oorzaak te vinden, dat zij ze nog niet in de nerven steken, die veel meer weerstand zullen bieden dan het teerdere bladparenchym.

Fig. 25 en 26 geven styletten in blad van *Coleus* en van *Tomaat*, behoorend aan luisjes die 4 dagen oud waren. Wat hier afgebeeld is, geeft het meest voorkomende verloop weer, dat men in het eerste stadium aantreft.

De styletten doorboren de epidermiscellen, zonder zich te bekommeren om de aanwezigheid van huidmondjes. Ik zag zelfs het binnendringen door een epidermiscel, grenzende aan een huidmondje.

Nadat de epidermis doorboord is, gaan de styletten meestal niet zeer diep in het sponsparenchym, maar buigen om, zoodat ze ongeveer evenwijdig aan de bladonderkant loopen. Ze eindigen dan meestal in een cel van het sponsparenchym, die verschijnselen van uitzuiging kan vertoonen. Erg duidelijk zijn deze symptomen meestal hier niet. Door deze heel jonge luisjes wordt blijkbaar nog weinig voedsel onttrokken. Hiermee in verband staat waarschijnlijk de kleine hoeveelheid speeksel. Zooals ik bij het voorkomen van speekselscheeden reeds zeide, kan men hier zoo goed als geen speeksel zien. Toch vond ik in mijn coupes in een enkel geval een heel dunne scheede, $1,6\mu$ breed, die ik, ook door de richting ervan, wel toe moet schrijven aan larfjes in het 1e stadium.

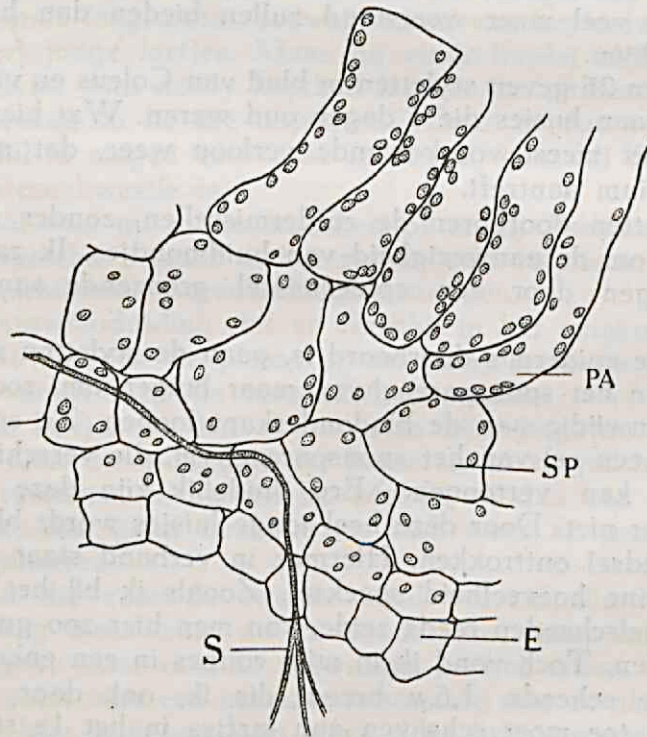
Zijn de luisjes iets ouder, 8—14 dagen, hoewel toch niet verveld, dan ziet men de styletten meer naar de parenchymcellen vlak om de tracheeën van de allerdunste nerfuitloopers, heen gaan. Ook vond ik nu een enkel geval van een steken in een nerf. Meestal bleef hierbij het einde toch in de parenchymcellen van de nerf,



Figuur 25

Verloop der styletten van een *Pseudococcus*-larve oud 4 dagen in een *Coleus*blad.
Vergr. 300 $\times$

St = styletten, E = epidermis, Sp = sponsparenchym, Pa = palissaden parenchym, Tr = trachee. Bij A een uitgezogen cel.



Figuur 26

Verloop der styletten van een *Pseudococcus citri*
oud 8 dagen in een blad van Tomaat. Vergr. 400 $\times$
S = styletten, Pa = palissaden par., Sp = sponspar.,
e = epidermis.

maar in twee gevallen was de luis tot in het phloem van de vaatbundel doorgedrongen. Maar dit zijn toch uitzonderingsgevallen te noemen.

Men kan als regel zeggen, dat in het eerste stadium het bladparenchym en wel het sponsparenchym als voedselbron uitgekozen wordt, zooals in schema 1 door a wordt voorgesteld. In hetzelfde schema geeft b een geval weer waarbij een luisje vanaf de bovenkant van het blad naar het sponsparenchym tracht te komen en daarvoor zelfs door een trachee heensteekt.

In schema 2 ziet men hoe in dit stadium in een nerf wordt gestoken, dus niet naar de vaatbundel, maar in de parenchymcellen blijvend.

Het zuigen van larven in het 2e stadium



Figuur 27

Schematisch verloop van de styletten van een larve, 14 dg. oud, in het tweede stadium, in de nerf van een Coleusblad. Vergr. 175 $\times$

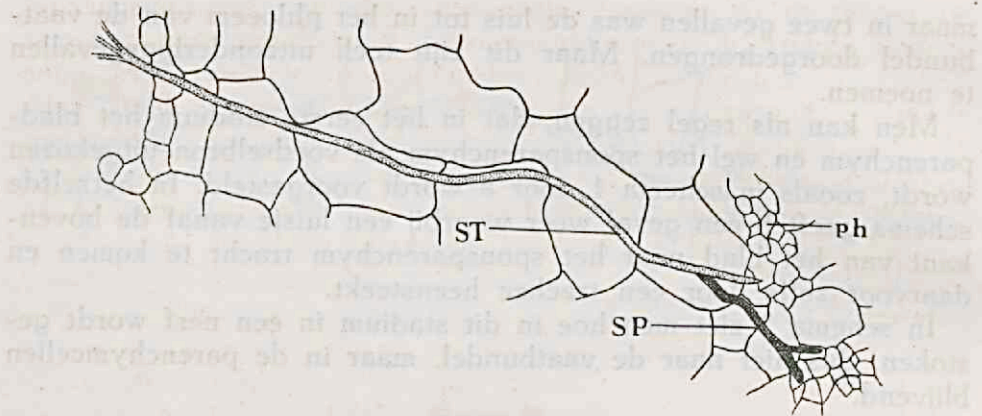
e = epidermis, p = schorspar., p. = phloem,
x = xyleem, s = styletten.

Na de eerste vervelling zoeken de meeste luisjes de nerven op, die aan de bladonderkant als dikke ribbels uitsteken. De styletten worden hier op typische plaatsen erin gestoken, n.l. in de hoek die de uitstekende nerf vormt met de bladonderkant. Het is een uitzondering als ze op een andere plaats erin dringen. In schema 3 ziet men een dergelijk verloop der steken aangegeven.

Inplaats van nu in het parenchym te blijven, doorboren de styletten de parenchymcellen en dringen tot het phloem van de vaatbundel door.

Fig. 27 geeft de dwarsdoorsnede van een stukje nerf van een Coleusblad te zien, waarin de styletten zijn getroffen van een Pseudococcuslarve, die 14 dagen oud en in het tweede stadium was.

De styletten, die in dit stadium vrij constant $3,3\mu$ breed zijn, loopen dwars door epidermis en parenchymcellen heen naar de groepjes phloemcellen, die aan de buiten- en onderkant van de vaatbundel liggen. Van speeksel was in deze coupe niets te zien. Wel in fig. 28, waar eenzelfde geval is weergegeven. We zien

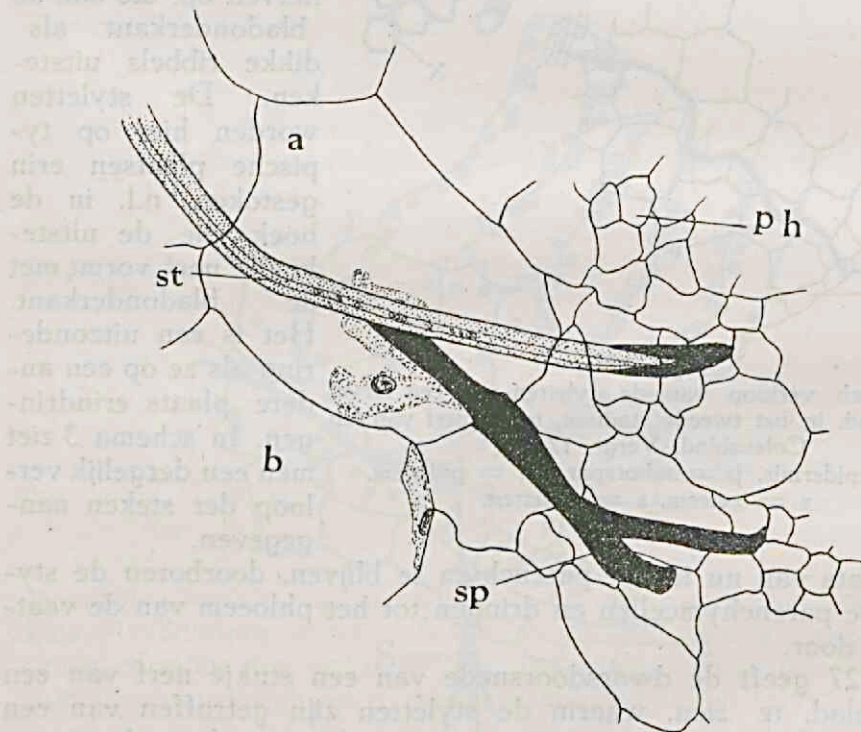


Figuur 28

Steek van een larve, 14 d. oud in het tweede stadium, in de nerf van een Coleusblad. Styletten met stukje speekselscheede naar phloeemgroepen van den vaatbundel.

Kleuring met safranine. Vergr. $300\times$

St = styletten, sp = speekselscheede, ph = phloeem.

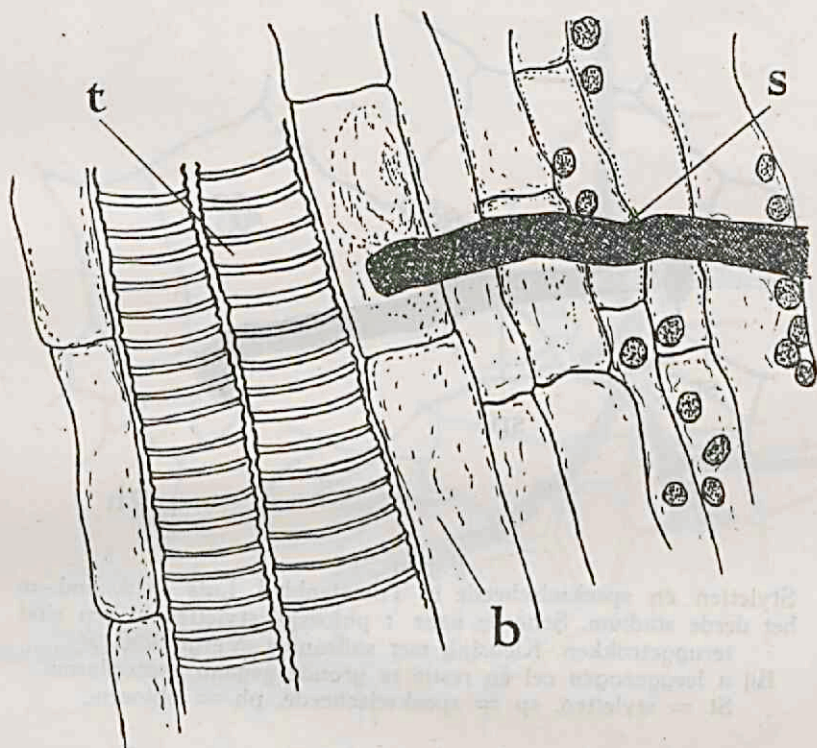


Figuur 29

Een deel van fig. 28 sterker vergroot. Bij a en b leeggezogen cellen. Vergr. $960\times$, letters als in fig. 13.

In de stylettenbundel is in 't midden een lichter kanaal te zien, waarin kleine druppeltjes. Speekselscheeden eindigen beide in phloeemcellen.

hier echter in de donkere zijtak een duidelijke speekselscheede, die naar andere phloeemcellen toeloopt. Fig. 29 geeft dit gedeelte bij sterkere vergrooting. Men ziet hier dat de styletten eerst naar de andere phloeemcellen zijn geweest en deze vermoedelijk hebben leeggezogen. De luis heeft toen zijn mondwerktuigen een eindje teruggetrokken, om ze opnieuw, maar nu langs andere weg, verder te steken naar nieuwe phloeemcellen. Aan de spits van de styletten is ook een stukje speekselscheede te zien.



