

Esschenkankers en hun bouw

<https://hdl.handle.net/1874/301001>

Ch. 14. 14a, 14b.

ESSCHENKANKERS EN HUN BOUW

J. IJ. VAN VLIET

Diss.
Utrecht

1951

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT

ESSCHENKANKERS EN HUN BOUW

ESSCHENKANKERS EN HUN BOUW

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
Jhr. Mr. B. C. DE SAVORNIN LOHMAN HOOG-
LEERAAR IN DE FACULTEIT DER RECHTS-
GELEERDHEID VOLGENS BESLUIT VAN
DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TE VER-
DEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN VAN
DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-
KUNDE OP VRIJDAG 10 JULI 1931, DES NA-
MIDDAGS TE DRIE UUR

DOOR

JAN IJSBRAND VAN VLIET

GEBOREN TE ROTTERDAM

BAARN — N. V. HOLLANDIA-DRUKKERIJ — 1931

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN OUDERS

Na de voltooiing van mijn proefschrift acht ik het oogenblik aangebroken om uiting te geven aan de gevoelens van erkentelijkheid, welke mij vervullen jegens hen, die mij gedurende mijn studietijd met raad en daad ter zijde stonden.

Hooggeleerde Janse, Uw boeiende colleges en leerrijke practica zijn oorzaak geweest, dat ik blijvend voor de botanische zijde der biologie de grootste belangstelling heb gekoesterd.

Hooggeleerde van Kampen, door Uw niet genoeg te waardeeren leiding bij mijn zoölogische studie hebt Gij mij zeer aan U verplicht.

Hooggeleerde van Oort en Boschma, Zeergeleerde Goethart, Kamerling, van der Klaauw en Stiasny, U allen dank ik van harte voor theoretisch of practisch onderricht op verschillende terreinen der biologie.

Hooggeleerde Keesom, de Haas, Blanksma en Schreinemakers, Zeergeleerde Jorissen, met groote belangstelling heb ik Uw colleges en practica op physisch en chemisch gebied gevolgd.

Maar vooral gaat mijn dank uit naar U, Hooggeleerde Westerdijk, Hooggeachte Promotrix. Met de grootste bereidwilligheid hebt gij mij een plaats verschaft op Uw laboratorium. Steeds mocht ik in ruime mate Uw warme belangstelling in den voortgang van het onderzoek ondervinden. Ook wanneer de onderzoekingsijver dreigde te verflauwen, waart Gij het, die mij op nieuwe gezichtspunten opmerkzaam maakte en mij aanspoorde het eenmaal begonnen werk te voltooien. Gij zult mij steeds als navolgenswaardig voorbeeld voor den geest blijven.

Dit laatste geldt ook voor U, Zeergeachte van Luijk. Uw zeldzame hulpvaardigheid, onuitputtelijke kennis en groote bescheidenheid heb ik ten volle leeren waardeeren.

Ten slotte een hartelijk woord van dank aan allen, die mij door het verschaffen van materiaal of anderszins van hun welwillendheid blijk gaven.

INHOUD

	blz.
Hoofdstuk I. LITERATUUROVERZICHT EN IN- LEIDING	1
Hoofdstuk II. ESSCHENKANKER, DIE WAAR- SCHIJNLIJK DOOR BACTERIËN VEROOR- ZAAKT WORDT	9
§ 1. Herkomst van het materiaal	10
§ 2. Uiterlijk der kankerboomen	11
§ 3. Morphologie	11
a. Knobbeltkankers	11
1. Type I	13
2. Type II	14
b. Ingezonken kankers	18
c. Overgangsvormen	22
§ 4. Anatomie	24
a. Literatuuroverzicht	24
b. Macroscopische anatomie	26
1. Knobbeltkankers	26
2. Ingezonken kankers	29
3. Overgangsvormen	31
c. Microscopische anatomie	33
1. Techniek	33
2. De aangetaste schors	33
a. Het bruine schorsweefsel	33
b. De kurklagen	37
c. De bacterieholten	39
d. De vulling der intercellulairen in en om het kanker- weefsel en het ontstaan der bacterieholten	42
3. De veranderde bouw van de gezonde schors in de buurt van de kankers	46
4. Veranderingen in den bouw van het hout bij de kankers	47

	blz.
H o o f d s t u k III. NECTRIAKANKER.	50
§ 1. Literatuuroverzicht	50
§ 2. Materiaal	51
§ 3. Morphologie	51
§ 4. Anatomie	56
H o o f d s t u k IV. SLOTBESCHOUWINGEN	65
§ 1. Over de vraag of de ingezonken kankers door een gecombineerd optreden van de bacterie en Nectria tot stand komen	65
§ 2. Invloed van den bodem	66
H o o f d s t u k V. ZUSAMMENFASSUNG	67
LITERATUURLIJST	71

HOOFDSTUK I

LITERATUUROVERZICHT EN INLEIDING

De eerste maal, dat ik in de literatuur een verschijnsel, herinnerend aan esschenkanker, heb aangetroffen, is bij Ratzeburg (1868). Deze geeft een afbeelding van een tak met verschillende kankers er op en bovendien een dwarse doorsnede van een tak ter hoogte van een kanker. Hij geeft aan de kankers den naam „Eschenrindenrosen” en motiveert hem als volgt:

„Der Namen, den ich mir eben ausdenke, ist eigentlich zu poetisch, aber er passt, wenn man von der braunschwarzen Farbe der Wulste und ihrer grindartigen Oberfläche absieht, recht gut. Die Wulste sind alle rund und die äusseren, vielfach gezackten Ränder umgeben das Innere, wie die Rosenblätter um die Stengel herum sich wölben.”

Sorauer (1886) geeft in zijn Atlas der Pflanzenkrankheiten een afbeelding van esschenkanker met verklarenden tekst. Zelf heb ik dezen atlas niet kunnen inzien, maar volgens Noack heeft Sorauer hier dezelfde soort kanker afgebeeld, die hij onderzocht heeft.

Noack (1893) onderzocht den esschenkanker anatomisch en trof in de aangetaste schors talrijke holten aan, die met een bacteriënslijm waren opgevuld. Evenals Sorauer was hij dan ook geneigd de bacteriën als de oorzaak der kankers te beschouwen. Hij vond ook bacterieholten in bepaalde, hoekige vlekken op de bladeren en in builen op de bladstelen en schrijft deze daarom aan dezelfde oorzaak toe. Om deze bewering experimenteel te toetsen, bracht hij een suspensie van bacteriën uit kankers in pas opengesprongen knoppen. Vlekken traden echter niet op,

maar met behulp van den microscoop meende hij bladinfecties te kunnen constateeren.

Vuillemin (1895, 96) vergeleek den esschenkanker met den olijkanker en komt tot de slotsom, dat beide door *Bacterium Oleae* E. F. Smith veroorzaakt worden. Volgens hem wordt de weg voor de bacteriën gebaad door schimmels en wel voornamelijk door *Chætophoma oleacina*, wier pycniden hij zoowel op esschen- als op olijkanker aantrof. De bouw van beide kankers toont ongetwijfeld punten van overeenkomst, o.a. in het gemeenschappelijk bezit van bacterieholten, maar de uitkomsten van de infectieproeven van E. F. en Cl. O. Smith (resp. 1908 en 1922) pleiten niet voor een identiciteit van beide kanker-verwekkers. E. F. Smith infecteerde enkele eschsoorten met de olijkankerbacterie. De resultaten waren vrijwel nihil. Cl. O. Smith deed hetzelfde (proefplanten: *Fraxinus velutina* en *floribunda*) en verkreeg uitwassen, die echter van den esschenkanker afweken en hieronder nader beschreven zullen worden.

E. F. Smith (1920) merkt op bij de behandeling van den olijkanker, dat een dergelijke ziekte (misschien wel dezelfde) voorkomt op *Fraxinus excelsior* in Duitschland, Frankrijk, Oostenrijk en Italië. Zelf zag hij de ziekte het eerst bij Weenen in 1913. Hij geeft dan een korte karakteristiek van de kankers, die veel lijkt op de beschrijving van Noack. Tezamen met N. Brown isoleerde hij een bacterie, die, wat betreft haar gedrag in de cultuur, nagenoeg overeenkwam met *Bacterium Oleae* E. F. Smith. Verschillende Europeesche en Amerikaansche eschsoorten werden met de geïsoleerde bacterie geïnfecteerd en inderdaad vormden zich kleine kankers, vooral op *Fraxinus excelsior*. Infecties op de olijf mislukten. Smith is dan ook geneigd, de bacterie, die den esschenkanker veroorzaakt, als een variëteit van *Bact. Savastanoi* te beschouwen.

Uit de proeven van Cl. O. Smith (1922) blijkt, dat *Bact. Oleae* in staat is om op den esch uitwassen te vormen, maar dezelijken het meest op den olijkanker, zoowel in hun habitus als in hun bouw. Hij gebruikte voor zijn infecties *Fraxinus velutina* en *floribunda*. De kankers hadden een groene kleur, althans die op *Fr. velutina*, bereikten 3-4 maanden na de infectie hun definitieve grootte en stierven daarna geleidelijk af.

De esschenkanker, waarvan hierboven sprake is en die misschien een bacterieele oorzaak heeft, is vroeger wel verwisseld met de uitwassen, die ontstaan door de overwinteringsvraat van een schorskever, *Hylesinus fraxini* Fabr. Het was Geyr (1924), die op grond van een uitvoerig literatuuronderzoek en eigen waarnemingen een scherp onderscheid tusschen beide maakte.

Blijkens zijn stuk heeft het eerst Aszmann (Pfeil 1838) vastgesteld, dat esschen worden aangetast door kevers, die gangen vreten in de schors en in deze overwinteren. De boom zelf heeft er geen noemenswaardig nadeel van en blijft volkomen gezond. In een opmerking over deze publicatie zegt Ratzeburg, dat ook hij gezonde esschen zag, in welker schors kevers vreten en in 1839 spreekt hij ook uitdrukkelijk van winterverblijfplaatsen van *Hylesinus fraxini*.

Later beschrijft Nördlinger (1848, 1856) deze vraat nauwkeuriger en merkt op, dat ze vooral voorkomt bij vertakkingsplaatsen.

Dan bespreekt Geyr de reeds genoemde afbeelding van Ratzeburg en aarzelt niet om deze voor den echten esschenkanker te houden. Uitdrukkelijk wijst hij er op, dat R. den naam van den kever zelfs niet noemt in verband met deze uitwassen.

Henschel (1880) gaat uitvoerig op de overwinterings- en regeneratievraat van den kever in. De daardoor ontstane „Käfergrind“ heeft echter volgens hem met den echten esschenkanker niets te maken. Hij houdt echter Ratzeburg's „Rindenrosen“ voor identiek met de kevervraat. Hesz (1895) beeldt af en beschrijft een esschenkanker, die volgens Nitsche (in lit. 1892) niet aan den vraat van *Hylesinus* mocht toegeschreven worden, terwijl Judeich een zwam voor de oorzaak hield. Wachtl beschouwde den kanker in kwestie als „Käfergrind“. Hesz zelf, tenslotte, liet zich niet over de oorzaak uit. Geyr denkt hier weer met den echten esschenkanker te doen te hebben.

Opvallend genoeg, geven Judeich en Nitsche (1895), die in 1892 de hun door Hesz getoonde kankers zoo goed beoordeelden, een afbeelding, die *Hylesinus* „Grind“ moet voorstellen, maar in werkelijkheid, volgens Geyr, echte esschenkanker is, weliswaar in een wat afwijkenden vorm, maar aan hetzelfde stammetje zaten ook meer normale kankers. Ook deze auteurs

beschouwen het blijkbaar als vanzelfsprekend, dat Ratzeburg's „Rindenrosen” betrekking hebben op de vraat van Hylesinus. Hun foutief geïnterpreteerde afbeelding vindt men terug in de werken van Everts (1903), van Nüszlin-Rhumbler (1922), van Wolff en Krausze (1922).

F. Scheidter (1916) geeft een goede foto van „Käfergrind”. Escherich (1923) neemt deze over en uit zich over de rijpings- en overwinteringsvraat als volgt: „Der Käfer bohrt sich in der Krone der Eschen oder an jungen Stangen an deren Schäften in die grüne Rinde ein, um hier zu minieren. Die verschieden verlaufenden Gänge sind selten länger als 2 cm., liegen ausschliesslich in der Grünrindenschicht und sind lediglich gedeckt von der äusseren dünnen Rindenhaut. Durch wiederholten Befall dieser Stellen, meist durch mehrere Käfer, entstehen durch Risse, Sprünge und Überwallungen jene rosettenartigen, krebsähnlichen Grindstellen, die als „Eschenrosen” bezeichnet werden.” Blijkbaar verwacht ook Escherich hier den kanker met de kevervraat.

Volgens Geyr heeft echter de „Käfergrind” in het geheel geen roosachtig voorkomen, zooals trouwens duidelijk blijkt op de foto, die hij er van geeft, waarop tevens enkele takken met „Rindenrosen” zijn afgebeeld. De naam „Rindenrosen” behoort alleen toegepast te worden op de uitwassen, waaraan Ratzeburg hem oorspronkelijk gegeven heeft, dus op den echten esschenkanker.

Evenals Eichhoff (1881) vindt Geyr, dat vaak afzonderlijk staande esschen het sterkst „grindig” zijn en bij een esschenaanplant in het algemeen, de boomen, die het best belicht zijn. De „Eschenrosen” vindt men daarentegen juist midden in de esschenboschjes, waar de zon in den zomer bijna niet doordringt. Maar ook in de verspreiding van de uitwassen op den boom zijn er verschillen. De kever, die zelden of nooit zich inboort in de gladde, groene schors, zoekt steeds plaatsen, waar de oppervlakte oneffen is, wat vooral bij de vertakkingsplaatsen het geval is. De kankers vindt men echter ook op de internodiën. Verder vreet de kever bij voorkeur aan de onderzijde van horizontale takken, terwijl de kankers gelijkelijk aan onder- en bovenzij aangetroffen worden. Als een esch sterk door kevers is aangetast, wordt soms plaatselijk de schors tot het cambium toe gedood. Vooral bij takken komt dit voor en dan

omgeeft de levende schors evenals bij de kankers cirkelvormig een naar buiten afgestorven splintgedeelte.

Ook in de kankers treft men soms kevergangen aan, maar, volgens Geyr, slechts bij jonge kankers op jonge, krachtige esschen. Meestal is dan direct te zien, dat de kevervraat secundair is. Soms echter kon Geyr niet uitmaken of de kever, dan wel de bacterie primair was.

Terwijl de Hylesinus „Grind” van geringe beteekenis is voor den boschbouw, is de kanker veel gevaarlijker. Jonge esschen kunnen er zelfs door gedood worden. Meestal vindt men in een aanplant de verkankerde esschen in groepen bij elkaar. Dit wijst op verspreiding door infectie van één punt uit. Noack dacht, dat de wind het uitgedroogde bacteriënslijm naar andere boomen zou voeren. In tegenstelling met Ratzeburg trof Geyr den kanker niet alleen op zwaarderden, maar ook op lichter grond aan.

In aansluiting aan het bovenstaande kan ik hier meedeelen, dat ik zelf in den omtrek van Middelburg enkele esschen gevonden heb, die zoowel op de takken als op de schors Hylesinusvraat vertoonden. Verwarring met de esschenkankers lijkt mij uitgesloten. Het onbedriegelijkste kenteken is de aanwezigheid van vele gaatjes in de schurftige plekken. Op de aanzwellingen van de dunne takken ziet men soms echter slechts enkele of in het geheel geen gaatjes. Bij het doorsnijden van zulke verdikte gedeelten blijkt dat er steeds een bruine plek in voorkomt, die overwald is. Die bruine plek kan b.v. een afgestorven knop zijn. In de dikke schors van deze opzwellingen boren de kevers bij voorkeur.

Ook secundaire infecties van kankers door kevers heb ik waargenomen en wel bij materiaal, dat mij uit Zwitserland was toegestuurd. Deze kankers waren hoogstens 4 cM. in doorsnede. In geen enkel geval kon er twijfel bestaan aangaande de vraag of de kever, dan wel de bacterie primair was.

Behalve den meermalen genoemden „echten” esschenkanker uit de Duitsche literatuur treft men nog kankers op den esch aan, die waarschijnlijk door een Nectriasoort veroorzaakt worden. Het eerst is hiervan sprake bij Hartig (1880), die er ook een afbeelding van geeft. Uit het voorkomen van peritheciën

van *Nectria* (volgens hem mogelijk een andere soort dan *ditissima*, de „Krebspilz der Laubholzbäume") op de doode schors en soms zelfs op het doode hout, is hij geneigd te concludeeren, dat deze de oorzaak is.

Later geeft Weese (1912 en nog eens in 1920) afbeeldingen van jonge *Nectriakankers*, zooals ik ze zelf ook verschillende malen gevonden heb. Op de afbeelding uit de publicatie van 1912 moeten zoowel op de schors als op het hout van den kanker peritheciën te zien zijn, die volgens hem behooren tot *Nectria galligena* Bres.

Volgens mondelinge mededeeling van Westerdijk en van Luyk hebben zij jaren geleden (nog vòòr de publicatie van hun stuk van 1924) een jonge esch geïnfecteerd met *Nectria galligena*, waarvan echter niet meer met zekerheid was na te gaan, of ze al dan niet van esschenkanker geïsoleerd was. In ieder geval verkregen zij een positief resultaat. Een van de takken brak later, ter plaatse van een zoo verkregen kanker af, wel een bewijs, dat deze al ver genoeg ontwikkeld was om het weerstandsvermogen van den tak op die plaats aanmerkelijk te verzwakken.

Stapp (1928) gaat in een noot even in op het negatieve resultaat van zijn pogingen om de oorzaak van den kanker te vinden. Uitgelegde stukjes zeer jong kankerweefsel bleven steeds steriel; uit ouder kankerweefsel kreeg hij verschillende bacteriën, die alle niet pathogeen bleken te zijn. Anderen onderzoeken volgens hem, of de *Nectria*, die men vaak in de kankers vindt, de oorzaak is.

Richter (1928) is het niet met Noack eens, die den esschenkanker voor een bacterieziekte houdt en alleen terloops vermeldt, dat hij in het bacteriënslijm der holten ook kleurlooze hyphen zag, die hij echter niet kon thuis brengen. Richter kon echter uit esschenkankers steeds *Nectria* isoleeren, ook al had deze op den kanker geen peritheciën gevormd. Deze *Nectria* bleek steeds te behooren tot de, door Wollenweber in 1926 beschreven variëteit major van de soort *galligena* Bres. Helaas deed Richter er geen infecties op *Fraxinus* mee. Infecties van andere gewassen gaven alleen eenig resultaat bij appel, peer en *Ribes sanguineum*. Appels werden er niet door tot rotting gebracht,

wat *galligena* zelf wel doet. Slechts éénmaal werd de var. major uit ander materiaal geïsoleerd dan uit esschenkankers en wel uit rotte appels. Hier zijn de feiten met elkaar in tegenspraak en moet voortgezet onderzoek licht brengen.

Hetzelfde geldt misschien nog in sterkere mate van het werk van Moritz (1930) zooals blijkt uit het volgende. Een *Nectria*-stam, van esschenkanker geïsoleerd, gaf wel kanker op appel, maar niet op *Fraxinus americana* en *excelsior*. Daarentegen verkreeg hij met een stam van appelkanker positief resultaat op *Fraxinus americana*, maar niet op *Fr. excelsior*. Daar Moritz hier geen bijzondere opmerkingen bij maakt, veronderstel ik, dat het ziektebeeld van de op *Fr. americana* verkregen kankers niet noemenswaard verschilde van dat van *Nectriakanker* op andere boomen.

Uit het voorafgaande blijkt wel, dat het geen overbodig werk is, om de verschillende typen van esschenkanker naar morphologische en anatomische beelden vast te leggen, wat dan ook in de volgende bladzijden geschied is. Deze onderzoekingen voerden mij reeds zoo ver, dat ik er van heb afgezien om te trachten langs experimenteelen weg de oorzaak der kankers te vinden. Desalniettemin leverde het anatomisch onderzoek toch genoeg gegevens op, om voorloopige conclusies aangaande de oorzaak der verschillende typen te trekken.

Ik wil hier nog even de aandacht vestigen op het welbekende feit, dat de naam kanker (canker, Krebs) voor vormingen van zeer uiteenlopenden aard gebruikt wordt. Het is daarom noodig dat het begrip kanker nauwkeurig wordt omschreven. Appel en Westerdijk (1919) leiden de kankers af van schorsbrand: afgestorven, verkleurde schorsgedeelten, om welke overwallingsranden optreden, die periodiek worden gedood. Zij gaan daarbij uit van appelkanker, die al van ouds als het prototype van kanker wordt beschouwd. Zooals men weet wordt deze kanker door een schimmel veroorzaakt, *Nectria galligena* Bres. Deze groeit voornamelijk gedurende de rustperiode van den boom; in het daaropvolgende voorjaar wordt de voortwoekering van den parasiet door de vorming van een kurklaag tot stilstand gebracht en tevens vormt zich rondom het afgestorven cambiumgedeelte

een overwallingsrand. In het najaar begint het mycelium weer actief te worden en tast via het hout den gevormden overwallingsrand aan. Op deze wijze wordt de kanker jaar op jaar groter. Uiteraard zal de overwalling niet steeds even sterk zijn en in verband hiermee kan men open en gesloten kankers onderscheiden: bij de eerste is de overwalling niet bijzonder sterk, terwijl bij de laatste bijna volledige sluiting van de wond plaats heeft. Bijna, want voor de kankers is juist typisch, dat ze zich niet sluiten. Dit en de meerjarigheid zijn wel hun meest typeerende eigenschappen.

Olijfkankers (beter: olijfgallen) en crownngalls, die vaak in enkele maanden hun definitieve grootte bereiken en dan beginnen af te sterven, mogen dus niet tot de kankers gerekend worden. Inderdaad is er ook een streven in die richting merkbaar: E. F. Smith (1920) spreekt van olive-tubercle en olive-knot; Stapp (1928) in navolging hiervan van de Tuberkelkrankheit of Tuberkulose van de olijf.

Er kwamen bij mijn materiaal kankers voor van een knoestvormig type, die wel wat op crownngalls geleken. Waarom ik deze, zoowel als de andere kankervormen op den esch als kankers in bovengenoemden zin beschouw, zal ik in de samenvatting nog even uiteenzetten, daar dit na de behandeling van den bouw, korter en duidelijker kan geschieden.

HOOFDSTUK II

ESSCHENKANKER, DIE WAARSCHIJNLIJK DOOR BACTERIËN VEROORZAAKT WORDT

Onder den „bacteriëlen” esschenkanker heb ik al de vormen samengevat, waar in het aangetaste schorsweefsel bacterieholten werden aangetroffen. Daarbij waren zoowel knobbelige knoesten, als kankers, die zich voordeden als gaten in het hout. Deze beide extremen waren echter door tusschenvormen met elkaar verbonden.

Het was nu van veel belang om na te gaan met welke typen van esschenkanker de vroegere onderzoekers gewerkt hadden en in hoever die met de genoemde overeenkwamen.

Ratzeburg (1868) spreekt van een dikker worden der jaarringen onder den kanker, maar de kanker, die hij afbeeldt, is niet van het zuiver knoestvormige type, maar een tusschenvorm.

Noack (1893) heeft beide typen onderzocht. Zijn eigen materiaal, afkomstig van esschen langs den rijksweg van Grünberg naar Ulrichstein in het Vogelgebergte, schijnt van een ingezonken type geweest te zijn, want hij zegt, dat zich in de kankers diepe holten vormen, die tot de binnenste jaarringen kunnen reiken. Soms echter ontstaan houtgezwollen van afwijkend anatomischen bouw. Hetzelfde was het geval bij oude, open kankers, afkomstig van een sterk aangetast esschenbestand uit het Oberwald, in diezelfde streek gelegen. De schors, die de kankergezwellen bedekt, vertoont vele kankerhaarden en ook overigens is de beschrijving zoo, dat het aan geen twijfel onderhevig is, of Noack heeft hier het knoestige kankertype op het oog.

Zoo ook E. F. Smith (1920), als hij de volgende karakteristiek van de kankers geeft:

„It persists from year to year on the trunk and limbs, attacking chiefly the bark, making rough cankerous patches, as large as one's hand or larger, but also stimulating the growth of the wood, so that the cankered part of the trunk or branch may be twice the diameter of the normal parts above and below it”.

Geyr (1924), sprekende over de vraat van *Hylesinus fraxini*, zegt dat daardoor, vooral bij dikke takken, de schors tot het cambium toe gedood kan worden en de levende schors dan, evenals bij de echte „Rindenrosen” (dit zijn de esschenkankers) cirkelvormig een in de buitenste deelen afgestorven splintgedeelte omgeeft. Blijkbaar bedoelt hij het ingezonken type.

§ 1. HERKOMST VAN HET MATERIAAL

Al mijn materiaal was afkomstig van exemplaren van den gewonen esch (*Fraxinus excelsior*), goed te kennen aan zijn gladde, grijsgroene takken en onbehaarde, zwarte knoppen.

Het eerst werden kankeressen aangetroffen langs het fietspad van Soest naar Amersfoort, dicht bij eerstgenoemde plaats. Het waren boomen van 40 à 50 jaar oud. Enkele hadden ingezonken, open kankers, terwijl één boom vol zat met groote, ruwe knoesten.