Figuur 30

Speekselscheede in blad van *Coleus* naar begeleidende parenchymcellen, om de tracheëen heen, gaand. Vergr. 1450 $\times$

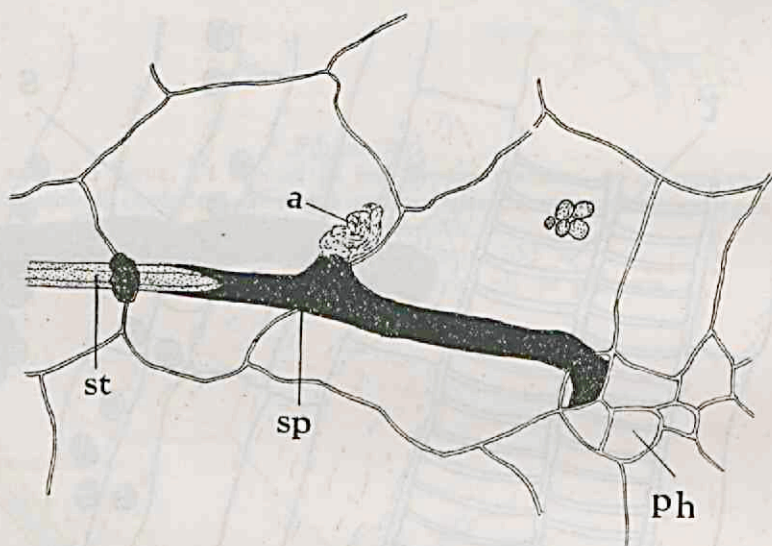
S = speekselscheede, t = trachee, b = begeleidende par. cel.

In de parenchymcellen a en b, waar de luis eerst doorheen moest om naar het phloeem te komen, is het plasma grootendeels weg en de rest ligt samengeklonterd om styletten en scheede heen. Blijkbaar heeft de luis in deze parenchymcellen eerst gezogen, voordat ze verder stak.

In de gevallen, dat de luisjes na de 1e vervelling nog in het bladmoes blijven zuigen, zien we toch een verschil in steekverloop. Men ziet dan dat de luis de tracheëen tracht op te zoeken en eindigt in de parenchymcellen, die deze als een scheede omgeven, dus niet meer in het eigenlijke bladparenchym.

Zoo'n geval geeft fig. 30. De speekselscheede die hierin te zien is, loopt niet tot in de spiraaltrachee, maar het is zeer duidelijk dat hij eindigt in de cel er vlak tegen aan.

We zien uit het bovenstaande dus, dat in de meeste gevallen de luizen in dit stadium zeer typisch in het phloeem van de nerven zuigen. Toch komt het ook voor, dat ze niet tot in de vaatbundel doordringen, maar net als in het 1e stadium, in het nerfparenchym blijven.



Figuur 31

Styletten en speekselscheede in Tomatenblad. Luis 28 d. oud, in het derde stadium. Scheede naar 't phloeem, styletten al een eind teruggetrokken. Kleuring met saffranine. Vergr. 960 $\times$

Bij a leeggezogen cel en restje te gronde gegaan protoplasma.

St = styletten, sp = speekselscheede, ph = phloeem.

Het zuigen van larven in het 3e stadium en van volwassen wijfjes

Na de 2e vervelling zien we de luis zich meer en meer naar de stengels begeven. Ze houden zich daar bij voorkeur op ter hoogte van de bladknoopen.

Ik besprak reeds de vermoedelijke oorzaak hiervan, n.l. het daar ter plaatse ontbreken van de collenchymscheede.

De styletten zijn in het 3e stadium $4,1 \mu$ breed. Het verloop der steken verschilt zoo weinig van die van de volwassen dieren, dat ik deze twee groepen tezamen zal behandelen. Bij de volwassen wijfjes zijn de styletten en speekselscheeden veel forsker, $5-6 \mu$ breed.

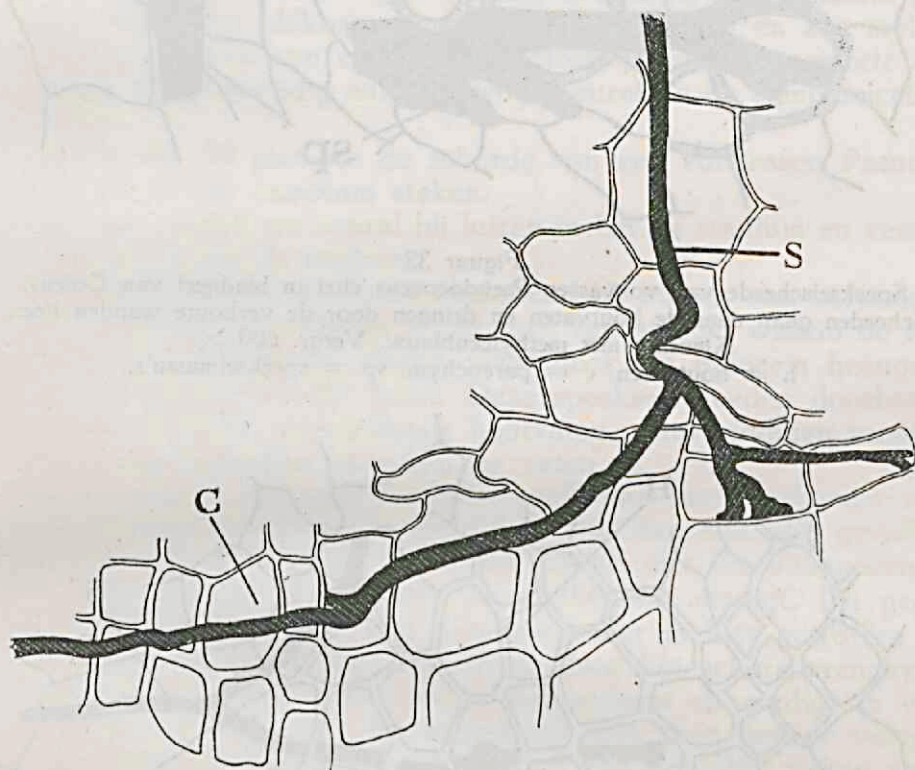
Als men veel styletten en scheeden bekeken heeft, kan men al zonder te meten, aan de breedte schatten, in welk stadium de bijbehorende luis geweest is.

Men vindt bij deze dieren talrijke speekselscheeden met veel vertakkingen.

Bekijkt men een aantal stengeldoorsneden, dan valt dadelijk op, dat niet alle scheeden en styletten hierbij naar dezelfde weefsels gaan, maar dat men hier met 3 typen te doen heeft.

In de schema's 5, 8 en 9 heb ik deze 3 typen schematisch voorgesteld.

Men ziet hier stengeldoorsneden, waarin luizen zijn binnenge-



Figuur 32

Speekselscheede van volwassen wijfje in stengeldoorsnede van *Coleus*. De scheede loopt tot in het cambium.

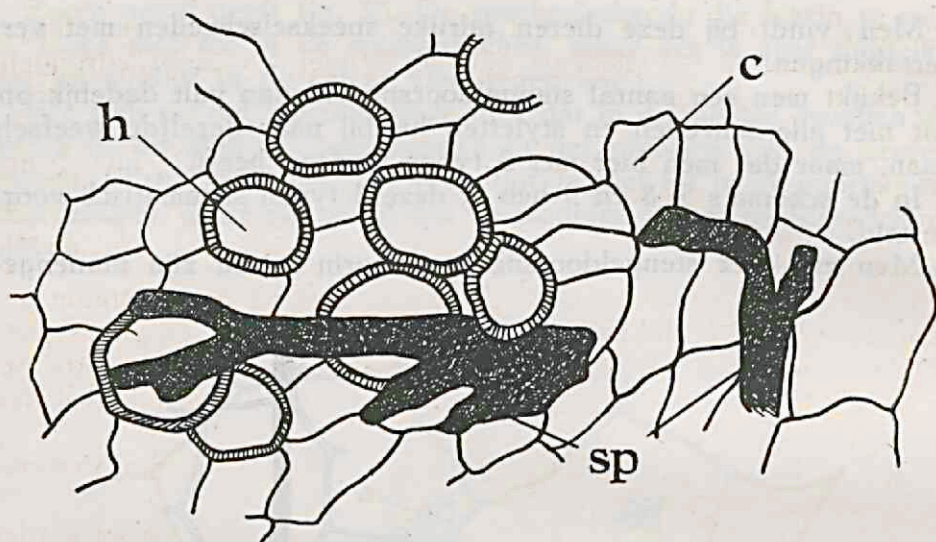
Versch materiaal. Vergr. 400 $\times$

c = cambium, s = speekselscheede.

drongen, met scheeden of styletten die aangegeven zijn met een zwarte lijn. In alle gevallen doorboort de luis de epidermis en de schors. In de schema's is geen collenchym of sklerenchym aangegeven. Men ziet in 5 een type, waarbij de luis het phloeem van de vaatbundel opzoekt.

Dit type is niet alleen bij het 3e stadium of volwassen dier te vinden.

Zooals reeds gezegd is, komen bij sterke luisaantasting ook jongere stadia op de stengels terecht. Eénmaal vond ik zelfs de

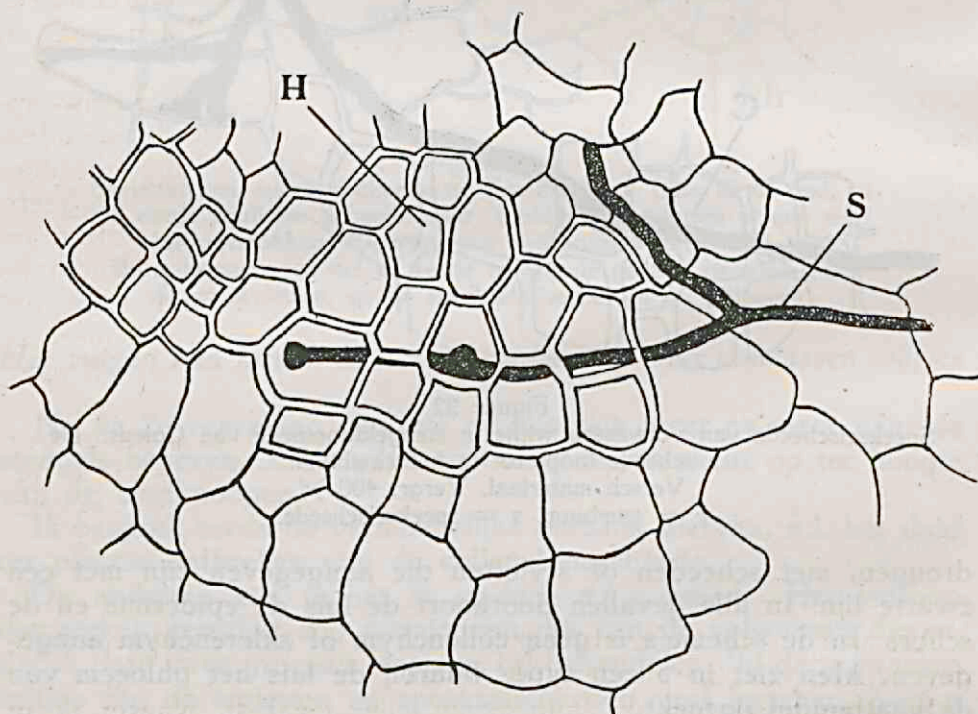


Figuur 33

Speekselscheede van volwassen *Pseudococcus citri* in bladnerf van *Coleus*.
Scheeden gaan naar de houtvaten en dringen door de verhoude wanden heen.

Kleuring met methyleenblauw. Vergr. 600 $\times$

h = houtvaten, c = parenchym, sp = speekselmassa's.



Figuur 34

Speekselscheeden van luis in het tweede stadium, loopend naar de houtvaten in
de vaatbundel van een bladnerf van *Coleus*.

Kleuring met safranine. Vergr. 600 $\times$

styletten van een larfje uit het eerste stadium, wat op een dergelijke wijze tot in het phloeem van de stengel was doorgedrongen. Dit type van steken komt bij luisjes in het 2e stadium op stengels ook wel voor.

Het 2e type van steekverloop geeft schema 8. De luis dringt door de schors en tusschen twee vaatbundels door, dus in de mergstraal en soms tot in het merg van de stengel. In fig. 32 ziet men een stuk van een dergelijke speekselscheede van een volwassen dier in een Coleusstengel. De luis is hier bij het cambium gekomen, heeft hier blijkbaar gezogen (vertakkingen) en zijn styletten een paar maal een eindje teruggetrokken, om ze tenslotte om te buigen en evenwijdig aan de stengelomtrek in de cambiumcellen te steken.

Ook in fig. 20 zien we de scheede van een volwassen *Pseudococcus* tot in het cambium steken.

Dit type vinden we vooral bij luizen in het 3e stadium en verder ook bij die in het 2e stadium.

Het derde type is welhaast uitsluitend bij steken van volwassen dieren te vinden. In schema 9 ziet men een stengel waarin de luis wel naar de vaatbundel steekt, maar door het phloeem heengaat en in het xyleem terecht komt. Deze speekselscheeden doorboren vaak heel duidelijk verschillende houtvaten, maar eindigen meestal in de parenchymcellen tusschen de vaten in.

In de tabel 7, die een overzicht geeft van het voorkomen van steken van de verschillende leeftijden, zijn dan ook alle gevallen „naar het xyleem” hiertoe te rekenen, slechts met één uitzondering, waar heel duidelijk de scheede in een houtvat eindigt. Dit geeft fig. 21. De scheede van een volwassen dier is hier getroffen in een stengel van *Impatiens*. Hij dringt door het schorsparenchym, phloeem en cambium door, tot in het xyleem en eindigt in een van de groote houtvaten. Bij luisjes, die nog geen tweede vervelling doorgemaakt hadden, vond ik nooit een dergelijk steken naar de houtvaten.

Volwassen luis zuigt zelden in bladeren. In zoo'n geval gingen ook hierin hun steken naar het xyleem van de nerven toe. Zie fig. 33. Een enkele maal zag ik dit ook bij luisjes die nog in het tweede stadium waren (fig. 34).