In den tuin van het Phytopath. Lab. „Willie Commelin Scholten” te Baarn stond een treuresch, waarvan de stam vele groote kankergaten bleek te hebben (Zie fig. 1 van de fotopagina). Voorts trof ik vele verkankerde esschen aan in de Boschjes van Poot bij den Haag, vlak achter de duinen. Er was hier een klein perceel esschen van 5—15 cM. stamdikte, waarvan de meesten kankers hadden, 't zij van het ingezonken type, 't zij van het knoestvormige type (zie fig. 2, 3 en 4 van de fotopagina). In het Vondelpark te Amsterdam staan talrijke groote esschen, waarvan vele aangetast zijn. Ook hier komen beide kankertypen voor. Er was een rij esschen, die bijna allen gaten in den stam hadden, terwijl een rij esschen in een ander deel van het park knobbelige knoesten bezaten, althans voor zoover deze boomen überhaupt verkankerd waren.

Uit enkele takken met kankers, mij uit Bilthoven toegestuurd, bleek dat ook daar de knoestige vorm der kanker voorkwam.

Tenslotte ontving ik nog een aantal losse kankertakjes uit Schotland en uit de Zwitsersche Jura. Het Schotsche materiaal was van het ingezonken type; in het Zwitsersche kwamen vaak overgangen naar het knoestige type voor.

§ 2. UITERLIJK DER KANKERBOOMEN

In de meeste gevallen zijn zoowel de kroon als de stam aangetast. Dit geldt voor beide kankertypen. Tot aan de basis van den stam kunnen kankers voorkomen; bij een boom in het Vondelpark zag ik zelfs vele gaten in enkele half-ontbloote wortels, dicht bij den stam. Het onderste deel van den stam heeft echter dikwijls geen kankers, of veel kleinere dan de hogere stamdeelen (zie bijv. fig. 2 van de fotopagina). In het algemeen zijn trouwens de stammen en de takken over zekere deelen hunner lengte veel sterker verkankerd dan op andere deelen.

Door den grooten omvang, die de knoesten soms kunnen bereiken, wordt de stam wanstaltig; toch is de deformatie van deze sterker, wanneer er groote gaten in optreden. Meestal tasten deze den boom ook meer aan. Vele takken sterven af en soms gaan de boomen geheel dood, vooral jonge exemplaren.

Bij de knoesten worden nogal veel zijtakjes gevormd, die ook vaak kanker krijgen. Dit kan zelfs het geval zijn met takken, die dicht bij den stam uit den grond te voorschijn komen, zooals mooi te zien is bij een tak even rechts van den stam van den treuresch, afgebeeld in fig. 1 van de fotopagina. Bij dezen boom was de kroon geheel kankervrij.

§ 3. MORPHOLOGIE

a. *Knobbelkankers*

Onder knobbelkankers versta ik de knobbelige knoesten. Al naar gelang de knobbels grooter of kleiner zijn, kan men 2 typen onderscheiden. Bij type I, waarmee de knoestige kankers uit het Vondelpark bedoeld zijn, zijn ze zeer groot, terwijl ze bij type II veel fijner zijn. Tot dit type behooren in de eerste plaats de kankers van den boom uit Soest. Als de kankers van het

Zwitsersche materiaal knoestvormig begonnen te worden, was ook hun oppervlakte steeds fijnknobbelig. Wat betreft de knobbelkankerachtige vormen uit de Boschjes van Poot, deze stonden tusschen beide typen in.

Er is veel overeenkomst tusschen de beide typen in de wijze waarop de kankers op stam en takken verspreid zijn. Terwijl op de dunne takken, vooral die, welke hoog in den kroon zitten, weinig kankers voorkomen, worden ze op de dikkere takken talrijker, doordat tusschen de oude kankers nieuwe optreden. Dit kan zelfs plaats hebben op den stam met zijn dikke schors.

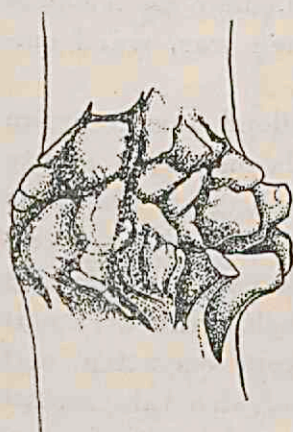
De kankers ontstaan bij voorkeur bij de bladlitteekens. In verband met den kruiswijzen bladstand van den esch is het duidelijk, waarom de kankers zoo vaak op regelmatige afstanden van elkaar en tevens zoo dikwijls tegenover elkaar optreden. In het laatste geval versmelten ze vaak. Soms heeft dit plaats bij de groote kankers op den stam, zooals ik dat bij een esch in het Vondelpark zag en dan bereikt het kankercomplex een geweldige grootte. Als de kankers op de internodiën ontstaan, geschiedt dit vaak ter plaatse van een lenticel, die daarbij iets opzwellt en donker verkleurt.

Het begin is steeds een geel- of roodachtig verkleurde opzwellings van de schors. Deze scheurt open volgens een mediane of een zijdelingsche spleet en daardoor wordt het zwarte woekerweefsel blootgelegd. Als er een zijdelingsche spleet optreedt, vormt zich de volgende meestal aan de andere zij; men treft dit vaak aan bij kankers, die bij een bladlitteeken ontstaan zijn. Deze beide spleten sluiten een schorsstrook in, die steeds langer wordt bij het grooter worden der spleten en tenslotte in dwarse richting doorscheurt. De zoo gevormde schorslappen worden door het woekerend weefsel allengs verder naar buiten en van elkaar afgedrukt. In het geval, dat zich een mediane spleet gevormd had, vormen zich meestal naast deze nieuwe lengtespleten en de zoo gevormde schorsstrooken scheuren weer door. Steeds is tenslotte de schors in een aantal lappen opengescheurd, waartusschen het zwartachtig verkleurde woekerweefsel zichtbaar is. Bij het grooter worden der kankers domineert dit laatste steeds meer. Terwijl de jonge kankers, vooral die op de dunne

takken, meestal langer dan breed zijn, worden ze later breeder dan lang en krijgen een dwarsovalen vorm.

1. TYPE I.

De knobbels van de groote kankers op den stam en op de dikke takken bereiken hier een doorsnede van 3 cM. of meer. De kankers der dunnere takken hebben kleinere knobbels, maar even groote kankers van den boom uit Soest zijn toch steeds minder grof van bouw. Takken, waarvan de schors nog glad is, kunnen kankers hebben met knobbels van meer dan 3 cM. doorsnede.



Figuur 1.
Knobbelkanker. Type I.
Vondelpark.
Habitus: $\frac{1}{3}$ w. gr.

De groote knobbels zijn afgeknot kegelvormig. Dikwijls zijn ze, vooral in overlangsche richting, door vlakken begrensd, die bijna vlak zijn te noemen. De kleine oneffenheden, die de oppervlakte der knobbels ruw maken, vallen weg tegenover de grootte der knobbels. Dit oneffen oppervlak is echter oorzaak, dat de kankers door een aanslag van groene wiertjes worden bedekt en niet alleen de oude, maar ook de jonge kankers. Dit wijst er op dat de afslijting der knobbels hier niet sterk is, in tegenstelling met de kankers uit Soest. Bij het afbreken van een groote knobbel blijkt echter ook hier het weefsel zwartachtig bruin verkleurd te zijn. Zoolang

de schors glad is, blijft ze meestal van dat groene aanslag verschoond en behoudt haar grijze kleur.

De grovere, maar meer regelmatige bouw der kankers uit zich al bij de jongste stadia. De spleten waarmee zich de kanker opent, loopen meestal zuiver in de lengterichting van den tak en hebben een vrij scherp rand. De afstand tusschen de spleten varieert van $\frac{1}{2}$ —1 cM. en meer. Het duurt hier langer dan bij de kankers uit Soest, voordat er dwarsspleten optreden en wel vooral, wanneer de tak, waarop de kanker ontstond, al vrij dik was. Kankers van meerdere cM.'s lengte bestaan

dan soms nog alleen uit enkele verkleurde schorsstrooken, door groote spleten gescheiden. Dergelijke groote spleten treft men ten getale van 1 of 2 ook aan langs de zijkanen van groote knobbelige kankers. Ook al treden dwarsspleten op, zijn toch nog heel lang de oorspronkelijke lengtespleten herkenbaar, doordat de knobbels eenigszins in verticale rijen gerangschikt zijn.

2. TYPE II.

De knobbels worden hier niet grooter dan 1 cM., zijn meestal echter veel kleiner. Dit geldt voor kankers op takken van hoogstens 4 cM. dikte. Den bouw der kankers op dikkere takken en op den stam kon ik niet meer nagaan, daar de boom al spoedig nadat ik met dit onderzoek begonnen was, werd omgehakt.

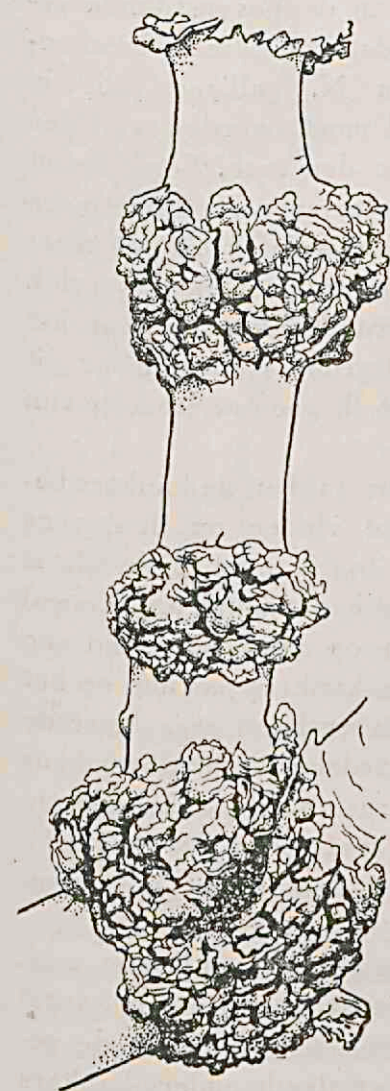
De kankers hebben hier meer een uitpuilend karakter dan bij type I. Dit is heel duidelijk te zien, als men even groote kankers op even dikke takken met elkaar vergelijkt. De basis van de groote knobbels op de kankers uit het Vondelpark verheft zich slechts weinig boven het oppervlak van den tak. Als men echter bij een kanker uit Soest de knobbels afbreekt, houdt men nog een groot gezwel over. De kankers omvatten niet zelden het grootste deel van den omtrek van den tak, zoodat twee tegenover elkaar optredende kankers al spoedig versmelten. Zeer vaak geschiedt dit op de grens van twee leden van een tak, niet alleen omdat hier veel litteekens, zoowel van bladen als van knopschubben, bijeen zitten, maar ook omdat hier de voorwaarden voor infectie blijkbaar gunstiger zijn, daar men ook op de dunne takken, waar de kankers nog schaarsch vertegenwoordigd zijn, deze toch bij voorkeur op de grens der leden aantreft. Om deze reden zijn juist deze kankers op de dikkere takken vaak het grootst.

Naar de kankers toe neemt de tak iets in dikte toe, aan den bovenkant soms wat meer dan aan den onderkant, maar het verschil is niet groot. Rondom den kanker is de schors met vele spleten opengescheurd en naar buiten omgebogen. Dit naar buiten ombuigen is vaak zoo sterk, dat de top der schorslappen bijna de oppervlakte der tak raakt en het kankerweefsel over

den tak schijnt voort te schuiven. Van de verkleurde schors om de kankers is dan niet veel meer te zien. De afstand tusschen de spleten is over het algemeen veel kleiner dan bij de kankers uit het Vondelpark en bedraagt vaak minder dan $\frac{1}{2}$ cM. De spleten aan de zijkanen van de kankers uit Soest zijn niet opvallend grooter dan die van de rest der kankeromtrek.

Het knobbelige kankerweefsel heeft een zwarte, soms iets bruinachtige kleur. Slechts zelden treedt hier een groen aanslag van wiertjes op, ondanks het feit, dat de oppervlakte der knobbels zeer ruw is. Als men met de hand over de kankers strijkt, breken vele knobbels geheel of gedeeltelijk af. De breukvlakte is zwartachtig bruin, lichter van kleur dan de oppervlakte der knobbels en vertoont vlekjes en lijntjes van een zeer lichtbruine kleur. Dit zijn de kurklagen in het kankerweefsel, van de vlakte en op doorsnede gezien.

Sommige kankers vertoonen in het centrum een inzinking, die soms eigenlijk niets anders is dan een breede, overlangsche spleet. De bodem van die holte kan gevormd worden door het hout, dat zwartachtig verkleurd is, maar ook wordt dit wel door schorsbrokken gemaskeerd. Rondom de spleet of de holte ziet men onder het woekerweefsel hier en daar overwallingsranden te voorschijn komen, met bruin, overlangsch gegroefd op-



Figuur 2.

Knobbelkanker. Type II.

Soest.