Als men nu het overzicht bekijkt, dat ik in Tab. 7 gegeven heb, dan blijken ook hieruit dezelfde feiten.

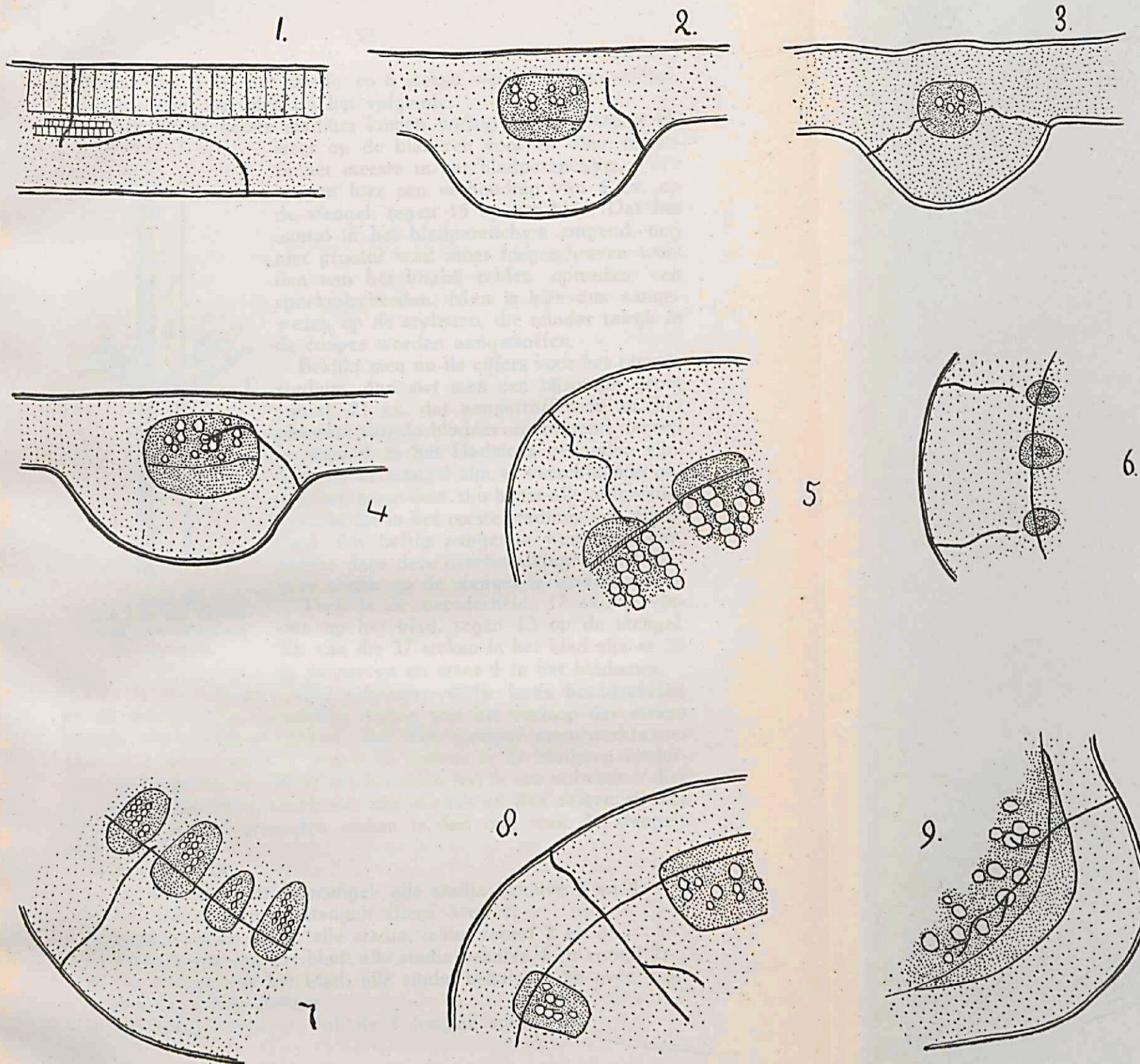
In deze tabel heb ik aangegeven alle gevallen, waarin ik in mijn doorsneden met zekerheid uit kon maken, waar het eindpunt der steken lag en welke leeftijd de bijbehorende dieren hadden.

B.v. in het phloeem van de stengel vond ik eindigen, de steken van 1 larfje in het eerste stadium, van 6 exemplaren in het tweede

TABEL VII

Einde der steken in de stengel	1 1e stad.	2 2e stad.	3 3e stad.	4 volwassen	Einde der steken in het blad	1 1e stad.	2 2e stad.	3 3e stad.	4 volwassen
in phloem	1	6	3	6	in nerv:	2	21	5	—
in xylem	—	—	2	7	in phloem	—	3	1	2
in mergstraal	2	7	7	4	in xylem	4	9	1	—
in schorsparenchym	1	—	—	—	in parenchym	9	4	—	1
in de stengel	4	13	12	17	in bladmoes	15	37	7	3

Overzicht van de steken van luis van verschillende leeftijd in stengel en blad aangetroffen.



Schematische voorstelling van de verschillende typen van steken bij *Pseudococcus citri* aangetroffen, in blad en stengel.

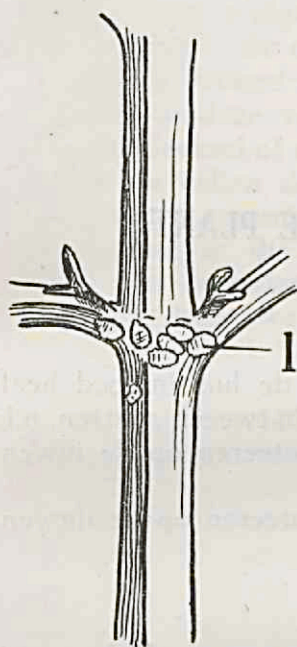
Wijdgestippeld = parenchym. dichtgestippeld = vaatbundel. Speekselscheede en styletten door donkere lijn aangegeven.

1. van larve in 1^e stadium in bladparenchym.
2. van larve in 1^e stadium in bladnerf.
3. van larve in 2^e stadium in bladnerf.
4. naar xyleem in de bladnerf.
5. naar phloem in de stengel.
6. in de richting van de vaatbundel, maar deze nog niet bereikt.
7. naar cambium en mergstraal.
8. naar mergparenchym.
9. naar xyleem van de stengel.

stadium, van 3 in het derde en 6 steken van volwassen wijfjes.

Uit de tabel ziet men nu het volgende:

Larvjies in het eerste stadium komen weinig op de stengels en meer op de bladeren voor en daar zuigen ze het meeste in het bladparenchym. We krijgen hier een verhouding van 4 ex. op de stengel, tegen 15 op het blad. Dat het aantal in het bladparenchym zuigend, nog niet grooter was, moet toegeschreven worden aan het hierbij zelden optreden van speekselscheeden. Men is hier dus aangewezen op de styletten, die minder talrijk in de coupes worden aangetroffen.



Figuur 35
Stukje van een Coleus-
stengel met volwassen
Pseudococcus.

Bekijkt men nu de cijfers voor het tweede stadium, dan ziet men een bijzonder groot aantal, 21 ex. dat aangetroffen is in het phloeem van de bladnerven zuigend, terwijl er maar 4 in het bladmoes gevonden zijn. Ook op de stengel zijn er verschillende gevonden, maar deze zijn haast alle afkomstig, evenals die in het eerste stadium, van materiaal dat heftig aangetast was door luis, zoodat door deze overbevolking allerlei jongere stadia op de stengel te vinden waren.

Toch is de meerderheid, 37 ex., te vinden op het blad, tegen 13 op de stengel. En van die 37 steken in het blad zijn er 33 in de nerven en maar 4 in het bladmoes.

Het derde stadium en het volwassen wijfje leven hoofdzakelijk op de stengels. Zij verschillen weinig wat het verloop der steken betreft. De volwassen dieren, met hun steviger mondwerktuigen gaan nog meer naar het xyleem en zoeken in de bladeren uitsluitend de tracheeën op. Maar het is zelden dat ik een volwassen dier op de bladeren vond, tenzij met een eierzak en dan zuigen zij niet meer. Het aantal gevonden steken is dan ook voor de stengels veel grooter.

Men vindt dus:

- in het phloeem van de stengel: alle stadia behalve 3 en 4;
- in het xyleem van de stengel: alleen 3 en 4;
- in mergstraal en merg: alle stadia, maar vooral 2 en 3;
- in het phloeem van het blad: alle stadia behalve 4 en vooral 2;
- in het xyleem van het blad: alle stadia behalve 1 en over 't algemeen weinig steken;
- in het bladparenchym: vnl. de 2 jongste stadia.

HOOFDSTUK VI

INVLOED VAN DE LUIS OP DE PLANT

Als men zich afvraagt of het zuigen van de luis invloed heeft op de voedsterplant, dan kan men deze vraag in tweeën splitsen, n.l.:

I. Is er een invloed van de luis te constateeren op de inwendigen bouw, dus op de cellen en weefsels?

II. Is er een invloed van de luis te constateeren op de uitwendigen bouw van de voedsterplant?

I. Invloed van de luis op de cellen en weefsels

Literatuur

Verschillende punten, die bij dit onderwerp ter sprake komen, zijn reeds behandeld in het hoofdstuk over het speeksel en zijn eigenschappen. Ik kan er hier dus kort over zijn en daarheen verwijzen.

De verschijnselen, die op kunnen treden tengevolge van het steken van luizen, zijn:

1° Beschadigingsverschijnselen.

2° Reacties van de cellen op de invloed van steek en speeksel uitgaande.

Beide groepen van symptomen kunnen veroorzaakt worden zowel door het doorboren of binnendringen in de weefsels, als wel door het zuigen en voedselonttrekken van de luis.

Büsgen (1891), Morstatt (1908), van der Goot (1917) en Keuchenius (1915) zagen, dat bij het doorboren van cellen door *Cocciden*, geen enkele verandering van de celinhoud te constateeren viel. De mechanische beschadiging is hier blijkbaar van weinig beteekenis. Zij trekken hieruit de conclusie, dat het speeksel alleen dus geen schadelijke eigenschappen voor

de protoplast kan hebben. De symptomen van beschadiging zien zij slechts optreden, indien de luis uit de cellen voedsel opneemt, dus alleen door het zuigen wordt een schadelijke werking op de celinhoud uitgeoefend.

Maar over 't algemeen treden bij het doorboren en binnendringen tusschen de cellen reeds symptomen op, die wijzen op een schadelijke invloed op de protoplast en is het niet meer te onderscheiden of deze veroorzaakt worden door het in contact komen met het speeksel of doordat er stoffen aan de cel onttrokken worden.

Zijn de cellen door deze inwerking beschadigd, dan kan zich dit gradueel verschillend uiten. De lichtste vorm hiervan is wel de plasmolyse, die Keuchenius (1915) bij enkele doorboorde cellen ziet optreden, maar die zich dan ook altijd weer herstelt. Van een eigenlijke beschadiging kan men hier dus niet spreken en waarschijnlijk heeft men hier enkel met een wateronttrekking te doen.

Zweigelt (1915) zag bij *Sambucus* en *Evonymus* eigenaardige veranderingen in het plasma optreden die hij „Kappen” noemt. Dit beschouwt hij als ziekelijke veranderingen in een deel van het protoplasma, wat het dichtste bij het speeksel ligt. De kern die zich meestal naar de plaats van gevaar begeeft om daar een actieve rol te spelen bij het reageeren, gaat hierbij vaak te gronde en verdwijnt. Deze „kappen” behooren nog tot het plasma. Hij zag ze echter niet bij alle planten en vermoedt, dat de verschijnselen, die optreden bij het steken van luis, varieeren zullen met de voedsterplant.

Bij haast alle auteurs vindt men het volgende beschreven als gevolg van het steken en zuigen van Blad- of Schildluizen:

Het celvocht verdwijnt, het protoplasma schrompelt samen, waarbij door velen ten onrechte van plasmolyse gesproken wordt. De kern kan teekenen van degeneratie vertoonen, evenals de chlorophylkorrels. Deze laatste verliezen dan hun vorm en nemen sterk kleurstoffen op. Het proces eindigt dan meestal met het afsterven der cellen, waarbij inhoud en celwand zich bruin kleuren, wat toegeschreven wordt aan het neerslaan en ophoopen van looistof.

Deze beschrijvingen van een dergelijk verloop in de aangestoken en uitgezogen cellen, vindt men bij alle onderzoeken over dit onderwerp terug.

Naast deze beschadigingsverschijnselen, treden dan in sommige gevallen ook reacties van de plant op, die te beschouwen zijn als pogingen tot afweer.

Zoo zag Pétri bij *Dactylopius* op wijnstok, in het hout hierdoor thyllen en gomvorming optreden. Bij *Mytilaspis fulva* op wortels van Olijf, geeft dezelfde auteur op, dat door de steek het phellogeen plaatselijk sterk gaat werken. Bij jonge wortels, waar

het cambium geraakt wordt, kunnen eenzijdige houthyperplasieën optreden.

Zweigelt (1915) ziet bij *Rosa*, dat in de intercellulairen waarin het speeksel zich bevindt, celluloseafzettingen ontstaan zijn, dus als 't ware de celwanden daar plaatselijk abnormaal sterk verdikt zijn. Hij beschouwt dit als een afweermiddel van de plant, evenals dit wel bij binnengedrongen hyphen gezien wordt. In dit geval slaagt de plant er vaak in de cellen afdoende tegen de invloed van het speeksel te beschermen.

Büsgen (1891) meende dat door de luis de cellen, die rijk aan looistof zijn, gemeden worden. Inderdaad ziet ook Zweigelt in een enkel geval zware looistofneerslag in cellen, die aan speekselscheeden grenzen. De celinhoud hiervan vertoont dan ook geen plasmolyse of beschadiging.

Voor al bij Bladluizen ziet men vaak, als gevolg van het steken, in de plant abnormale weefselvorming optreden. Men denke hierbij aan de galvormende *Aphiden*. Deze komen bij *Cocciden* zeldzamer voor.

Bij *Cocciden* op vruchten ziet Kochs (1900) dat men hier kan krijgen zoowel een vertraging van het rijpingsproces (groene vlekken op citroen) als een vervroeging hiervan (roode vlekken op appel).

EIGEN ONDERZOEK

Om de invloed van het steken en zuigen op de celinhoud na te gaan, doet men het beste versch materiaal te gebruiken. Men schakelt dan alle mogelijke veranderingen, die door fixeering kunnen ontstaan, uit en kan tevens constateeren of, indien er plasmolyse optreedt, deze zich weer herstelt na eenigen tijd.

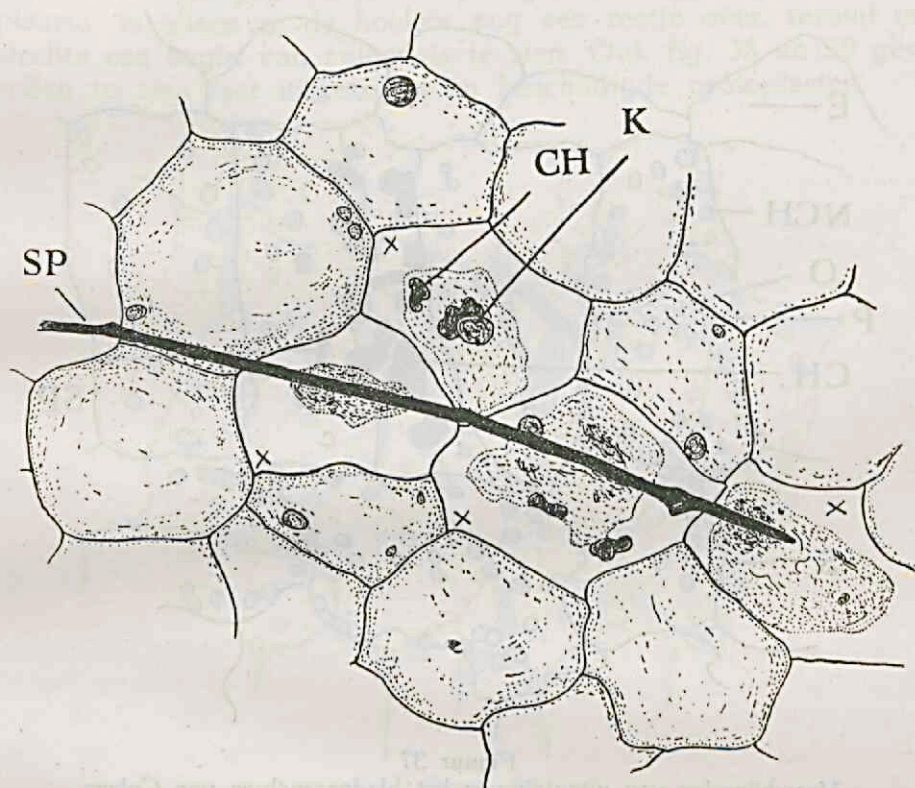
Bij *Pseudococcus citri* is over 't algemeen heel weinig verandering te zien in de doorboorde cellen. Een lichte plasmolyse in doorboorde of aangrenzende cellen zag ik hierbij nooit optreden, noch bij *Coleus*, noch bij *Impatiens* of tomaat. De meeste doorboorde cellen zien er normaal uit en laten geen enkel verschijnsel van beschadiging zien, ook niet bij gefixeerd materiaal.

Voor *Pseudococcus citri* moet dus hetzelfde gelden als wat van der Goot vond voor *Pseudococcus crotonis*, n.l. dat het speeksel op zichzelf geen schadelijke invloed op de protoplast kan hebben. Anders zou het immers niet mogelijk zijn, dat er in doorboorde cellen geen beschadigingsverschijnselen optreden.

Anders wordt het echter wanneer de luis voedsel uit de cellen gaat halen, in de cellen b.v. waarin speekselscheeden eindigen.

In fig. 36 is afgebeeld een speekselscheede in het mergparenchym van een *Impatiens*stengel eindigend. Men ziet hier dat de eerste cel doorboord wordt, maar er overigens volkomen normaal

uitziet. In de cellen met een $\times$ echter, zien alle protoplasten er abnormaal uit. In al deze cellen is het celvocht verdwenen en het plasma samengeschrompeld om de speekselscheede heen. Soms is de kern nog te onderscheiden. De chloroplasten echter hebben hun normale vorm verloren en liggen als saamgeklonterde, zich donker kleurende massa's in het plasma. In de bovenste cel is op te merken, dat het plasma naar het stukje scheede, wat door deze



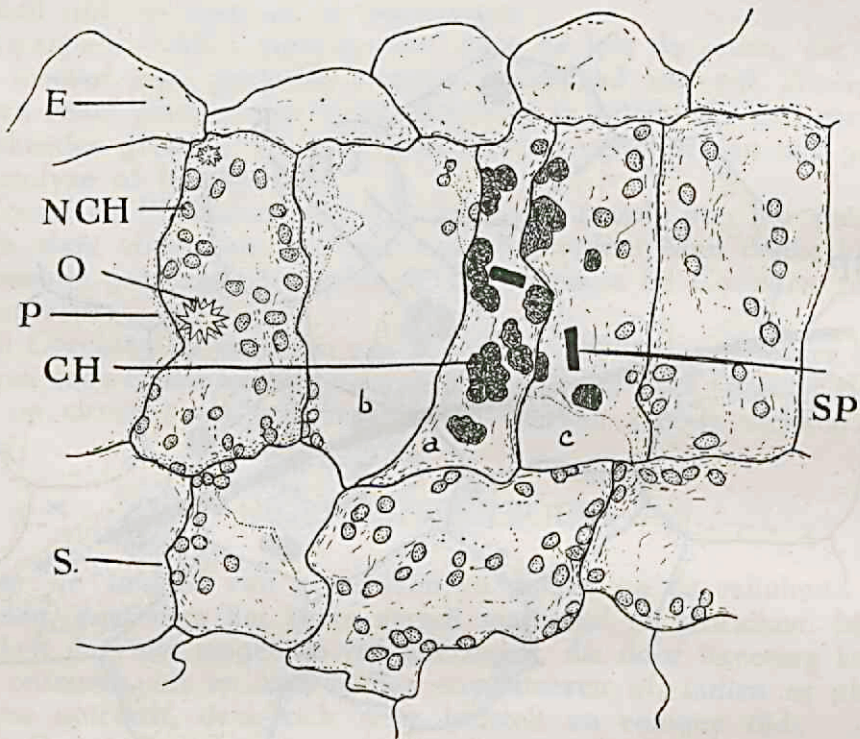
Figuur 36

Speekselscheede van *Pseudococcus*-larve in het mergparenchym van *Impatiens*-stengel. De cellen met $\times$ vertoonen symptomen van uitzuiging, het plasma is ingeschrompeld, de chlorophylkorrels gedegeneerd. Versch materiaal. Kleuring met neutraalrood. Vergr. 400 $\times$.
sp = speekselscheede, ch = chlorophylkorrels, k = kern.

cel gaat, is samengetrokken, een bewijs dat in deze richting er stoffen aan onttrokken zijn. Dus alleen in deze vier cellen zijn deze verschijnselen, terwijl het overige parenchym volkomen intact is gebleven.

Fig. 23 geeft een geval waarin de styletten in het collenchym en schorsparenchym van een *Coleus*-stengel gezogen hebben. Men ziet hier de steek eerst door het collenchym dringen, waarbij verschillende van de geraakte cellen beschadiging van het plasma ver-

toonen. Sterk wordt deze beschadiging pas in de laatste celrij van het collenchym, 1, 3 en 4 en in de cellen van het schorsparenchym. Het plasma was grootendeels verdwenen en de rest hiervan lag als bruine massa's in de cellen, terwijl de meeste chlorophylkorrels gedegeneerd waren. Hier heeft blijkbaar de luis sterk gezogen, zoodat zelfs aan de cellen 3 en 4 van het collenchym, die niet aangeboord zijn, stoffen onttrokken zijn.



Figuur 37

Verschijselen van uitzuiging in het bladparenchym van *Coleus*.

Alcoholmateriaal, kleuring met saffranine. Vergr. 400 $\times$

In a. chlorophyl samengeklonterd, sterk gekleurd.

In b. plasma bijna geheel verdwenen.

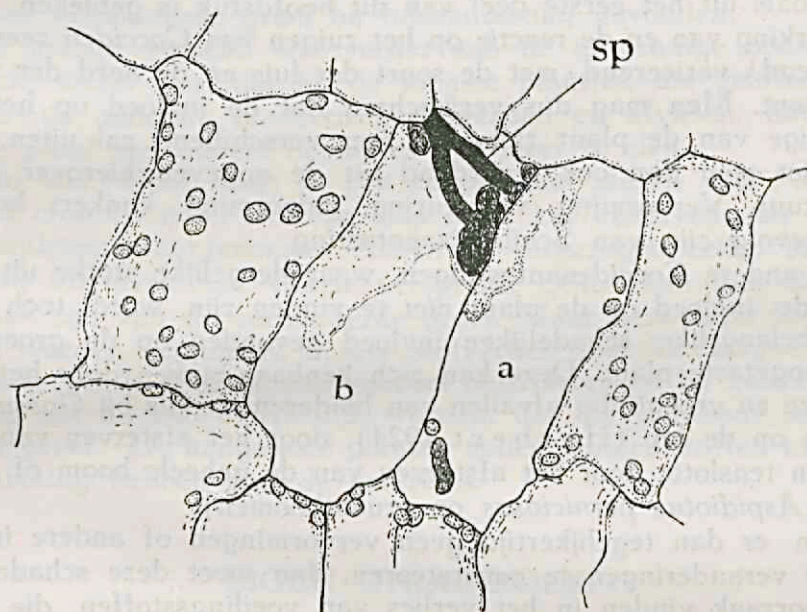
In c. begin van inschropelen van het plasma en te gronde gaan der chlorophylkorrels.

e = epidermis, p = palissadenpar., s = sponspar., sp = speekselscheede
n.ch = normale chlor.korrels, ch = gedegeneerde chlor.korrels,
o = kristal van oxaalzuur.

Figuur 37 en 38 geven doorsneden van alcoholmateriaal. In de meeste coupes is door de fixatie weinig van de abnormale inhoud van de cellen waar te nemen. Deze coupes behoorden tot de weinigen, die hierop een uitzondering maken. Men ziet hierin te midden van normale cellen uit het palissadeparenchym, eenige cellen liggen, die zich onmiddellijk onderscheiden van de rest, die dadelijk de aandacht trekken door hun intensievere kleuring. Er

liggen hier dan ook kleine brokjes speeksel in, blijkbaar de resten van een scheede, die er grootendeels bij het snijden uit is gevallen.

Maar deze kleine brokjes waren toch voldoende om aan te toonen, dat de afwijkingen in deze cellen waargenomen, te wijten zijn aan het zuigen van een *Pseudococcus*. In cel a van fig. 37 is het plasma, hoewel donker gekleurd, nog aanwezig, alleen de chlorophylkorrels zijn hier tot donker gekleurde klompjes gedegenerereerd. De ernaast gelegen cel b is bijna geheel leeggezogen, van het plasma is alleen in de hoeken nog een restje over, terwijl in c slechts een begin van zuigen is te zien. Ook fig. 38 en 30 geven cellen te zien met uitgezogen en beschadigde protoplasten.



Figuur 38

Als figuur 37. In A en B is het protoplasma grootendeels verdwenen en de chlorophylkorrels gedegenerereerd tot donker gekleurde massa's.

Deze sterke beschadigingssymptomen vond ik hoofdzakelijk bij steken van volwassen dieren en larven uit het derde stadium. Bij de jongste larfjes wordt er blijkbaar nog zoo weinig voedsel aan de cellen onttrokken, dat de protoplast er nog niet veel schade van ondervindt.

Van reactie van de plant op het steken met cellulose afzettingen, kurkvorming of abnormale celdeling is hier niets te bemerken.

Ik kom dus tot de volgende conclusies:

Bij het doorboren van de cellen door *Pseudococcus citri* treden geen beschadigingsverschijnselen op.

Echte plasmolyse is bij deze steken nooit waargenomen.

De inhoud van de uitgezogen cellen echter vertoont vaak afwijkingen, n.l. het plasma is daarvan samengeschrumpeld en bruin verkleurd, of grootendeels verdwenen.

De chlorophylkorrels degenereren evenals de kern.