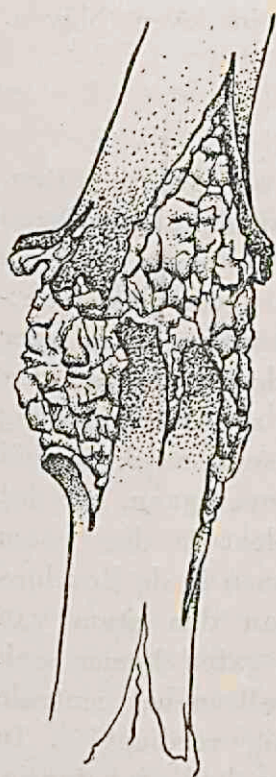
Habitus: w. gr.

pervlak. Op deze overwallingsranden en op de schorsbrokken in de buurt, vooral die in het centrum, kunnen peritheciën optreden van *Nectria galligena* Bres. var. *major* Wr. Een meting

van een aantal ascosporen leverde als gemiddelde maat op voor lengte en breedte: $19,5 \times 7,7 \mu$, terwijl Richter (1928) opgeeft: $18 \times 6,8 \mu$, maar ook een geval vermeldt, waar ze grooter waren. Naar mijn meening hebben we in de bovenstaande gevallen te doen met een secundair optreden van deze op esschenkankers gespecialiseerde variëteit van *N. galligena*, die in andere gevallen als oorzaak beschouwd moet worden van den hierna te behandelen Nectriakanker van den esch. Soms neemt het blootliggende doode hout in de holte grootere afmetingen aan, terwijl de overwallingsranden dikker worden en een meer grijsachtige kleur krijgen. Tegenover het gezamenlijk oppervlak van het doode hout en de overwallingsranden kan dat van het knobbelige kankerweefsel op den achtergrond treden, maar dit is uitzondering. In al deze gevallen trof ik geen peritheciën van *Nectria* aan.

Zooals reeds gezegd, zijn op de dunne takken de kankers betrekkelijk schaarsch en voornamelijk te vinden op den grens der leden. Ze kunnen al optreden op 2-jarig hout. Dikwijls is echter het laatste deel van den tak geheel kankervrij, vooral bij de kortledige takken, die de esch op lateren leeftijd zoo veel vormt. Soms trof ik hier de eerste kankers pas aan op het 7e of 8e lid. Dit kan misschien wel in verband staan met de geringe diktegroei van deze takjes, waardoor de bladlitteekens intact blijven, verondersteld dat de parasiet door scheurtjes in de bladlitteekens naar binnen komt, wat door Wiltshire (1921) voor den Nectriakanker van den appel is aangetoond.

Kankers op de internodiën van jonge takken zag ik niet veel, maar als ze er waren, dan was het meest in vrij groot aantal en weer voornamelijk bij de lenticellen (zie fig. 3). In de gevallen waarin ik dit zag waren er echter steeds oudere kankers in de buurt, van waaruit gemakkelijk de infecties hadden kunnen plaats grijpen. Zoo treden er soms ook bij groote, sterk woekerende kankers zelfstandige kankertjes op, die later met den grooten kanker kunnen versmelten. Daardoor kunnen grillige kankercomplexen optreden. Bij de jonge takjes gaat het net zoo en als er veel van die internodiale kankers optreden gaat het regelmatige beeld van opeenvolgende kankerkransen geheel ver-



Figuur 3.

Knobbelkanker. Type II.

Soest.

Jonge, langgerekte
kanker. w. gr.

schors tusschen de spleten zijn dan slechts weinig naar buiten gebogen. Zulke lange kankers treft men uitsluitend op dunnere takken aan; bij de jonge stadia op dikke takken blijven de spleten steeds klein. Bij mijn materiaal waren enkele takken, waarvan de meeste kankers van het lange, puntige type waren; er waren echter ook overgangen naar den afgeronden vorm, doordat de zijdeling-sche deelen van die kankers zich begonnen af te ronden. Even ver als de punten doordringen strekken zich later de kankerkransen om den tak uit. Ook hier ziet men weer dat zulke sterk aangetaste takken het eerst afsterven, terwijl

loren. Dergelijke sterk aangetaste takken sterven echter meestal spoedig af.

Ook hier zijn de jonge stadia wat langer dan breed, ongeveer in de verhouding van 3 op 2. De eerste spleten treden vroeger op dan bij type I en het uiteenwijken der schorslappen gaat sneller. Daardoor wordt al spoedig het grootste deel der kankeroppervlakte door het zwarte woekerweefsel ingenomen en treden tevens de spleten bij de bepaling van het kankerbeeld sneller op den achtergrond.

Toch is daarin nog verschil. Terwijl er eenerzijds kankers zijn die bij een doorsnee van 1 à 2 cM. al een dwarsovale vorm hebben met slechts kleine spleten langs den rand, komen er anderzijds kankers voor waar de spleten zoo lang worden, dat die van kankers aan opeenvolgende knopen in elkaar grijpen.

De strooken verkleurde



Figuur 4.

Knobbelkanker.

Type II.

Soest.

Jonge stadia op
een 3 jarigen
tak. w. gr.

de takken met korte, dwarsovale kankers in leven blijven.

b. Ingezonken kankers

In den stam doen zich deze kankers voor als groote gaten, die reeds van verre opvallen. Ze kunnen aanzienlijke afmetingen bereiken: kankers van 10—20 cM. doorsnede komen voor en door versmelting van meerdere kankers kunnen complexen ontstaan, die nog grooter zijn. Daarbij zijn de kankers vaak zeer diep; soms in die mate, dat de diepte de doorsnede van den kanker overtreft. De zoo gevormde gaten zijn merkwaardig zuiver trechtervormig. Meestal is hun doorsnee rond, terwijl ze soms breeder dan lang zijn. Dit kan zoover gaan, tot dat de kanker nog slechts een breede dwarsspleet in den boom schijnt te zijn, zooals ik dat bij sommige stammen in de Boschjes van Poot aantrof (zie de kanker bovenaan den stam van fig. 4 van de fotopagina.) Naast zulke diepe gaten komen ook vlakkere kankers voor en ook zulke waar alleen het centrale deel van het doode hout sterk trechtervormig verdiept is. In de diepe gaten vindt men dikwijls een vermolmde substantie, waarin uitwerpselen van insecten voorkomen. De wand der holte is soms met een witte schimmellaag bekleed.

De schors om de gaten staat in groote lappen af, die enkele cM.'s breed kunnen worden, zooals heel duidelijk op de foto van den treuresch te zien is bij den kanker midden op den stam. Anderzijds gebeurt het wel, dat de schorslappen zoo weinig afstaan, dat ze het kankergat gedeeltelijk bedekken. Soms ziet men van buiten slechts één of enkele smalle spleten, terwijl na verwijdering der schors blijkt, dat er onder een gat zit van enkele cM.'s breed en diep. Dergelijke spleten kunnen heel lang worden. Men treft ze zoowel aan tusschen kankers van het gewone type (zie fig. 2 op de fotopagina) als geheel op zichzelf. Ze worden dan wel meer dan een M. lang. In de Boschjes van Poot stonden enkele boompjes waar de randen der spleten waren teruggebogen, zoodat er langgerekte kankers gevormd werden.

Boven den kanker en zijdelings er van neemt de stam in dikte toe, terwijl er onder zich een inzinking vormt. De zijde-

lingsche diktetoename voert tot de vorming van dikke lijsten, waardoor de inzinking onder den kanker nog meer opvalt. Deze groeiwijzigingen kunnen bij jonge boomen, als er vele kankers bij elkaar zitten, tot een sterke deformatie van den stam leiden. In de verdikte schors boven de kankers ontstaan eerder dan op andere plaatsen van den stam de spleten, die typisch zijn voor de schors van oude stammen (zie fig. 2 en 4 van de fotopagina).

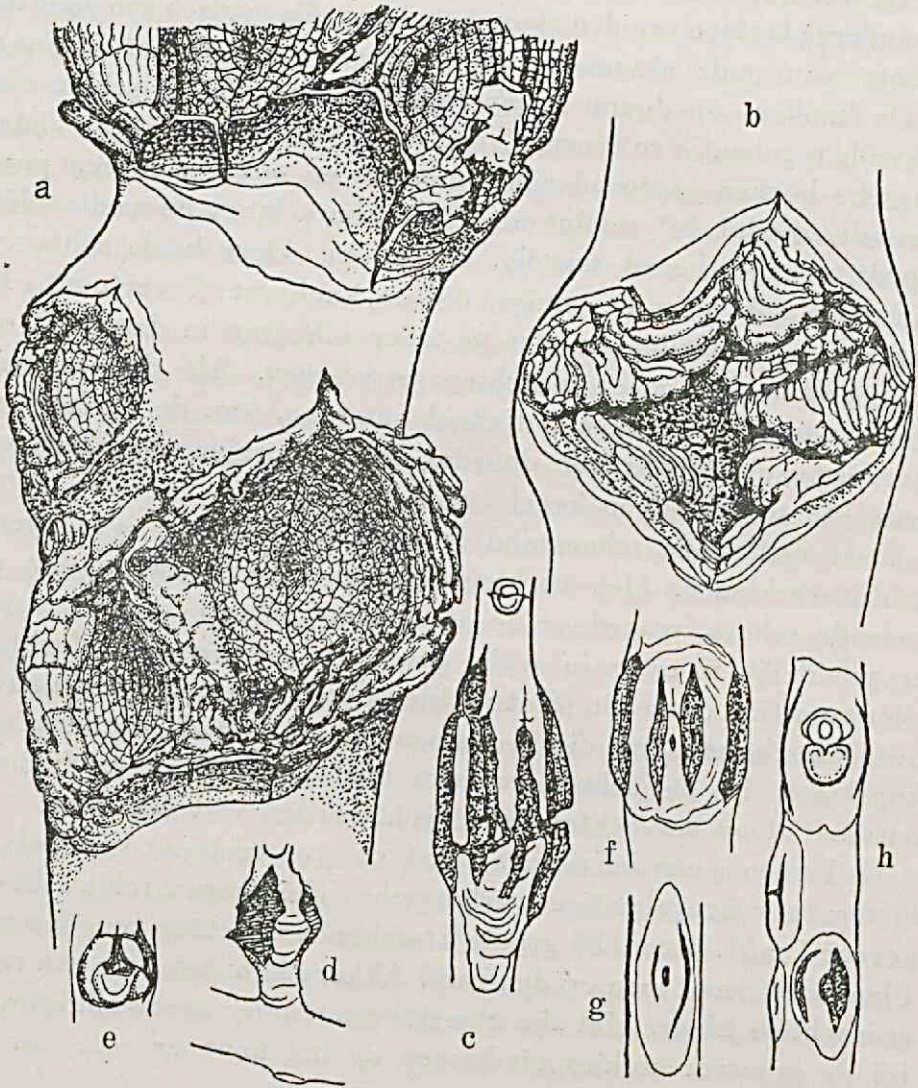
De kankers op dunne stammetjes met nog gladde schors zijn dikwijls regelmatig ruitvormig, met dien verstande dat de zijdelingsche hoeken afgerond zijn en boven en onder zich een punt bevindt, zoodat het schijnt alsof de schors langs de mediaanlijn wordt opengescheurd (zie fig. 5 a en b). Deze beide scheuren zijn soms ook bijna de eenige, die de kankerrand vertoont. In het algemeen treden er des te meer scheuren in den rand op naar gelang deze meer is achterovergebogen. Als de scheuren rondom met eenige regelmatigheid ontstaan, kan de kanker een stervormig uiterlijk krijgen, doordat de uitgespreide en achterovergedrukte schorslappen kegelvormig toelooopen.

Deze opstaande schorsrand is aan zijn buitenzij weer geelachtig verkleurd. Het verkleurde deel is iets dikker dan de gezonde schors, waardoor de afscheiding scherp is, of het gaat er geleidelijk in over, in welk geval er vaak een roodachtige overgangstint optreedt. Het verkleurde deel vertoont een flauwe overlangsche plooiing, die in verband staat met de vorming van kurklagen in de schors en misschien gedeeltelijk mechanisch ontstaat door het achterovergedruktworden van den rand.

De binnenzij van den rand is zwartachtig en vertoont knobbels en lijsten, tot vrij regelmatige overlangsche richels gerangschikt, die ongeveer 1 mM. breed, bij groote stamkankers echter breder zijn. Plaatselijk vindt men op den rand dikkere knobbels van een meer grijsachtige kleur. Het zijn afgestorven stukjes overwallingsrand. Bij de grootere stukjes vindt men op het hout er mee corresponderende knobbels.

Het centrum van den kanker wordt door het blootliggende, doode hout ingenomen. Dit is meest geheel glad en grijsachtig van kleur. Door tal van radiale en tangentiale scheurtjes is het in vakjes van een paar mM. doorsnede verdeeld. Naar den rand toe houden deze scheurtjes op; het hout gaat dan schuil

onder een zwartachtig schorslaagje met fijne overlangsche richels. Bij sommige platte kankers en bij de zeer langgerekte, die zooeven besproken zijn, wordt het centrum door schorsresten geheel bedekt. Tengevolge hiervan is de rand dan ook dunner.