II. Invloed van de luis op de uitwendige bouw

Literatuur

Zooals uit het eerste deel van dit hoofdstuk is gebleken, is de uitwerking van en de reactie op het zuigen van *Cocciden* zeer verschillend, varieerend met de soort der luis en de aard der voedselplant. Men mag dus verwachten dat de invloed op het uitwendige van de plant zich ook zeer verschillend zal uiten. En dit ziet men dan ook inderdaad uit de opgaven hierover in de literatuur. Vervorming, verkleuring, galvorming, kankers kunnen het gevolg zijn van Schildluisaantasting.

Bij andere Coccideaantastingen, waar dergelijke sterke uitingen van de invloed op de plant niet te vinden zijn, wordt toch vaak een belangrijke schadelijken invloed gevonden op de groei van de aangetaste plant. Deze kan zich kenbaar maken door het geel worden en vroegtijdig afvallen van bladeren, zooals bij *Gossyparia spuria* op de Iep (Herbert 1924), door het afsterven van takken en tenslotte door het afsterven van de geheele boom of plant (b.v. *Aspidiotus perniciosus* op vruchtboomen).

Zijn er dan tegelijkertijd geen vervormingen of andere ingrijpende veranderingen te constateeren, dan moet deze schade wel zijn oorzaak vinden in het verlies van voedingsstoffen, die door de dieren aan de plant onttrokken worden. In de meeste gevallen heeft men die dan ook hieraan toegeschreven.

Men heeft echter zelden proeven in deze richting genomen.

Alleen bij Keuchenius (1915) en van der Goot (1917) was hierover iets te vinden.

Keuchenius onderzocht de invloed van *Lecanium viride* op koffieplanten. De schade hiervan is pas te bemerken bij sterke aantasting. Dan ziet hij groeistagnatie optreden, d.w.z. de bladeren, die nu gevormd worden, zijn kleiner en hebben vaak een misvormde bladschijf en ook de internodiën blijven korter. De vruchtproductie is bij aangetaste planten veel geringer. Daar er in dit geval door het zuigen necrose optreedt in mergstraal en phloem, wordt hierdoor het stofvervoer in radiaire richting belemmerd en deze storing in de stofwisseling zal, naast het onttrekken van stoffen aan de plant, de oorzaak van de groeistoornissen zijn.

Van der Goot werkte met *Pseudococcus crotonis* op cacao. Oogenschijnlijk ziet men hier geen schadelijke werking van, zelfs niet bij sterke aantasting. Hij neemt echter de volgende proeven.

Jonge cacao-boompjes worden flink met de luis geïnfecteerd en onder dezelfde omstandigheden verder gekweekt als niet-geïnfecteerde controleplanten. Daar deze jonge planten zich nog niet vertakken, is de lengtetoeename een maatstaf voor de groei. Na drie maanden was nu een duidelijk verschil waar te nemen tusschen de groei van de boompjes met en zonder luis. Dit verschil was het sterkste bij de serie met de jongste plantjes, waar een totale lengtetoeename van 19,8 % bij de geïnfecteerden, tegenover een van 33,6 % bij de controles kwam te staan. Er is hier dus een uitgesproken verminderde groei bij luisaantasting gevonden.

Het eenige verschil wat verder aan de uitwendige bouw opgemerkt werd, was, dat bij de jongste plantjes, die geïnfecteerd waren, de onderste bladeren geel werden en afvielen. Dit was bij de proef met oudere boompjes niet meer te zien.

Van der Goot heeft in zijn coupes met steken van *Pseudococcus crotonis* nooit necrose, dus nooit het afsterven van weefselcomplexen waargenomen. Alleen de uitgezogen cellen sterven af. Dit afsterven van enkele verspreide cellen kan dus niet de oorzaak zijn van de verminderde groei. Maar deze moet hier gezocht worden uitsluitend in het stofverlies door het zuigen. Aan de plant wordt door de luis voedsel onttrokken en bij zware aantasting zal dit zoo aanzienlijk worden, dat dit merkbaar zal zijn bij de groei. De aangetaste planten zullen minder stoffen tot hun beschikking hebben dan de controles.

EIGEN ONDERZOEK

Ook bij de aantasting door *Pseudococcus citri* is er in het weefsel van de voederplant geen ingrijpende verandering waar te nemen, die van invloed kan zijn op de geheele stofwisseling of groei van de plant. Ook hier ziet men slechts het afsterven van enkele uitgezogen cellen en nooit van geheele celcomplexen.

Heeft het zuigen van deze luis dus geen invloed op de groei van de geheele plant, of is er evenals bij de proeven van van der Goot, toch een schadelijke werking vast te stellen?

Oogenschijnlijk is er aan het uiterlijk geen verschil te bespeuren tusschen een plant met luis en een zonder. De bladeren zien er normaal uit, vertoonen geen misvorming of vlekken. (Dit alles geldt als de luizenplaag niet zoo hevig wordt, dat de plant er grootendeels mee bedekt is en dan ook sterke roetdauw optreedt).

Mijn doel was nu na te gaan of er eenige invloed merkbaar is op de groei van de plant.

Als materiaal nam ik hiervoor Coleus en tomatenplantjes.

Ik zorgde dus telkens tot mijn beschikking te hebben een aantal goed gewortelde Coleusstekken, waarvan ik de lengte der hoofdas en het aantal bladparen opnam. Deze plantjes werden nu zooveel mogelijk in twee gelijke groepen verdeeld. Heeft men nu een aantal Coleusstekken, die zoo gelijk mogelijk gesneden zijn en onder gelijke omstandigheden zijn gekweekt, dan is hun groei vrij gelijkmatig en vertoont geen overmatige individueele verschillen. Deze kleine verschillen zijn dan door een voldoende aantal bij de vergelijkende proeven opgeheven.

De eene helft van deze gelijke plantjes werd met luis geïnfecteerd. In sommige proeven deed ik dit door luis van verschillenden

TABEL VIII

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	5	76	1	3,5	50
2	5,5	66	2	3	54
3	6	92	3	2,5	31
4	6,5	108	4	4,5	81
5	7	80	5	4,5	50
6	6,5	65	6	5,5	61
7	11	84	7	0,5	4
8	7	82	8	1,5	16
9	6	75	9	1,5	18
10	6,5	72	10	0,5	5
67 c.M.		78 %	27,5 c.M.		33 %

Lengtetoeename van Coleus na 1 maand.

leeftijd, meestal de oudere stadia en volwassen dieren, met een penseeltje over de bladeren van de plantjes te verdeelen. Twintig tot dertig luisjes per plant waren noodig om eenig resultaat te verkrijgen. De andere helft der stekken diende als contrôles, werden dus zorgvuldig luisvrij gehouden.

Bij andere proeven infecteerde ik niet met luis van onverschillig welke leeftijd, maar bracht er jonge luisjes, pas uit het ei op. Ik zette dan op twee bladeren van iedere plant ± 50 —100 luis, dus 100—200 dieren per plant.

Deze plantenseries werden nu onder zooveel mogelijk dezelfde voorwaarden verder gekweekt. In het begin werd om de veertien

PLAAT I



Rechts twee met luis geïnfecteerde Coleusplanten, links twee contrôles van
dezelfde serie.
Photo 50 dagen na de infectie.

dagen de lengtegroei gemeten en het aantal en de lengte der bladeren en zijassen bepaald. Maar al spoedig bleek het mij, dat de verschillen die optraden, veel duidelijker uitkwamen, als ik de planten om de 4 weken contrôleerde en opnam, hetgeen ook in mijn tabellen te zien is.

In de tabellen 8—15 heb ik hiervan de uitkomsten gegeven. De proeven werden gedurende twee zomers, in de maanden Maart tot September genomen. De duur van deze proeven bedroeg ten hoogste drie maanden, en de uitkomsten verschilden praktisch niet in de verschillende maanden. Daarna zaten de planten zoo dik onder luis en roetdauw, dat zij in een zeer treurige staat verkeerden, de meeste bladeren lieten vallen en niet lang daarna hun zieltoogend bestaan eindigden. Zij vertoonen in een dergelijke toestand dan ook geen lengtegroei, zoodat een vergelijking met de contrôles geen zin meer heeft.

TABEL IX

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	2,5	2,5	1	1	14
2	6	6	2	2,5	45
3	5	5	3	1,5	18
4	5,5	5,5	4	2,5	41
5	7,5	7,5	5	5	60
6	5,5	5,5	6	3	33
	32 c.M.	69 %		15,5 c.M.	35 %

Lengtetoeename van *Coleus* na 1 maand.

Invloed op de lengtegroei

In de tabellen 8—14 vindt men nu uitgedrukt de lengtetoeename van iedere plant afzonderlijk in één of meer maanden, in c.M. en daarnaast in % van de oorspronkelijke lengte uitgedrukt. In alle tabellen vindt men links de contrôles en rechts de met luis geïnfecteerde planten opgegeven. Aan het eind van de tabellen wordt dan de gezamenlijke lengtevermeerdering van de serie gegeven.

In tabel 8 is de groei (lengtetoeename) gegeven van *Coleus*-stekjes die, toen zij een week oud waren en voldoende beworteld, met luis van verschillenden leeftijd geïnfecteerd zijn. Er is hier nog geen vertakking, zoodat ik hierbij volstaan kon met de hoofdas te meten. We zien b.v. dat bij de contrôles No. 2, 5 c.M. in die

maand gegroeid is, dat is 76 % van de lengte, die het plantje had bij het begin van de proef.

De lengtetoeename in c.M. zegt natuurlijk niet zooveel, daar de plantjes individueel verschillen. Berekent men daarom het percentage, dan heeft men een betere vergelijking. Toch zal een individuele schommeling blijven bestaan. No. 3 van de met luis geïnfecteerde exemplaren heeft een lengtetoeename in deze maand van 81 %, dus dit is meer dan die van verschillende van de contrôleplanten. Waarschijnlijk is dus No. 3 een krachtiger groeiende stek geweest dan de minder snelgroeiende No.5 of No. 1 van de contrôles. Neemt men dus te weinig exemplaren, dan zou men het verschil niet duidelijk zien. In deze tabel, waar telkens 20 exemplaren met elkaar vergeleken zijn, vormt No. 3 een uitzondering en hebben de anderen over 't algemeen een veel lager groeiper-

TABEL X

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	8	200	1	8,5	170
2	11	220	2	7	170
3	8	160	3	10,5	262
4	10	222	4	7,5	136
	37 c.M.	205 %		33,5 c.M.	176 %

Lengtetoeename van *Coleus* na 1 maand.

Infectie met luis van verschillende leeftijd.

centage, tot zelfs maar 4 of 5 %. Zoo laag daalt het bij de contrôles nooit, terwijl ook het maximum (108) veel hoger ligt.

Bepaalt men nu de totale lengtegroei van alle plantjes, dan komt men tot een toename van de oorspronkelijke lengte van 78% voor de contrôleplanten, tegen 33 % van de luisplanten. Dit geeft dus een aanmerkelijk verschil te zien, dat alleen veroorzaakt wordt door het zuigen van de luis.

Zooals ik al zeide, moet men vrij veel luis op de plant brengen en neemt men luis van verschillende leeftijd, dan vermeerdert deze zich ook tijdens de proeven. Als ik er te weinig exemplaren op bracht, dan kreeg ik niet het minste verschil in groei te zien. Hier is dus het sapperlies door het zuigen niet zoo aanzienlijk, dat de plant er schade bij het groeien van ondervinden zal.

Tabel 9 geeft het resultaat van een deel van de planten van

dezelfde proef weer na de 2e maand. Ook hier hetzelfde resultaat.

Tabel 10 is een proef gedurende 1 maand, genomen met een andere variëteit, n.l. met de groene Verschaffelt. Vergelijkt men de tabellen 2 en 4 met elkaar, dan ziet men, dat deze groene variëteit veel hogere groeipercentsages heeft dan in tabel 2 te vinden zijn. Toch vindt men ook hier een kleinere lengtetoeename bij de planten met luis, dan bij die zonder luis, een verschil van 205 % tegen 176 %.

In de tabel 11 zijn de planten geïnfecteerd met pas uit het ei gekomen luisjes. Het spreekt vanzelf dat, hoewel ze in grooter aantal op de planten gezet worden, ze toch in den eersten tijd zeker geen belangrijk stofverlies aan de plant veroorzaken. Hier-voor zijn ze nog te klein. Dit treedt pas na ongeveer 1 maand op.

TABEL XI

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	9	105	1	3	5,5
2	8,5	141	2	1,5	23
3	6,5	100	3	2	26
4	8,5	141	4	3,5	58
	32 c.M.	120 %		10 c.M.	31 %

Lengtetoeename van Coleus na 1 maand.

Infectie met jonge luis.

In tabel 11 is een proef gegeven, waarvan de cijfers de lengtetoeename in de derde maand (dus niet na 3 maanden) weergeven. In de eerste maand was er geen verschil te zien in lengtetoeename, in de tweede maand begon men er iets van te merken, maar pas in de derde maand trad duidelijk het verschil in lengtegroei op, zooals uit de tabel blijkt. Dit late optreden van een behoorlijk verschil ging gepaard met een vertraagde ontwikkeling van de luis, die pas in de 3e maand volwassen was en zich in de 2e helft der 2e maand naar de stengels begaf, dus in het laatste larvestadium kwam.

Hierin zal dan ook wel de oorzaak te zoeken zijn voor de pas laat optredende invloed op de groei. Door een mij onbekende oorzaak hebben deze luizen waarschijnlijk in het begin der proef weinig voedsel aan de plant onttrokken.

In de tabellen 12 en 13 vindt men de lengtetoename van proeven, die over 2 maanden liepen. De verschillen komen hierbij nog

TABEL XII

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	6	83	1	4,5	64
2	11,5	135	2	5,5	100
3	11,5	176	3	4	50
4	12	200	4	6	109
5	17,5	205	5	6	92
6	13	206	6	6,5	100
7	10,5	161	7	8,5	113
8	18	300	8	2,5	41
	100 c.M.	377 %		43,5 c.M.	170 %

Lengtetoename van Coleus na 2 maanden.

TABEL XIII

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	17,5	291	1	12,5	250
2	25	416	2	18,5	284
3	18,5	336	3	11,5	164
4	22	314	4	15,5	258
5	20	400	5	16	246
6	17,5	205	6	9	163
7	18	300	7	12	184
8	12	184	8	5,5	91
9	20,5	341	9	5	83
	171 c.M.	316 %		105,5 c.M.	219 %

Lengtetoename van Coleus na 2 maanden.

sterker uit. Bij beide series zijn de planten met jonge luis geïnfecteerd. Evenals in de proef van tabel 11 was hier in de 1e maand weinig verschil te merken, het was echter de bedoeling,

evenals in tabel 14, die het resultaat van een kweekproef na 3 maanden geeft, de invloed van de luis over een langer tijdsverloop na te gaan. Het kon immers mogelijk zijn dat de planten zich herstelden en het verzuim inhaalden. Dat eerder het tegendeel het geval is, kan men zien in tabel 17.

Hierin is van een serie van 8 planten, naast elkaar gezet de lengtetoeename in procenten in de 3 opeenvolgende maanden, waarin de proef aangezet was. Uit deze cijfers blijkt nu, dat de controleplanten ongeveer een gelijke lengtetoeename vertoonen in iedere maand. Door temperatuurverschil of licht vertoonen deze cijfers

TABEL XIV

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	26,5	311	1	12,5	227
2	26,5	441	2	13,5	207
3	17,5	269	3	17	226
4	29	483	4	8,5	141
5	17,5	205	5	15	187
6	17,5	175	6	9,5	105
7	20,5	410	7	24	400
8	27	450	8	27	385
9	28	466	9	19,5	300
10	41	683	10	17	283
11	36	600	11	18,5	205
12	31	620	12	21	502
	318 c.M.	441 %		205 c.M.	305 %

Lengtetoeename van *Coleus* na 3 maanden.

Infectie met jonge luis.

natuurlijk wel eenige schommeling. Zoo zien we, dat in de 1e maand deze factoren het gunstigst waren en alle planten de sterkste groei vertoonen. Dit is ook bij de luizeplanten het geval. Maar waar de controles in de 3e maand een ongeveer even sterke groei laten zien als in de 2e maand, gaat de lengtetoeename van de geïnfecteerde planten steeds achteruit. De schadelijke invloed van de luis wordt steeds merkbaarder.

Daar op deze planten jonge luis was gebracht, is dit resultaat niet te verwonderen. Wel is het sterftecijfer hiervan vrij groot (meestal $\pm 60\%$), maar toch schijnt de ouderwordende luis meer

voedsel aan de plant te onttrekken, ondanks het kleinere aantal dat overblijft.

Tabel 15 en 16 geven de uitkomsten van proeven met tomatenplantjes. Hiervoor werden zaailingen gebruikt die 14 dagen oud waren. Op die leeftijd hebben ze meestal 2 blaadjes, behalve de

TABEL XV

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
1	17	850	1	12	342
2	18,5	925	2	10	400
3	16	1066	3	11	314
4	19	542	4	9	300
5	20	1000	5	14	466
6	19,5	557	6	13	433
7	21,5	614	7	11,5	460
	133,5c.M.	606 %		85,5c.M.	427 %

Lengtetoeename van Tomaat na 1 maand.

TABEL XVI

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	in c.M.	in %	No.	in c.M.	in %
2	11	366	1	5	122
4	11	550	2	7,5	250
5	11,5	328	3	5,5	183
	33,5c.M.	394 %		18c.M.	180 %

Lengtetoeename van Tomaat na 1 maand.

kiemblaadjes. Ook hier is weinig vertakking, dus lengtetoeename is een maat voor de lengtegroei.

De jonge luis, die hierop gebracht wordt, zit niet uitsluitend op de onderkant der bladeren, maar zuigt net zoo goed al op de stengel. Het eigenaardige is nu, dat op tomaten de luis na eenigen tijd, 4—5 weken, gaat kwijnen en tenslotte voor het

PLAAT II en III



Rechts twee met luis geïnfecteerde Tomatenplanten, links twee contrôles
van dezelfde serie.

Photo 5 weken na de infectie.



Rechts twee met luis geïnfecteerde Tomatenplanten, links twee contrôles
van dezelfde serie.

Photo 14 dagen na de infectie.

grootste deel sterft. Ik vond na 2 maanden de plantjes vaak absoluut luisvrij. Op de andere exemplaren was nog wel een klein aantal luis aanwezig, echter was de ontwikkeling hiervan zeer vertraagd. En kwamen ze tot eierleggen, dan waren deze volwassen wijfjes aanmerkelijk veel kleiner dan die op Coleusplanten. Ik veronderstel nu, dat de luis uit de tomaat voedsel zuigt wat een of andere stof bevat die nadeelig op de luizen werkt, of dat zij niet in staat zijn er voldoende voedsel uit te halen. Voor dit laatste kan ik echter geen oorzaak vinden.

Duren de proeven echter niet te lang, dan kreeg ik toch dezelfde resultaten, zelfs vaak veel sterker dan bij Coleusplanten, n.l. een groot verschil in lengtetoeename, individueel als wel gezamenlijk.

TABEL XVII

contrôleplanten				met luis geïnfecteerde planten			
No.	toename 1 ^e mnd.	2 ^e mnd.	3 ^e mnd.	No.	toename 1 ^e mnd.	2 ^e mnd.	3 ^e mnd.
4	105 %	100 %	105 %	2	108 %	118 %	55 %
3	250 %	75 %	141 %	6	100 %	76 %	23 %
7	105 %	76 %	100 %	5	110 %	86 %	26 %
8	183 %	158 %	141 %	10	50 %	41 %	58 %
	643 %	409 %	487 %		368 %	321 %	164 %

Lengtetoeename van Coleusplanten gedurende 3 opeenvolgende maanden.

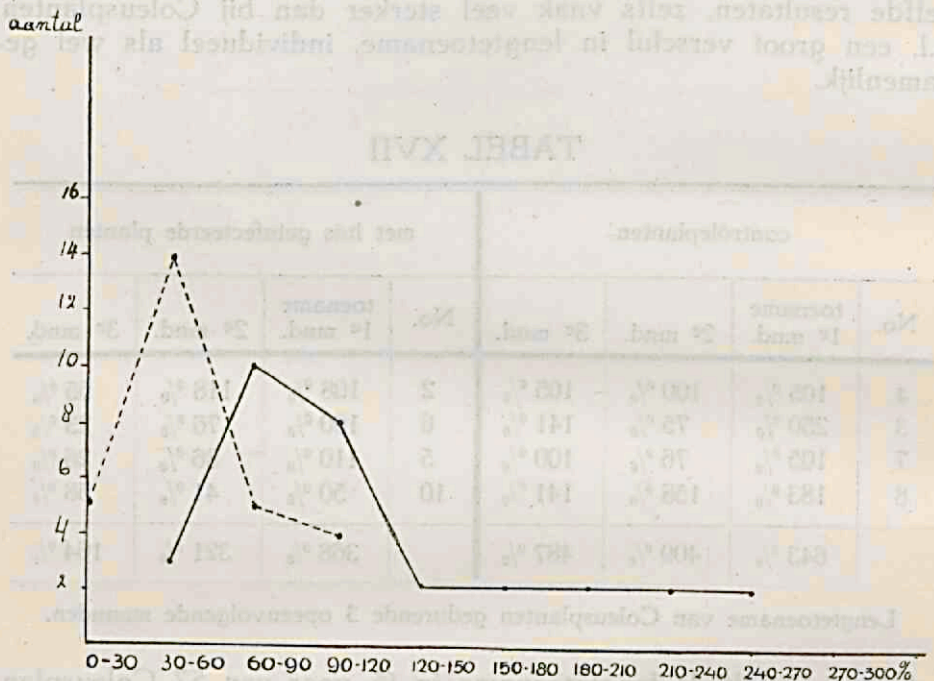
Curve 1 stelt de lengtetoeename in % voor van 57 Coleusplanten na 1 maand. Men ziet hieruit dat het meerendeel van de geïnfecteerde planten een lengtetoeename heeft, die tusschen de 30—60 % ligt, terwijl de top bij de contrôles ligt tusschen 60—90 %. Bijna een even groot aantal is bij 90—120 % te vinden. De maximale lengtegroei van de luizeplanten ligt bij 90—120 %, terwijl dit punt bij de contrôles veel hoger (240—270) komt. Wij zien hier dus uit, wat ook in de tabellen is op te merken, dat er wel een klein aantal van de geïnfecteerde planten een lengtegroei heeft, die even groot is als die van de het langzaamst groeiende contrôleplanten. Maar dit is maar een klein deel van de kromme. Over 't algemeen liepen de lengtetoenamen van beide groepen toch uit elkaar en is die van de luizeplanten naar links verschoven.

Daar het aantal bladparen altijd ongeveer even groot is, zoo komt dit kleiner blijven dus neer op een korter blijven der internodiën. Bekijkt men de photo van de Coleusplanten (Plaat 1) na

50 dagen genomen, dan ziet men links de twee contrôles en rechts de met luis geïnfecteerde exemplaren. Niet alleen dat de linker langer zijn, maar ze zijn ook minder opeengedrongen. Dit wordt veroorzaakt doordat links de internodiën veel beter zijn uitgegroeid, zoodat de bladeren verder uit elkaar staan.

Invloed op de groei der zijassen

Hoewel de gebruikte Coleusvariëteit zich weinig vertakt, groeien bij oudere planten toch de zijassen uit, vooral die in de oksels



No. 1. Curve van de lengtetoeename in % gedurende 1 maand van 57 exemplaren.

----- geïnfecteerde planten
 ————— contrôleplanten

der onderste bladeren staande. Tabel 18 laat nu zien dat ook op deze groei een invloed van de luisaantasting merkbaar is. Men vindt in de tabel aangegeven telkens de som der lengten van alle zijassen van iedere plant en daarnaast het aantal blaadjes, dat hieraan voorkwam. Dit uitgroeien der zijassen is individueel zeer verschillend. No. 7, hoewel een contrôleplant, heeft geen enkele zijas gevormd, terwijl No. 25 zijassen heeft, die tezamen een lengte van 26,5 c.M. hebben en waaraan 37 blaadjes zitten. Toch is er verschil en zijn de cijfers voor de geïnfecteerde planten over het algemeen veel lager dan voor de contrôles. Bij de laatste planten in de tabel is het aantal blaadjes niet opgenomen. Daar er hier-

van vier aan beide zijden behooren, mag men toch de totale uitkomsten van de tabel met elkaar vergelijken. Bij de 20 contrôles is er dus totaal aan zijassen gevormd een stengellengte van 347,5 c.M., terwijl dit voor de met luis geïnfecteerde planten maar 147 c.M. bedraagt.

Uit deze cijfers blijkt dus, dat ook de lengtegroei der zijassen

TABEL XVIII

contrôleplanten			met luis geïnfecteerde planten		
No.	totale lengte	aantal blaadjes	No.	totale lengte	aantal blaadjes
1	12,5 c.M.	20	1	1 c.M.	2
2	8	19	2	—	—
3	—	—	3	—	—
4	3	7	4	4	8
5	8	21	5	12,5	26
6	6,5	21	6	16	22
7	13,5	17	7	10,5	21
8	32	49	8	17	20
9	6	16	9	15,5	12
10	23,5	32	10	10,5	20
11	26	38	11	15,5	17
12	26,5	37	12	8	13
13	15,5	28	13	—	—
14	70	66	14	—	—
15	15,5	27	15	4	4
16	16,5	26	16	—	—
17	21,5	} niet geteld	17	2	} niet geteld
18	21		18	7,5	
19	12		19	17	
20	10		20	6	
	347,5 c.M.	424 bl.		147 c.M.	165 bl.

Invloed van luis op vorming van zij-assen.

sterk vertraagd wordt door het zuigen van *Pseudococcus citri*. Dit vindt men ook voor de groei der blaadjes aan deze zijassen, wat dus anders is dan bij het aantal bladeren aan de hoofdas, dat er niet door beïnvloed wordt.