Figuur 5.

Ingezonken kanker. Boschjes van Poot.

a en b: Grootte kankers op dunne stammetjes; b grootendeels overwald.
c, d en e: jonge kankers.

f, g en h: jonge stadia; f en g op 1-jarig-, h op 2-jarig hout.

Alles w. gr.

Wanneer twee kankers dicht bij elkaar ontstaan zijn, versmelten ze later en groeien als één kanker verder. Tusschen de beide gaten vormt het doode hout een wal, die aanvankelijk nog door een doode schorsstrook bedekt is, welke later verdwijnt. Ook als er meerdere kankers versmolten zijn, is aan het aantal gaten steeds te zien, hoeveel het er oorspronkelijk geweest zijn. Bij de knobbelkankers behoeft dit niet het geval te zijn, althans niet van buiten.

Bij vele kankers vormen zich op verschillende punten van den omtrek overwallingsranden, bij voorkeur aan boven- en zijkant. De afzonderlijke overwallingsranden kunnen met elkaar vergroeien tot een massa, die het kankergat ten slotte geheel vult (zie fig. 5b). Dikwijls komt het niet zoover, doordat de overwallingsranden al afsterven, vóór ze een noemenswaardige grootte hebben bereikt. Meestal blijft dan de doode schors er van op den kankerrand zitten, terwijl er op het doode hout al dan niet een knobbel of lijst achterblijft. Bij groote stamkankers kunnen zulke restanten van een mislukte overwalling een paar cM.'s groot worden. Ze blijven dan door de doode schors bedekt; verwijdert men deze, dan ziet men een houtuitwas, waarover bochtige lijnen loopen, zooals men dat ook heeft bij de houtknolletjes op de schors van den beuk.

De neiging tot overwalling der houtgaten was bij den eenen boom sterker dan bij den anderen, althans bij die uit de Boschjes van Poot.

Het verschil tusschen de knoestvormige en ingezonken kankers komt al in de jongste stadia tot uiting (zie fig. 5f, g en h). Bij het materiaal uit de Boschjes van Poot was dit prachtig waar te nemen. In de verspreiding der kankers toonen zich al verschillen, niet alleen zag ik ze hier al op 1-jarige takken, maar ook was hun optreden in mindere mate aan de plaats der bladlitteekens gebonden als dit bij de knobbelkankers het geval was. Er waren 1-jarige takken met vele kankers, die bijna uitsluitend op de internodiën ontstaan waren. Vaak ziet men in het centrum van zoo'n kanker een zwart verkleurde lenticel.

Ook hier begint de kanker als een geelachtig verkleurde opzwellling, langwerpig-elliptisch van vorm. De opzwellling is veel zwakker dan bij de knobbelkankers, niet zelden is ze zoo gering,

dat ze bijna niet opvalt. Later dan bij de knobbelkankers treden de eerste scheuren op, 't zij een mediane, 't zij een zijdelingsche, waarbij zich weldra een tweede voegt. Naastde hoofdscheuren kunnen kleinere optreden, die zich met de eerste kunnen vereenigen, waardoor de rand der spleet rafelig wordt. Van dergelijke langwerpige, platte kankers geeft Noack een afbeelding.

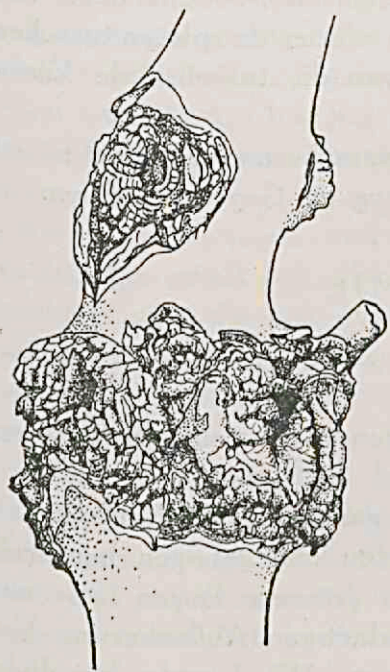
Weldra verschijnen meerdere spleten naast de eerste en de kanker wordt breeder. Daarbij blijft hij vlak of begint in het midden al een inzinking te vertoonen. De zwarte spleten nemen slechts langzaam in breedte toe; de ongeveer even breede strooken verkleurde schors er tusschen blijven nog lang intact. Men krijgt den indruk van een geel traliewerk op zwarten grond (zie fig. 5f). Als er ook dwarsscheuren gaan optreden, wordt al spoedig het doode hout blootgelegd. De schorsstrooken blijven of aan den kankerrand zitten of wel ze laten van dezen los en blijven als onregelmatige, langwerpige schorsbrokken op het doode hout achter, waarvan ze gemakkelijk verwijderd kunnen worden.

c. Overgangsvormen

Bij de ingezonken kankers uit de Boschjes van Poot ziet men soms dat zijdelings van den kanker een geel verkleurde verdikking optreedt, die zich later met den kankerrand vereenigt. Dit is het eerste begin van een knobbelkankerachtige verdikking van den rand, die kan leiden tot de vorming van een afgeronde kankerplek met zwartachtig, fijnknobbelig oppervlak (zie fig. 9). Het kan voorkomen, dat de heele tak zoo door knobbelkankerweefsel omringd wordt. Er ontstaat dan een knoest, die aan één zijde een gat vertoont. Maar ook de rand hiervan verdikt zich en puilt in het gat uit, waardoor dit geheel gesloten kan worden. De sluiting van een gat kan dus op twee manieren plaats hebben; in de 1e plaats door een gewoon overwallingsproces en in de 2e plaats door inwoekerend knobbelkankerweefsel. In het 1e geval steekt het gesloten gat niet buiten de oppervlakte van stam of tak uit en vertoont alleen radiale en tangentielle plooien, in het 2e geval puilt de kanker uit en is het oppervlak zwartachtig en knobbelig ruw. Er zijn ook gevallen,

waar de knoest nog wel knobbelig is, maar deze knobbels zijn glad en grijsachtig en laten zich niet meer afbrokkelen.

Op een andere wijze komen knoestvormige kankers tot stand in het Zwitsersche materiaal. Over het algemeen waren de kankers hier van een plat of zelfs ingezonken type. In het laatste geval werd echter het doode hout meestal grootendeels gemaskeerd door schorsknobbels. Bij vele kankers traden over-



Figuur 6.

Overgangsvorm tusschen het knoestige en het ingezonken type. Zwitsersche Jura.

Habitus: w. gr.

wallingsranden op, soms al op een zeer jong stadium. Vooral dan troffen ze spoedig in het midden van den kanker samen, en versmolten of geheel, of er bleef tusschen beide een overlansche spleet over, wat vaker voorkwam. De kleur van den overwallingsrand is weer aanvankelijk bruin en wordt later grijs, op het witte af. Aan den rand van die lichte plek bevindt zich knobbelig, zwartbruin kankerweefsel. Dit kan ongemerkt overgaan in dat hetwelk de randlappen van binnen bedekt, wat des te gemakkelijker kan gebeuren, daar deze juist weer bij de kankers, die neiging hebben om knoestvormig te worden, sterk achterover gedrukt zijn. Bij wat groo-
tere kankers vindt men vaak juist buiten het gladde, grijze deel der overwallingsrand, voornamelijk aan de zijkan-
ten en onderaan, een min of

meer breede spleet, door welke soms zelfs het hout wordt blootgelegd. Buiten deze spleet treedt een nieuwe overwallingsrand op, welks knobbelig oppervlak in dat van de binnenzij van den rand kan overgaan of wel er vormt zich weer een spleet. Als nu de lichte stukken overwallingsrand klein zijn, krijgt men op het eerste gezicht den indruk van een platten knoest met knobbelig, zwartbruin oppervlak. Zelfs dan was hier nog de concentrische bouw duidelijk te onderscheiden. Hierbij moet echter niet vergeten

worden, dat de grootste kankers uit dit materiaal slechts 4 cM. groot waren, zoodat het best mogelijk is, dat ook hier later de knoestvormige kankers polycentrisch worden, evenals de knobbelkankers, vooral die van het 2e type.

Bij vergelijking van de Zwitserse kankers met die uit Soest is tevens beter te begrijpen hoe deze laatste tot stand komen: de woekering is hier blijkbaar sterker en verspreidt zich over de geheele oppervlakte der overwallingsrand, zoodat deze van buiten niet meer als zoodanig te zien zijn en de spleten tusschen hen niet meer te onderscheiden zijn van die tusschen de knobbels zelf.

Naar mijn meening komt het Zwitserse materiaal het meest overeen met de kankers, die Ratzeburg en Geyr afbeelden.

§ 4 ANATOMIE

a. *Literatuur-overzicht*

Ratzeburg (1868) zegt het volgende over den inwendigen bouw van zijn „Eschenrindenrosen“:

„Im Innern hat der Stamm eine ganz gesunde Farbe, auch sind die Holzringe nicht sehr verworfen und gebogen, beschreiben nur nach der Seite der Rose hin gröszere Bogen (also mit excentrischem Marke). Bei der grindartigen Auflockerung hat sich fast nur die Rinde beteiligt: eine Wucherung derselben dringt inmitten ganz gesunden Rindenränder, die sich oft wie geborstene Lappen erheben, hervor und zeigt nicht blosz äusserlich Unebenheiten, sondern auch im Innern kleinere und gröszere Höhlungen, welche auf dem ersten Blick den Gedanken an Insektenwohnungen aufkommen lassen; ich konnte aber im Innern weder lebende Tiere, noch todte Reste derselben entdecken. In dieser Entartung hat die Rinde den Borkeprocesz anticipirt, denn sie zeigt auch die grosze Menge von Steinzellen, welche in hohem Alter auftreten.“

Het hout onder de kankers is dus verdikt; de woekering van het kankerweefsel beperkt zich bijna uitsluitend tot de schors, in welke tal van steencellen optreden, een teeken dat er overwallingsprocessen hebben plaats gehad.

Noack (1893) begint met de beschrijving van den bouw van een jong, nog ongeopend stadium. Het hout bleek nog geheel normaal te zijn; de schors is echter verdikt en wel door een sterke toename der parenchymcellen. In het bruine kankerweefsel zijn onregelmatig gevormde holten te zien, die $\pm$ volledig van het gezonde schorsweefsel door kurklagen gescheiden zijn. De holten zijn met een slijmige massa gevuld. De cellen om de holte hebben van elkaar losgelaten, zijn verschrompeld en gedesorganiseerd. Er is een langzame overgang naar het gezonde weefsel. Van het kurk en het hout zijn slechts de buitenste cellen aangetast. Ook het sclerenchym van de schors biedt meer weerstand en vormt tenslotte eilandjes in de vormlooze slijm-massa.

Als een doorsnede van de zieke schors in water wordt gebracht, dan zwelt het slijm sterk op en blijkt dicht met bacteriën gevuld te zijn, die ook overal in de ruimten tusschen de doode parenchymcellen aanwezig zijn, maar pas bij het uitstroomen van het slijm duidelijk zichtbaar worden als uiterst kleine, kleurlooze staafjes.

Noack beschrijft dan hoe door het openscheuren van het schorsgezwel het hout bloot komt te liggen, hoe dit uitdroogt en scheuren krijgt. Ook de waterrijke weefsels van de gevormde overwallingsranden worden weldra aangetast.

Soms neemt het hout in dikte toe, terwijl het nog door de schors bedekt is. De houtparenchymcellen nemen de overhand en zijn rijkelijk met zetmeel gevuld. De prosenchymcellen zijn sterk gekromd en hebben een onregelmatig verloop. De vaten nemen in aantal af en zijn nauwer. De mergstralen, die in het normale hout slechts 1—2 cellen breed zijn, hebben hier meest een breedte van 3—4 cellen. De aantasting van dit abnormaal gebouwde hout begint met een bruinkleuring der zetmeelkorrels, die zich tenslotte vereenigen tot een massa van onbepaalden vorm. Later kleuren zich ook de wanden bruin; het eerst die van de mergstraal- en houtparenchymcellen. Tenslotte worden ze opgelost. Daardoor ontstaan radiale spleten in het hout. Het van elkaar loslaten van de cellen rondom de holte houdt hier spoediger op dan het bij de holten in de schors het geval is.

Bij de oude kankers uit het Oberwald toont het verdikte hout

plaatselijk $\pm$ duidelijk „Maserwuchs” en voorts radiale spleten, gevuld met een bruine, uit celresten bestaande, humeuze massa. Steeds zijn echter ziektehaarden in de schors verspreid en deze bevatten, evenals de jongste holten in het hout, behalve celresten het bacteriënslijm. In hoofdzaak ben ik tot dezelfde uitkomsten gekomen als Noack. De voorstelling, die hij geeft van de vergrooing der bacterieholten lijkt me niet geheel juist. Volgens hem laten de cellen om de holte in ruime mate geheel los van elkaar, wat ook duidelijk op zijn teekening te zien is. Deze losse cellen worden dan gedesorganiseerd en men houdt over een vormlooze slijm massa, waarin nog het sclerenchym aanwezig is, omdat dit langer weerstand biedt aan de werking der bacteriën, evenals de kurklagen en het hout, zoodat hiervan slechts de buitenste cellen worden aangetast.