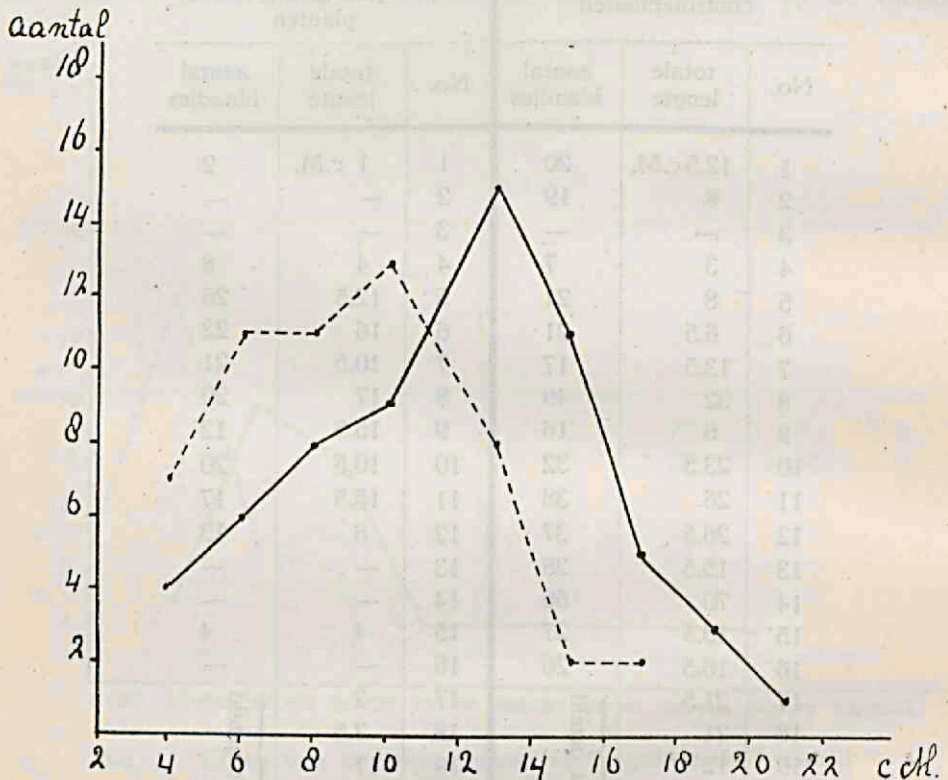
Invloed op de bladlengte

Is er verder een verschil in de bladeren op te merken?

Zooals reeds gezegd is, zien de bladeren van de aangetaste plan-

ten er normaal uit, vertoonen noch misvorming, noch eenige verkleuring. Ook de vorm verandert niet, dus de verhouding van lengte en breedte van de bladschijf blijft gelijk. Neemt men dus een van beide afmetingen, dan krijgt men een maat voor de grootte der bladeren.

Ik nam hiervoor de lengte, van de voet der bladsteel tot aan de top der bladschijf gemeten, van alle bladeren van een plant. Aan één plant zijn de middelste bladeren het grootst, eronder zijn



No. 2. Curve van de bladlengten van Tomaat na 1 maand
110 bladeren van 20 planten.

----- geïnfecteerde planten
——— contrôles

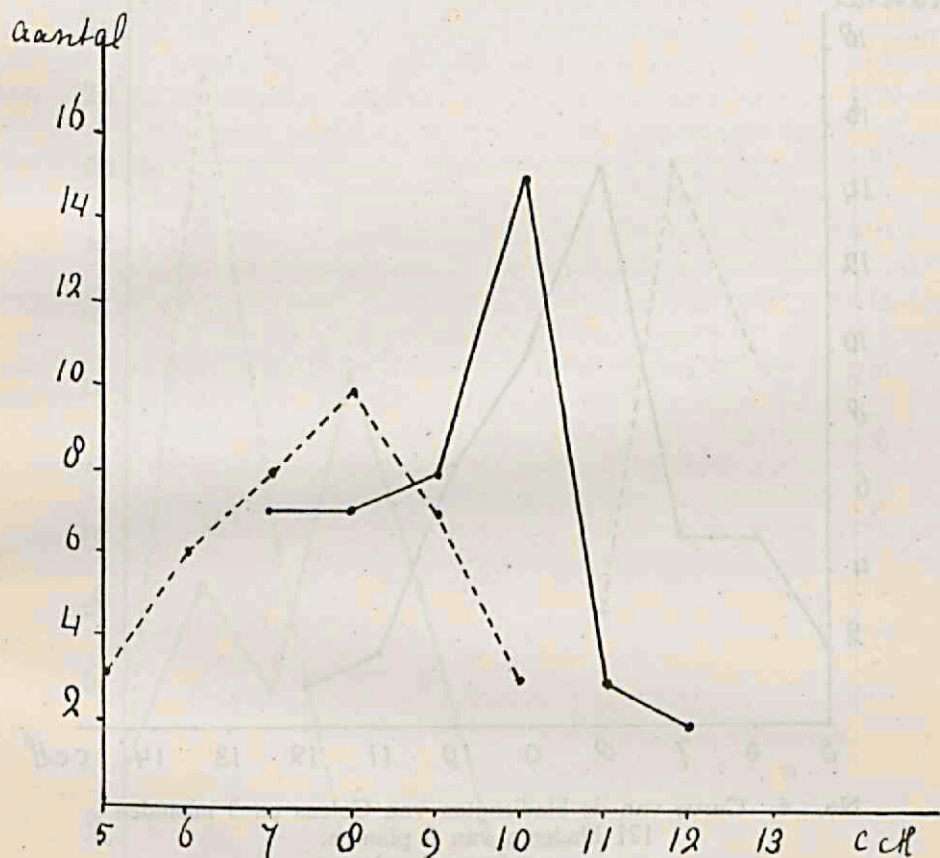
ze wat kleiner en naar de top toe, waar de jongere zijn, nemen ze in grootte af.

De blaadjes der zijassen werden niet meegerekend. Men krijgt zoo dus aan iedere plant een aantal bladeren van geringere grootte tegenover de middelste bladparen met de grootste afmetingen staan.

Vergelijkt men nu deze maten van de geïnfecteerde met die van de contrôleplanten, dan zullen beide een aantal gelijke cijfers te zien geven. De grootste bladeren van de contrôles zullen echter niet bij die van de luisplanten voorkomen.

Deze uitkomsten zijn nu uitgedrukt in de curven 2—5.

Grafisch is hier gegeven het aantal dat van de verschillende lengten bij de bladeren gevonden is, op een bepaald tijdstip en bij verschillende series. No. 3 en No. 5 geven het resultaat van een proef na een maand. Bij beide curven ligt de top van de luizeplanten bij een veel kleinere afmeting, dan die van de contrôle. In No. 3 hebben het grootste aantal bladeren een lengte van 8 c.M., terwijl dit bij de contrôles 10 c.M. is.



No. 3. Curve van de bladlengten van Coleus na 1 maand
234 bladeren van 8 planten.
----- geïnfecteerde planten
————— contrôles

De lengte der bladeren varieert bij de eerste van 5—10 c.M. en deze variatie is bij de contrôles van 7—12 c.M.

Bladeren van 11 en 12 c.M. komen dus niet bij de geïnfecteerde planten voor op dat tijdstip.

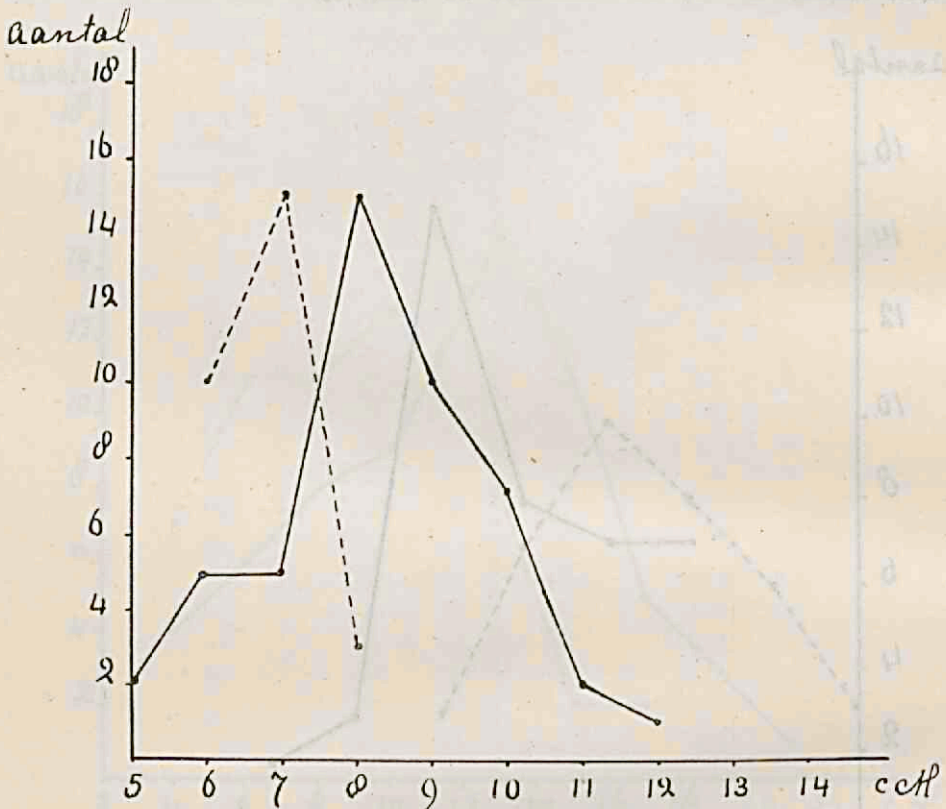
Hetzelfde is te zien in No. 5.

No. 4 geeft de curve van een proef na 3 maanden gemeten. Daar er op den duur bij de geïnfecteerde planten de onderste

bladeren afvallen, houdt men dan de grootere over. Daardoor heeft deze kromme hier een smallere variatiebreedte.

No. 3 is de curve van een proef met tomatenplanten. Ook hier is hetzelfde te zien.

We mogen hieruit dus de conclusie trekken, dat door deze luis-aantasting de bladeren kleiner blijven, dus ook hiervoor een vertraging van de groei te constateeren is.



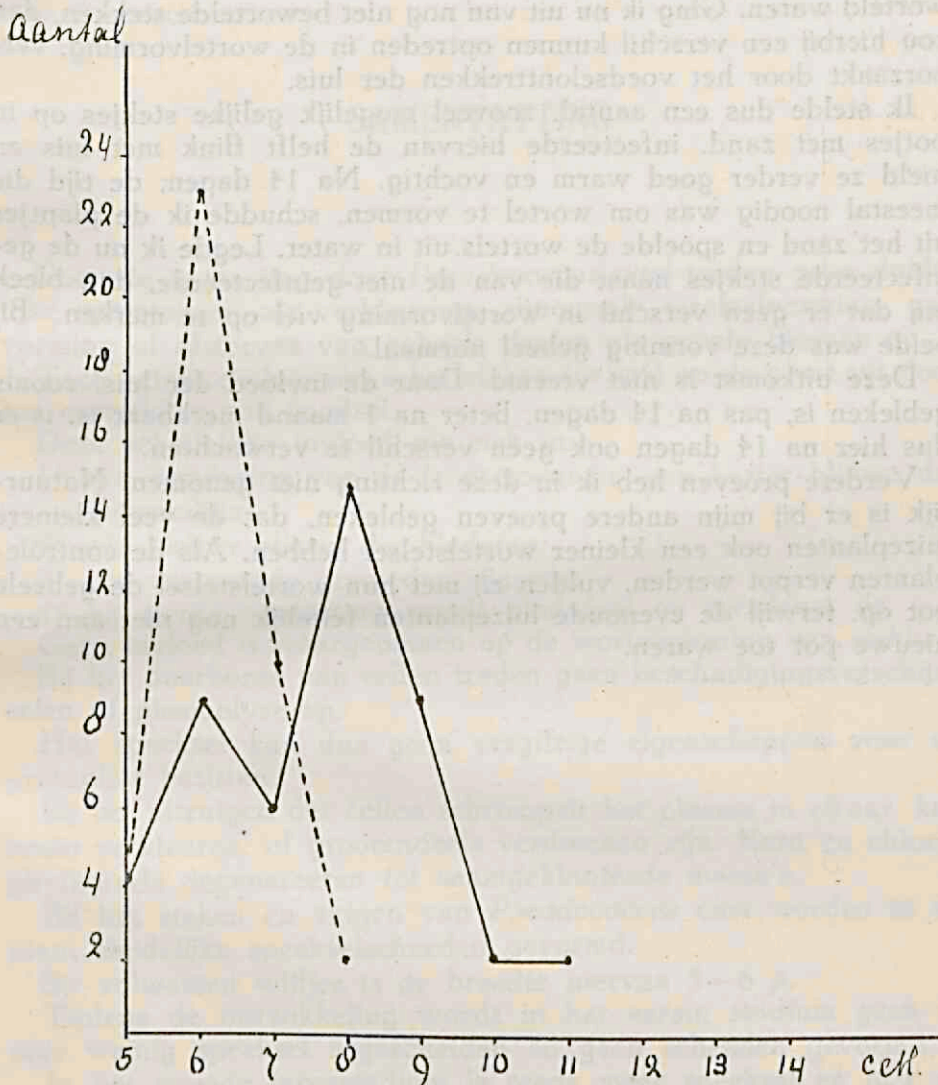
No. 4. Curve van de bladlengten van Coleus na 3 maanden
121 bladeren van 8 planten,
----- geïnfecteerde planten
——— contrôles

Bladafval

Vermeerdert de luis zich sterk gedurende de proef, dus als de tweede generatie uitkomt en worden dan alle deelen van de plant met jonge luisjes bedekt, dan beginnen de bladeren aan de hoofdas af te vallen. Vaak treedt hierbij dan verkleuring op. Het verschijnsel doet denken aan hetgeen gebeurt bij watergebrek. Ook dan laat Coleus vrij gauw zijn bladeren aan de hoofdas vallen. Dat dit hier niet de oorzaak kan zijn bewijzen de contrôles, waar de bladafval veel geringer is en niet opvalt.

Roetdauw

Bij sterke luisaantasting begint ook roetdauw op te treden. Zoo hevig als dit bij sommige Bladluisaantastingen is, heb ik het hierbij nooit gezien en het treedt ook niet zoo algemeen op. De oorzaak



No. 5. Curve van de bladlengten van Coleus na 1 maand
118 bladeren van 8 planten.
----- geïnfecteerde planten
——— contrôles

hiervan is vermoedelijk te vinden in het feit dat deze Schildluizen weinig honingdauw afscheiden, waardoor de bladeren nooit met een opvallende en kleverige substantie bedekt zijn. Er ontbreekt dus voor de Roetdauwschimmels hier een overvloedige voedings-

bodem. Vroeger dan $1\frac{1}{2}$ tot 2 maanden na het begin van een proef trad roetdauw niet op en voor Juli had ik er veel minder last van.

Invloed op wortelvorming

Bij mijn proeven nam ik steeds stekken die reeds voldoende beworteld waren. Ging ik nu uit van nog niet bewortelde stekken, dan zou hierbij een verschil kunnen optreden in de wortelvorming, veroorzaakt door het voedselonttrekken der luis.

Ik stelde dus een aantal, zooveel mogelijk gelijke stekjes op in potjes met zand, infecteerde hiervan de helft flink met luis en hield ze verder goed warm en vochtig. Na 14 dagen, de tijd die meestal noodig was om wortel te vormen, schudde ik de plantjes uit het zand en spoelde de wortels uit in water. Legde ik nu de geïnfecteerde stekjes naast die van de niet-geïnfecteerde, dan bleek mij dat er geen verschil in wortelvorming viel op te merken. Bij beide was deze vorming geheel normaal.

Deze uitkomst is niet vreemd. Daar de invloed der luis, zooals gebleken is, pas na 14 dagen, beter na 1 maand merkbaar is, is er dus hier na 14 dagen ook geen verschil te verwachten.

Verdere proeven heb ik in deze richting niet genomen. Natuurlijk is er bij mijn andere proeven gebleken, dat de veel kleinere luizeplanten ook een kleiner wortelstelsel hebben. Als de contrôleplanten verpot werden, vulden zij met hun wortelstelsel de geheele pot op, terwijl de evenoude luizeplanten feitelijk nog niet aan een nieuwe pot toe waren.

SAMENVATTING

Door de aantasting door *Pseudococcus citri* treden geen duidelijke symptomen, als verkleuring, abnormale weefselvorming, galvorming of afsterven van geheele deelen als gevolg hiervan op.

Toch oefent de luis een schadelijken invloed op de plant uit door het onttrekken van voedsel.

Deze schadelijke invloed uit zich in:

- 1° een vertraging van de lengtetoeename, een korter blijven der internodiën;
- 2° een kleiner blijven der bladeren;
- 3° een vertraagde groei der zijassen;
- 4° bij sterke aantasting treedt bladafval en roetdauw op.

Geen invloed is waargenomen op de wortelvorming van stekken.

Bij het doorboren van cellen treden geen beschadigingsverschijnselen of plasmolyse op.

Het speeksel kan dus geen vergiftige eigenschappen voor de protoplast bezitten.

Bij het uitzuigen der cellen schrompelt het plasma in elkaar, kan bruin verkleuren, of grootendeels verdwenen zijn. Kern en chlorophylkorrels degenereren tot saamgeklonterde massa's.

Bij het steken en zuigen van *Pseudococcus citri* worden in de plant duidelijke speekselscheeden gevormd.

Bij volwassen wijfjes is de breedte hiervan 5—6 μ .

Tijdens de ontwikkeling wordt in het eerste stadium geen of zeer weinig speeksel afgescheiden en geen scheeden gevormd.

In het tweede larvestadium is reeds meer speeksel en hier en daar scheedevorming, waarvan de breedte 3,3 μ is.

In het derde stadium treden veel en duidelijke scheeden op, breedte 4,1 μ .

Pseudococcus citri dringt, evenals de meeste Cocciden, intracellulair in de weefsels der voedsterplant.

Hij dringt in de plant dwars door de epidermiscellen, zonder hierbij gebruik te maken van stomata.

Dit binnendringen kan zuiver mechanisch geschieden, dus zon-

der dat er speeksel bij afgescheiden wordt, een enkele maal is dit reeds buiten de epidermis te vinden.

Collenchym en sklerenchym worden rechtstreeks doorboord.

De jongste larven zuigen in het bladmoes van de bladonderkant en de styletten gaan in hoofdzaak naar het sponsparenchym.

In het tweede larvestadium zoeken zij de nerven op en de styletten gaan naar het phloeemgedeelte hiervan, vanaf de zijkant der nerven.

In het derde stadium en bij de volwassen wijfjes worden de stengels opgezocht en kan men drie typen van steekverloop onderscheiden.

1° de styletten gaan naar het phloeem;

2° de styletten gaan naar mergstraal en mergparenchym;

3° ze gaan naar het xyleem en de parenchymcellen tusschen de houtvaten.

Het derde type komt bijna uitsluitend bij volwassen dieren voor.

Eenige waarnemingen zijn gedaan over de ontwikkeling en leefwijze van *Pseudococcus citri*.

LITERATUUR

- AWATI, P. R., Mechanism of suction in the potato Capsid bug.
Lygus pabulinus.
 1914, Proc. Zool. Soc. London.
- BAYER, Over de biologie van *Pseudococcus adonidum* (Linn.)
 Westw.
 1929, Dissertatie Leiden.
- *BERLESE, A., Le Coccinigli italiane vivanti sugli agrumi Parte I.
 1893, Rivista di Patologia vegetale II.
- BODENHEIMER und GUTTFELD, Ueber die Möglichkeiten
 einer biol. Bekämpfung von *Pseudococcus citri* in
 Palästina.
 1929, Zeitschr. f. angew. Ent. XV No. 1.
- BRANDES, E. W., Mechanics of inoculation with sugar-cane
 mosaic by insect vectors.
 1923, Journ. Agric. Research. XXIII.
- BÜSGEN, M., Der Honigtau.
 1891, Jen. Zeitschr. f. Nat. wiss. XXV.
- CHRYSTAL, R. N., The genus *Dreyfusia* in Britain, and its
 relation to the silver fir.
 1925, Phil. transactions. Royal. Soc. London. ser. B. vol.
 214.
- DAVIDSON, J., The hostplants and habits of *Aphis rumicis* with
 some observations on the migration of, and infesta-
 tion of, plants by Aphids.
 1915, Ann. of Appl. Biol. I.
- DAVIDSON, J., Penetration of plant tissues and the source of
 foodsupply of Aphids.
 1923, Ann. appl. Biol. X.
- ELMER, Mosaic cross-inoculation and insect transmission studies.
 1922, Science. LVI.
- VAN DER GOOT, P., De zwarte cacaomier.
 1917, Med. Proefstation Midden-Java No. 25.
- *GREEN, E., Coccidae of Ceylon.

- GRUNER, M., Biol. Untersuchungen an Schaumzikaden.
1901, diss. Berlin.
- HARGREAVES, E., Life-history and habits of the greenhouse
White fly.
1914, Ann. appl. Biol. I.
- HERBERT, F. B., The European Elm Scale in the West.
1924, U.S. Dep. Agric. Dept. Bull. 1223.
- HORNE and LEFROY, Effects produced by sucking insects and
red spider upon potato foliage.
1914, Ann. appl. Biol. I.
- JABLONOWSKI, J., Beitrag z. näheren Kenntniss der sternför-
migen Schmierlaus.
1917, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. XXVII.
- KEUCHENIUS, P. E., Onderzoekingen en beschouwingen over
eenige schadelijke schildluizen van de koffiecultuur
op Java.
1915, Med. Besoekisch Proefstation No. 16.
- KOCHS, J., Zur Einwirkung der Schildläuse auf das Pflanzen-
gewebe.
1900, Mitt. Bot. Mus. Hamburg.
- MARK, E. L., Beitr. zur Anatomie der Pflanzenläuse insbesondere
der Cocciden.
1876, Diss. Leipzig.
- MORSTATT, H., Unt. an den roten Austernförmigen Schildlaus
Diaspis fallax.
1908, Centr. blatt. für Bakt. etc. Abt. II Bd. 21.
- NEWSTEAD, R., Monograph of the Coccidae of the British Isles.
1901.
- PETHERBRIDGE and HUSAIN, A study of the Capsidbugs
found on apple trees.
1918, Ann. appl. Biol. IV.
- PETRI, L., Einige Bemerkungen über die Rolle der Milben bei
der Dactylopiuskrankheit der Reben.
1908, Centr. blatt für Bakt. etc. Abt. II Bd. 21.
- PETRI, L., Ueber die Wurzelfäule phylloxerierter Weinstöcke.
1909, Zeitschr. f. Pflanzenkr. XIX.
- PETRI, L., Sopra un caso di parassitismo di una cocciniglia su
le radici di olivo.
1910, Rendic. Accad. d. Lincei. Vol. 19.
- RITZEMA BOS, *Aspidiotus perniciosus*.
1899—1902, Tijdschr. over plantenziekten. V—VIII.
- ROEPKE, W., Ueber die Anfertigung mikroskopischer Präparate
von Blattläusen (Aphididen).
1929, Anz. f. Schädlingkunde IV. H. 12.

- SMITH, K. M., Investigation of the nature and cause of damage to plant tissue resulting from the feeding of capsid bugs.
1920, Ann. appl. Biol. VII.
- SMITH, K. M., The feeding methods of certain Hemiptera and the resulting effects upon the plant tissue.
1926, Ann. appl. Biol. XIII.
- WEBER, H., Zur vergl. physiologie der Saugorgane der Hemipteren.
1928, Zeitschr. f. vergl. Physiologie. Bd. 8.
- WILLIAMS, L., On the biology of *Pseudococcus gahani* Green.
1924, Ann. appl. Biol. XI.
- ZEHNTNER, Pflanzenluizen van het suikerriet op Java.
1898, Archief. Java-suikerindustrie. Afl. 23.
- ZWEIGELT, F., Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktionen der Pflanzenzellen.
1915, Centr. für Bakt. etc. Abt. II Bd. XLII.

*) Literatuur die ik niet heb kunnen raadplegen.

STELLINGEN

I.

Het speeksel van Aphiden en Cocciden speelt een chemische rol.

II.

De uiteenlopende reacties van planten, op het steken en zuigen van blad- en schildluizen, berust niet alleen op het verschil in reactie van de plant, maar ook op het verschil in speeksel van de verschillende luizen.

III.

De voeding van de plant is van invloed op de bladluisaantasting.

IV

Dat Likhité de intracellulaire lichaampjes in mozaïkzieke planten een naam geeft, is onjuist, daar hij deze alleen na fixeering en kleuring heeft waargenomen.

Med. Landbouwhoogeschool Wag. 33 1929.

V.

Terecht houdt E i d m a n n het praemaxillare bij Insecten voor een rudimentair orgaan en homoloog met de aanhangsels van de endiet van het eerste coxale van de Arthrostraken.

Zool. Anz. 58 1924.

VI.

Het endostyl der Appendiculariën is, ten opzichte van dat der Ascidiën, als een gereduceerd orgaan te beschouwen.

VII.

Door L e d e b u r is bewezen, dat de eerste vulling van de zwemblaas bij jonge oppervlakte-visschen niet zonder toetreding van atmosferische lucht kan plaats hebben en dat evenals bij Physostomen deze lucht ook bij Physoclysten door de ductus pneumaticus in de zwemblaas komt.

Zeitschr. f. vergl. phys. 8 1928.

VIII.

De secundaire negatieve krommingen, die na eenzijdige verwonding op kunnen treden, zijn als traumatotropische krommingen te beschouwen en ontstaan niet door korrelatiestoringen.

STELLINGEN

I

Het speeksel van Aphiden en Cocciden speelt een chemische rol

II

De nitratlopende reacties van planten op het stekel en zuigen van blad- en schutluisen beruht niet alleen op het verschil in reactie van de plant maar ook op het verschil in speeksel van de verschillende luisen.

III

De voeding van de plant is zeer invloed op de bladluisinfectie.

IV

De lichte de muscivore bijen in de wintertijd in de planten en de vlieg is ongelijk naar het soort alleen en fixering en de vlieg heeft verschillen.

Met Landbouwkundig Vers. 33 1933

V

Ten tijde heeft E. d. a. a. het gewasvrijheid bij insecten voor een nuttigere organen en hooft met de aanpak van de endiet van het eerste artikel van de Aristocraten.

Zool. Arch. 33 1933

VI

Het endiet van de Aristocraten is ten opzichte van dat van de Aristocraten als een gewasvrijheid organen te beschouwen.

VII

Door E. d. a. is bewezen dat de eerste verloop van de twee bladen bij jonge oppervlakte-vissen niet zonder toetsing van mechanische licht kan plaats hebben en dat evenals bij fys. samenhang licht ook bij Physocysten door de ducina pinnula in de zwembleden komt.

Zoet. 1. v. d. p. 33 1933

VIII

De secundaire gewasvrijheid organismen die in eenzelfde vrees- ding op kanten treden zijn als transmissie-organen te beschouwen en ontstaan niet door kanten.

72755

dis