Naar mijn meening moet het ontstaan der holten in de schors door spanningen verklaard worden, die optreden door ongelijmatige kurkvorming en niet door een soort verslijmingsproces. In het hout heb ik nooit bacterieholten aangetroffen. De radiale spleten ontstaan door opgroeiing van overwallingsranden om kleine plekken, waar het cambium is afgestorven; dringen dus niet in het hout door, maar groeien er met mee.

Vuillemin (1895, '96) zegt, dat de bacteriën de wand aantasten en in het lumen van de cel doordringen. Zelf vond ik met bacteriën gevulde cellen bijna uitsluitend in de primaire schors. De wanden van deze cellen waren nog intact.

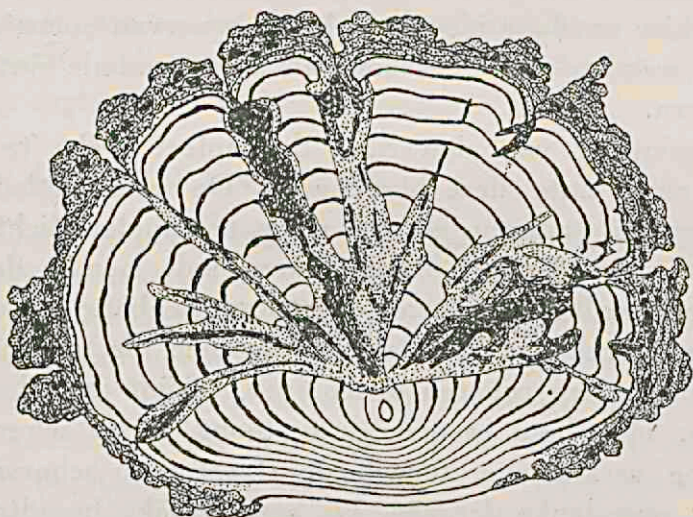
Volgens E. F. Smith (1920) wordt in hoofdzaak de schors aangetast, maar ook het hout tot sterkere groei geprikkeld.

b. Macroscopische Anatomie.

1. KNOBBELKANKERS.

Ook anatomisch blijkt er verschil te zijn tusschen type I en II, in zoover als bij type I het hout onder de kankers minder sterk verdikt is dan bij type II. Het vertoont echter dezelfde eigenschappen, ook de radiale spleten, maar deze zijn kleiner en minder talrijk. Het kankerweefsel van de schors is dikker, maar ziet er net zoo uit als bij type II.

Bij de kankers van type II is het hout sterk verdikt en vertoont bruinomrande spleten, waarvan de grootste tot aan het merg toe kunnen reiken. Aan de kankervrije zijde van den tak zijn de jaarringen smal, althans die, welke zijn gevormd nadat de kanker ontstaan was. Des te opvallender is de sterke verbreeding, die ze onder den kanker vertoonen. De groote vaten



Figuur 7.
Knobbelkanker. Type I.
Soest.
Dw. dsn. W. gr.

in het voorjaarshout, die in de smalle jaarringen soms met het bloote oog te zien zijn, worden kleiner, schaarscher, en zelfs met de loupe niet meer waarneembaar. Het hout, dat eerst wit was en zijdeachtig glanzend, wordt bruinachtig en dof. Het herfsthout neemt sterk in dikte toe en doet zich macroscopisch als een bruine lijn voor, die naar buiten scherp is afgegrensd en naar binnen vloeiend uitloopt. Deze bruine lijn geeft nu de grens tusschen de jaarringen aan en is meestal des te dikker naarmate de jaarring breeder is. Vooral wanneer er veel spleten in het kankerhout optreden, toonen deze bruine lijnen een bochtig verloop, omdat er dan ook veel overwallingsprocessen plaats vinden. De spleten hebben een zeer verschillend uiterlijk. Naast zeer smalle, waarvan het lumen op sommige gedeelten nauwelijks

met het bloote oog te zien is, vindt men andere die plaatselijk $\frac{1}{2}$ cM. of meer breed worden. De meeste spleten dringen tot diep in den kanker door en zijn dus al vroeg ontstaan. Slechts weinige van deze loopen niet tot het cambium door, maar eindigen blind in het hout. Eigenaardig is, dat zich soms weer een eind verder, in het verlengde van de gesloten spleet, onafhankelijk van deze, een nieuwe vormt. Aan den omtrek van het hout ontstaan hier en daar nieuwe spleten, waarvan sommige geheel overweld worden en in het hout als korte, radiale lijntjes zichtbaar blijven.

De begrenzing van den rand der spleet is des te onregelmatiger, naar mate deze breeder is. De wederzijdsche overwallingsranden naderen elkaar meer of minder dicht en vernauwen of verwijden het lumen. Soms vindt men in de spleten nog een overwallingsrand van de schors, kenbaar aan de groote groepen steencellen. Doordat er tusschen de opeenvolgende overwallingsranden ruimten overblijven, schijnt de spleet zich te vertakken. Het hout er omheen vertoont tot op zekere diepte een bruine verkleuring, terwijl de afgestorven schorsresten in de spleet nog donkerder zijn. De gezamenlijke breedte van de spleet en het verkleurde hout kan meer dan 1 cM. bedragen.

De schors boven het kankerhout bestaat voor het grootste deel uit kankerweefsel. Daarbinnen bevindt zich een laag nog levende schors van wisselende dikte, bij sterk woekerende kankers gemiddeld $\frac{1}{2}$ tot 1 mM. dik. De spleten tusschen de knobbels reiken niet zelden tot dicht bij deze laag. Ze heeft niet de witachtige kleur van de gezonde schors, maar is bruinachtig grijs.

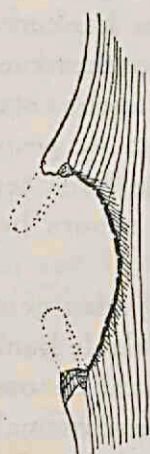
Het kankerweefsel heeft een zeer bont uiterlijk. In het zwartachtig bruine grondweefsel ziet men talrijke lichtbruine vlekjes en lijntjes. De laatste wisselen zeer in dikte, loopen ongeveer evenwijdig met het cambium en vertoonen vaak grillige kronkelingen. Zooals we reeds weten, zijn dit de kurklagen. Het kankerweefsel vertoont kleine zwartachtige plekjes. Met behulp van de loupe is uit te maken, dat het holten zijn; tevens ziet men er dan nog vele van kleinere afmetingen. Dit zijn alle bacterieholten, zooals bij microscopisch onderzoek blijkt. Behalve deze kleine holten treden er wel grootere op, soms vrij duidelijk

in tangentialen lagen gerangschikt. Deze holten schijnen door spanningen, ontstaan door het uitdrogen van het kankerweefsel, tot stand te komen en leiden de afbrokkeling der kankers in. Het is zeer waarschijnlijk, dat deze groote holten door scheuring uit de kleinere zijn ontstaan. Bij de groote knobbels van de kankers van type I treden die scheurholten alleen in het buitenste deel op, bij de kleinere knobbels van de kankers van type II vindt men ze tot dicht bij het cambium.

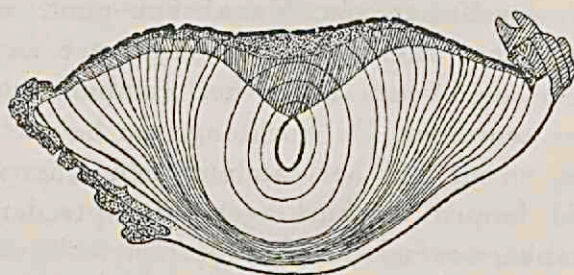
Deze groote scheurholten zijn het waarschijnlijk van welke Ratzeburg zegt, dat ze op insectengangen lijken.

2. INGEZONKEN KANKERS.

De toename in dikte, die de tak naar den kanker toe ondergaat en aan de onderzijde van den kanker gering is of zelfs ontbreekt, berust weer op verdikking van hout en schors beide. De jaarringen van het hout bereiken hun grootste dikte op het kankeroppervlak, waar ze schuin afgesneden eindigen. Dit geldt natuurlijk alleen voor die jaarringen, welke gevormd zijn, nadat de kanker ontstaan was. De toename in dikte zet al op vrij grooten afstand van het kankeroppervlak in en valt des te meer



Figuur 8.



Figuur 9.

Ingezonken kanker, Boschjes van Poot;
fig. 8 een l. dsn.; fig. 9 een dw. dsn.;
tevens is de linkerrand hier knobbel-
kankerachtig. Beide: w. gr.

op daar de jaarringen aan de kankervrije zijde van den tak meest zeer dun zijn. Als men een kanker dwars doorsnijdt, is het waaivormig uiteenwijken van de grenzen tusschen de jaarringen duidelijk te zien.

Zooals bij alle openliggende houtwonden sterft het hout in zijn buitenste lagen af en wordt bruin. Deze verkleuring dringt des te dieper door, naarmate men meer het centrum van den kanker nadert. Hier kan de verkleurde laag wel 1 cM. dik zijn. Er zijn nog 2 zones in te onderscheiden: de buitenste is dofbruin en brokkelt bij het snijden; de binnenste is meer roodachtig bruin, vast en glanzend. De laatstgenoemde zone is meestal het breedst. De oppervlakkige laag der buitenste zone is zeer donker verkleurd; in deze treden de talrijke tangentiale en radiale scheurtjes op, die het kankerhout uitwendig vertoont. De grenzen tusschen de jaarringen worden in het bruine hout minder duidelijk en zijn in de buitenste zone onzichtbaar.

Tegelijk met het hout begint ook de schors zich te verdikken en bereikt geleidelijk de groote dikte, die ze heeft op de plaats waar het kankerweefsel er in begint door te dringen. Ofschoon vanaf dit punt de geheele schors bruin verkleurd is, blijkt het eigenlijke kankerweefsel tot de binnenste lagen van de schors beperkt te zijn, wat aan de donkere, zwartachtig bruine kleur van deze lagen te zien is, terwijl meer naar buiten dezelfde egaal bruine kleur optreedt, die men ook aantreft in de buitenste lagen van oude schors, welke door physiologische oorzaken afgestorven zijn. Vanaf het punt, waar de kankerrand zich van het doode hout afbuigt, zet zich het kankerweefsel nog een eindweegs langs het cambium voort, daarbij steeds smaller wordend. De kurklaag, die het scheidt van de gezonde schors, vormt met het cambium een scherpen hoek. Juist tegengesteld loopen de kurklagen, die optreden in de schors boven het kankerweefsel (zie fig. 8).

Bij jonge stadia neemt het kankerweefsel nog de geheele dikte der schors in en dit is zelfs nog het geval als de kankers zich al voordoen als gaten in den tak, vooral aan de onderzijde van den kanker. Daar hier weinig of geen overwalling optreedt, staat de strook afgestorven schors heel weinig af of ligt bijna plat op het doode hout, in het verlengde van de nog levende schors. Ze is niet veel dikker dan deze, doordat er slechts weinig kurklagen in opgetreden zijn. Aanvankelijk zet zich het bruine weefsel nog een eindweegs voort voorbij het punt, waar de schors van het hout loslaat en wel hoofd-

zakelijk in de buitenste lagen, waar ook bij het ontstaan van den kanker de verspreiding van den parasiet het snelst is. Bij oudere kankers houdt het bruine weefsel ongeveer bij het genoemde punt op en zijn in de primaire schors soms al geen bacterieholten meer te vinden.

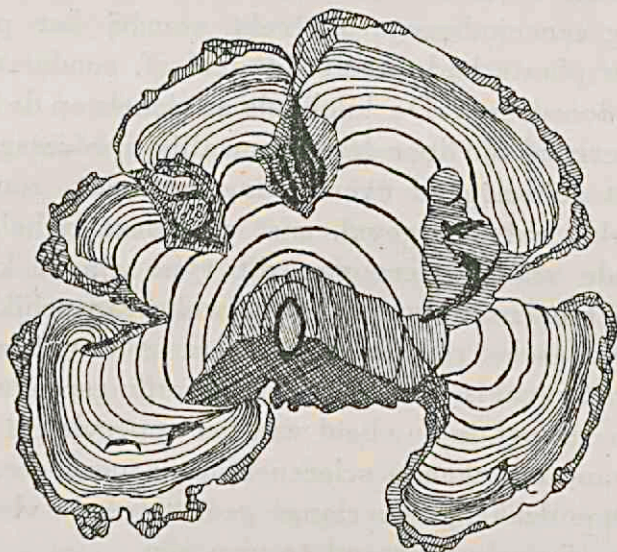
Aan de andere zijden der kankers treden in meer of mindere mate overwallingsranden op. Vaak zijn ze maar klein en neemt het hout er niet aan deel. Vanuit het naar buiten gedrukte kankerweefsel dringt de parasiet niet zelden den overwallingsrand binnen en bereikt weldra het cambium. Als de overwallingsrand nog een eindweegs uitsteekt voorbij het punt, waar de doorbraak plaats had, sterft dit deel af, zonder dat de parasiet er in doordringt. De knobbels en richels op de binnenzijde van den kankerrand zijn door deze overwallingsprocessen ontstaan. Als er in het geheel geen overwalling optreedt, zooals in het eerstbehandelde extreme geval, mist men deze richels en knobbels. Bij oude stamkankers van dit type zijn de knobbels en lijsten op de binnenzijde van den rand wel gerangschikt tot $\pm$ duidelijke, overlangsche richels, maar deze zijn niet afgerond en glad, zooals het geval is, wanneer het overwallingsranden zijn, maar knobbelig en ruw. Die ruwheid van het oppervlak is gedeeltelijk te danken aan uitstekende sclerenchymgroepen, die overal als witachtige, hoofdzakelijk overlangs georiënteerde vlekjes op den zwartachtig grijzen kankerrand te zien zijn.

3. OVERGANGSVORMEN.

Waar in het Haagsche materiaal zijdelings van de kankers een knobbelkankerachtige uitwas ontstaat, heeft deze ook inwendig den bouw der knobbelkankers. De jaarringen onder die uitwas zijn verdikt en door bruine lijnen begrensd. Uit dezen veranderden houtbouw is ook direct op te maken, hoelang het geleden is dat de uitwas ontstond. De woekering van de schors is niet sterk en weldra wordt het cambium op verschillende plaatsen aangetast, vooral aan de zijde van het doode hout.

Als na de vorming van een gat in den tak de rest van den omtrek door kankerweefsel omringd wordt, komt het toch niet tot zoo'n sterke woekering als bij de knobbelkankers; integendeel,

vaak treedt een overgang naar een meer normalen toestand op. De jaarringen van het hout worden smaller en beginnen weer de groote voorjaarsvaten te vertoonen en de laag gezonde schors binnen het kankerweefsel wordt dikker, ja, zelfs wordt dit laatste op veel plaatsen geheel afgeworpen. Hier en daar dringt echter de parasiet nog door. Als een bruine wig steekt het kankerweefsel in de gezonde schors uit en kan het onderliggende cambium doden. Dit is weer aanleiding tot het optreden van kleine overwallingsprocessen. In tegenstelling met wat men



Figuur 10.

Overgangsvorm tusschen het knoestige en het ingezonken type. Boschjes van Poot.

Dw. dsn. W. gr.

vindt bij de echte knobbelkankers, doen zich hier de overwalde gedeelten voor als bruine, tangentielle lijnen, wier einden iets naar buiten gebogen zijn. Ook de radiale spleten, die zich, ondanks het optreden van een meer normalen hout- en schorsbouw, niet of met moeite sluiten, zijn aan hun basis dikwijls spatelvormig verbreed. Er waren ook knoestige kankers, waarvan het hout op doorsnee uitsluitend zulke bruine tangentielle strepen vertoonde. Ze waren dan soms enkele cM.'s groot en de overwallingsranden hadden niet zelden tusschen hen en het doode, bruin verkleurde hout een ruimte overgelaten. Van

buiten hadden deze kankers een gezonde, grijze kleur en de oppervlakte was, hoewel knobbelig, toch glad.

Het Zwitsersche materiaal geeft geen aanleiding tot bijzondere opmerkingen.

c. Microscopische Anatomie.

Ter vermijding van herhalingen heb ik er van afgezien het knoestige en het ingezonken type en de overgangen er tusschen afzonderlijk te behandelen, wegens de groote overeenkomst in den fijneren bouw der verschillende weefsels.

1. TECHNIEK.

Bij het anatomisch onderzoek werd alleen gebruik gemaakt van met de hand gesneden coupes van versch materiaal of van kankers, die droog bewaard waren geweest. De doorsneden werden gebracht in water en bewaard in glycerine of glycerine-gelatine. Door het uit de holten tredende slijm en door de talloze kristalnaaldjes uit de parenchymcellen der schors werd vaak het microscopische beeld zoo vertroebeld, dat ik mijn toevlucht moest nemen tot opheldering van het preparaat. De naaldjes zijn gemakkelijk te verwijderen met HCl, waar ze direct in oplossen. Vaak gebruikte ik ook $\frac{1}{4}$ N. oplossing van KOH. Als de preparaten hier even in verwarmd worden, lost een groot deel van den inhoud der cellen op.

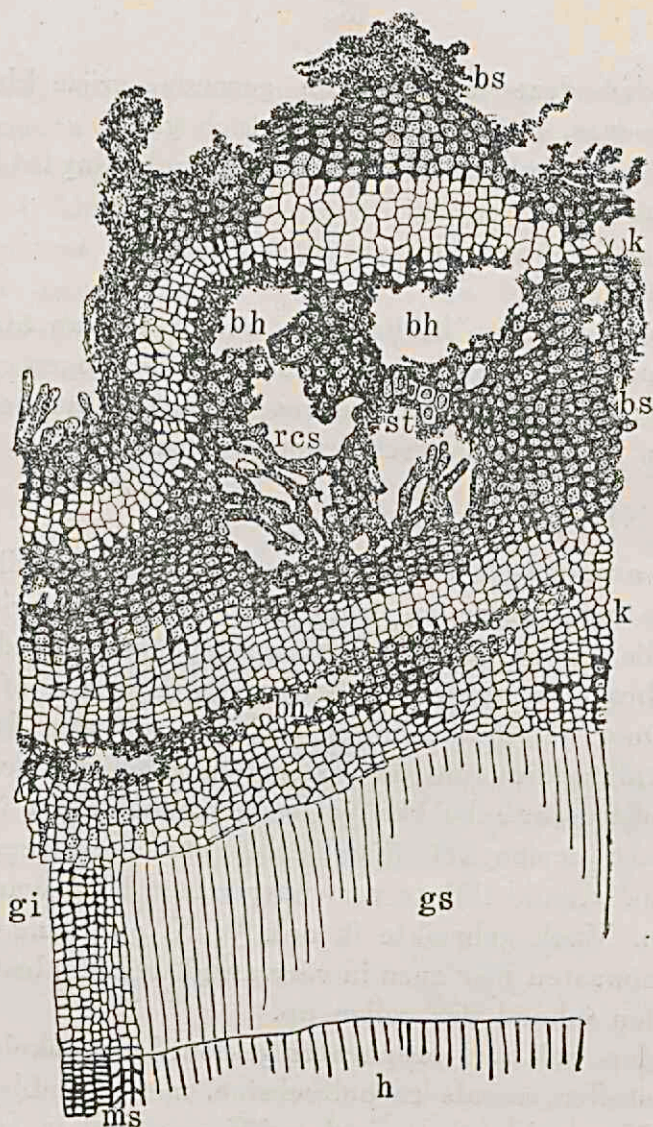
Er werden ook wel preparaten gekleurd met enkele gebruikelijke kleurstoffen, zooals carbofuchsine, methyleenblauw, safranine etc. Na de kleuring werd gedifferentieerd in azijnzuur en in alcohol van 96 %.

2. DE AANGETASTE SCHORS.

Hierin zijn steeds 3 elementen te onderscheiden, n.l. het bruin verkleurde schorsweefsel, de kurklagen en de bacterieholten, welke in de genoemde volgorde behandeld zullen worden.

a. Het bruine schorsweefsel.

Dit bestaat uit de verschillende weefsels van de schors, waarvan de inhoud der cellen is afgestorven en in een bruine stof



Figuur 11.

Knobbelkanker Type II. Soest.

Jonge kanker op een 3-jarigen tak.

Dw. dsn: 60 $\times$.

Carbolfuchsine: gedifferentieerd met azijnzuur en alcohol 96 %.

bs: het bruin verkleurde schorsweefsel,

rca: radiale celstrengen,

st: steencellen,

gi: zone met gevulde intercellulair,

k: kurklagen,

h: hout,

bh: bacterieholten,

ms: mergstraal (3-rijig).

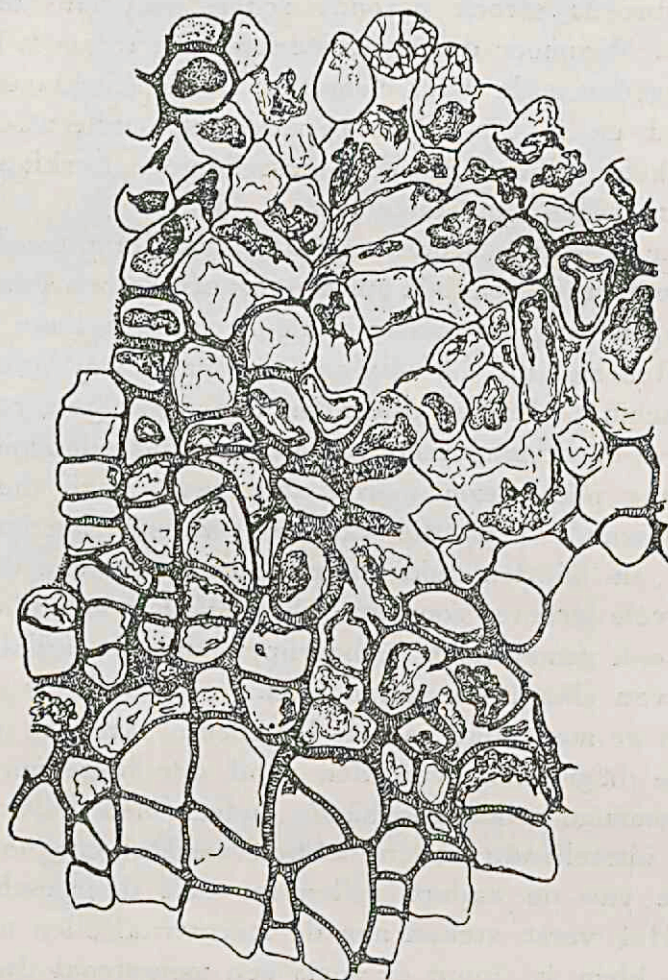
gs: gezonde schors,

veranderd, terwijl de wanden verdikt en geelachtig zijn. Soms zijn in het bruine weefsel slechts kleine holten en radiale spleetjes aanwezig; men treft dit aan in kankers, waar het kankerweefsel door een breede strook gezonde schors van het cambium gescheiden is. Wanneer de schors sterk woekert, treedt het bruine weefsel tegenover de bacterieholten en de kurklagen op den achtergrond en is ten slotte beperkt tot smalle strooken van slechts enkele cellagen breedte tusschen de kurklagen en de holten en tusschen deze onderling.

Wanneer er sterke scheuring in het weefsel optreedt, vormen zich ook wel groote, radiale spleten, waartusschen dan celplaten of celstrengen overblijven van vaak slechts 1 cellaag dikte (zie fig. 11). Men ziet dit dikwijls aan den rand van holten, waardoor het schijnt, alsof er celdraden door deze heenloopen of er ook wel vrij in uitsteken. De radiale spleten treden het meest op als een laag phelloderm wordt aangetast, 't zij die van een overwallingsrand, 't zij die van een willekeurige kurklaag in de schors en bij den duidelijk radialen bouw van dit weefsel met zijn vele groote, voornamelijk radiaal loopende intercellulair, is ook gemakkelijk te begrijpen, dat de radiale wanden het eerst van elkaar los zullen laten.

Ook als er niet zulke radiale lamellen of strengen opgetreden zijn, is de begrenzing van den rand der holte onregelmatig, doordat sommige cellen voorbij de andere in de holte uitsteken. Juist die uitstekende cellen hebben meestal een nog intacten wand; die van de andere cellen is vaak doorgescheurd (zie fig. 16). Het verst steken nog de mergstraalcellen uit; als de holte nog klein is, loopt er soms een mergstraal dwars doorheen, daar de cellen er van, hoewel sterk uitgerekt, nog niet van elkaar hebben losgelaten. Waar de randcellen doorgescheurd zijn, is de dikte van den wand niet verminderd; daarentegen hebben de in de holte uitstekende cellen een zeer dunnen en bijna kleurlozen wand. Aan hun basis staan deze cellen in verband met andere en de gemeenschappelijke wandgedeelten zijn steeds geel en verdikt. De overgang in het dunwandige deel heeft plotseling plaats. Ook de radiale celplaten of celstrengen, bovengenoemd, hebben, waar ze vrij door de holte loopen, een zeer dunnen wand (zie fig. 12). Het schijnt, dat

deze dunne wand niets anders is dan de secundaire verdikkingslamel. Al die dunwandige elementen in en om de holte zijn vaak sterk gedeformeerd, eensdeels door optredende spanningen,



Figuur 12.

Knobbelkanker. Type II. Soest.

Dw. dsn. van denzelfden kanker als fig. 11, maar
nu $340\times$ vergroot.

Verwarmd met KOH; gekleurd met carbolfuchsine en
gediff. met azijnzuur en alcohol 96 %.

anderdeels waarschijnlijk door den groeidruk, die de bacteriën uitoefenen. Na verwarming met KOH zwellen vele dier cellen bolvormig op, wel een bewijs, dat hun wand nog ongeschonden is.

In het algemeen zijn vooral de cellen om de holten rijkelijk

met bruine stof gevuld. Bij de doorgescheurde cellen kan de inhoud ontbreken en de celholte met bacteriën gevuld zijn, maar ook bij de in de holte uitstekende cellen is dikwijls slechts weinig inhoud aanwezig. Om de groote holten zijn niet zelden de cellen $\pm$ samengedrukt, waardoor het lumen bijna geheel verdwijnt en het schijnt alsof de holte door een compacte, bruine laag omzoomd is. Bij dikkere coupes valt direct de donkere weefsellaag om de holten op, meestal is ze dan ook meer roodachtig bruin van kleur.

De bruine inhoud doet zich voor als kleinere of grootere, meer of minder talrijke, glanzende of meer korrelige en doffe, geelbruine massa's van onregelmatigen vorm. Als de bruine stof glanzend en homogeen is, hebben de massa's een gave, bochtige omtrekslijn en schijnen uit een taaivloeibare stof te bestaan. Juist dergelijke massa's vullen vaak een groot deel der cel. Ze vloeien gemakkelijk samen, waardoor er dikwijls maar één in een cel is, die in het midden een $\pm$ groote holte open laat. Steeds zijn die glanzende massa's dicht tegen den celwand aangedrukt en de grens tusschen beide is onduidelijk. Door verwarmen met KOH kan men de bruine stof verwijderen, en blijft de protoplast als een gerimpeld en ineengedrukt zakje achter. Waar de bruine stof korrelig of dof is, hebben de massa's een meer hoekigen vorm.

Verder van de holte af worden de bruine lichamen in de cellen kleiner en talrijker. Als men een kurklaag nadert, beginnen ook de druppelvormige lichamen op te treden, die later uitvoeriger besproken zullen worden.

Hoewel soms hyphen tot in de binnenste holten doordringen, treden ze in het bruine weefsel meestal pas meer buitenwaarts op, zoowel hyaliene als grijze.

b. De kurklagen.

In het algemeen hebben deze een neiging om evenwijdig aan het cambium te loopen, ook waar ze, zooals aan den rand van de kankers, boogvormig in de gezonde schors grijpen. Vaak blijkt een kurklaag direct binnen of ook wel direct buiten een sclerenchymlaag ontstaan te zijn. Een continue sclerenchymlaag, zooals de primaire bastring, bemoeilijkt het voortdringen van

den parasiet. Zoo is het begrijpelijk, dat soms de parasiet al een heel eind in de primaire schors is doorgedrongen, voordat hij deze doorbreekt. Als een overwallingsrand met zijn groote sclerenchymgroepen wordt aangetast, vormen zich de kurklagen weer bij voorkeur om deze en hebben daardoor een zeer grillig, kronkelend verloop.

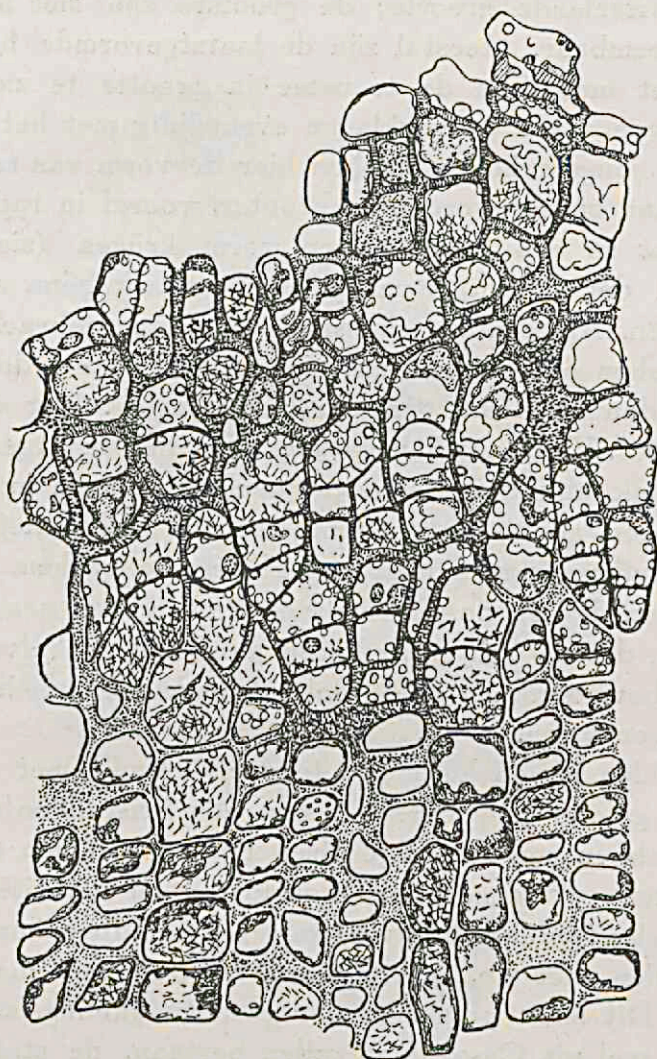
De kurklagen hebben vaak een grootere dikte dan die, welke zich aan de oppervlakte van de takken vormt. Als een phellogerm binnen het kurk ontstaat, wijst dit er op dat op die plaats de parasiet is buitengesloten en dit kan daar jarenlang zoo blijven, zoodat er zich een dikke laag gezonde schors binnen vormt. Vanuit een naburigen kankerhaard kan echter, onder het kurk door, deze schorslaag worden aangetast.

Evenals bij de normale kurklaag ligt het phellogeen aan de binnenzijde. Naar buiten toe gaan de platte, rechthoekige meristeemcellen geleidelijk over in de groote, nagenoeg vierkante kurkcellen, met dunnen, gemakkelijk plooibaren wand. Tevens wordt de radiale rangschikking onduidelijker, doordat de cellen eenigszins tusschen elkaar ingroeien, wat des te gemakkelijker kan plaats hebben, daar een dwarswand meestal aangrijpt in het midden van de radiale wanden der aangrenzende kurkcellen (zie fig. 16).

In het phellogeen en in de jonge kurkcellen treden talrijke druppelvormige lichamen op, die men ook in kleiner aantal in de aangrenzende parenchymcellen vindt, tezamen met lichaampjes, uit de geelbruine stof bestaand. De „druppels” hebben een geelachtigen inhoud en een dunnen wand. Als deze beschadigd is, verdwijnt de geelachtige inhoud en de wand valt in en krijgt rimpels. Naar gelang de kurkcellen meer hun definitieve grootte bereiken, worden de „druppels” kleiner maar talrijker; in de volwassen kurkcellen zijn ze heel klein of geheel verdwenen. Na verwarmen met KOH zwellen de kurkcellen wier wand nog intact is, op en blijken bovendien met een lichtgele vloeistof gevuld te zijn, die bij de volwassen kurkcellen erg bleek is. In die vloeistof ziet men nog de gerimpelde huidjes der „druppels”.

Met FeCl_3 kleurt zich de inhoud der „druppels” donkergrijs; de rest van den inhoud van de jonge kurkcellen en aangrenzende

parenchymcellen wordt zwartachtig. Het optreden van looistof heeft ook plaats bij de vorming van de normale kurklaag.



Figuur 13.

Knobbelkanker. Type II. Soest.

Dw. dsn. van denzelfden kanker als fig. 11. 340X.

Vorming van een kurklaag op de grens van het
gezonde en het aangetaste schorsweefsel.

In vele cellen naaldjes en „druppels”.

c. De bacterieholten.

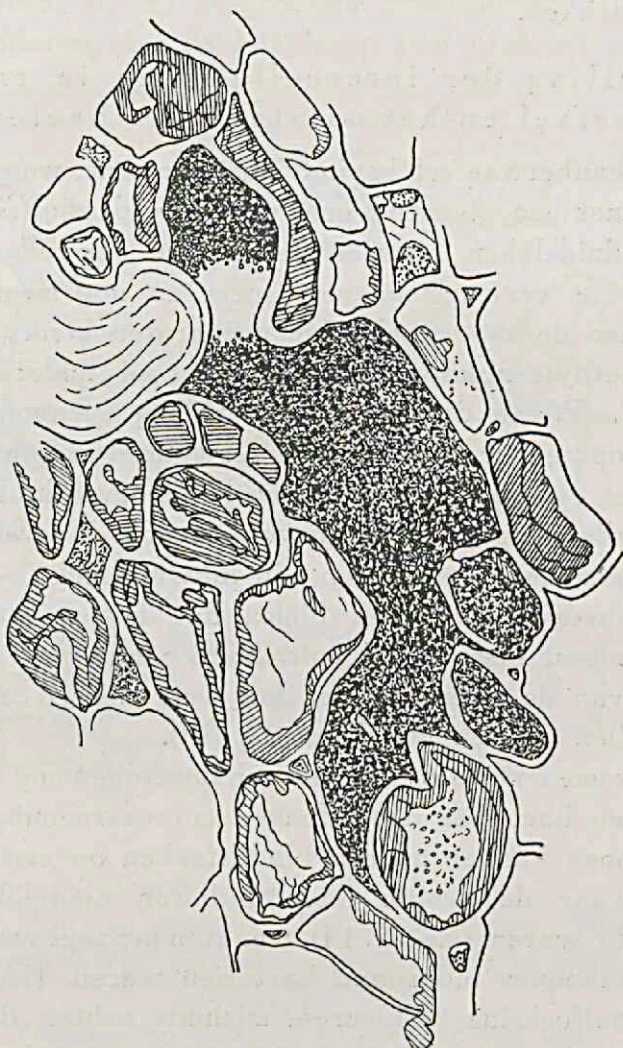
De verspreiding der holten blijkt aan de kurklagen gebonden te zijn. Tusschen twee kurklagen bevindt zich meestal slechts

één rij holten. Zijn er meer, dan zijn er toch tusschen de afzonderlijke holten der rijen kurkcellen aanwezig. De holten hebben een zeer wisselende grootte; de grootste zijn met het bloote oog waarneembaar. Meestal zijn de laatstgevormde holten het kleinst. Het mooist is de toename in grootte te zien bij het knoestige type, waar de kurklagen evenwijdig met het cambium loopen. De jongste holten hebben hier de vorm van tangentiale spleten; naar buiten worden ze grooter, vooral in radiale richting, zoodat ze een rondachtigen vorm krijgen (zie fig. 11). De inhoud der holten is vaalgrijs en bestaat bijna uitsluitend uit bacteriën. Als een verse snede in water gebracht wordt, zwelt het slijm op en verbreidt zich in het water; de bacteriën vertoonen dan een lichte Brownsche beweging. Het zijn kleine, korte staafjes. Van nauwkeurige metingen heb ik afgezien, daar waarschijnlijk al spoedig saprophytische bacteriën in de holten zullen dringen, zooals dat ook bij den olijkanker het geval is. Door de bacteriemassa loopen vaak kleurlooze hyphen, die echter in de jongste holten nog dikwijls ontbreken, wel een duidelijke aanwijzing, dat ze van secundairen aard zijn. Behalve deze organismen bevinden zich in de holten nog kleine, gele lichaampjes van hoekigen vorm.

Niet zelden is een holte grootendeels gevuld met een rondachtig of gelobd conglomeraat van een kristallijne stof. Deze massa's hebben een straalsgewijzen bouw. Aan den rand laten soms kortere of langere naaldjes los en bij het uiteendrukken onder dekglas treden ze nog veel talrijker op. In azijnzuur lossen de kristallen niet op, ook niet na verwarming, maar wel in zoutzuur. Dit heeft plaats zonder gasontwikkeling, zoodat deze kristallen wel uit Ca-oxalaat zullen bestaan, de stof, waaraan de essenschors zoo rijk is. Rondom de kristalmassa is nog het vaalgrijze bacteriënslijm te zien. Met het bloote oog doen zich de kristalmassa's als witte puntjes voor die in het donkerbruine kankerweefsel zeer opvallend zijn en in alle types van deze kankersoort in meer of mindere mate worden aangetroffen.

Naast de bacterieholten vindt men ook met bacteriën gevulde cellen en wel v.n.l. in de primaire schors. In deze vindt men naar den primairen bastring toe in toenemende mate cellen, die op het oog leeg schijnen, maar toch turgescient zijn. Deze cellen

nu zijn in het kankerweefsel vaak geheel met bacteriën gevuld en daar ze meest in groepen bijeenliggen, denkt men bij zwakke vergrooting met bacterieholten te doen hebben. Nadat de bac-



Figuur 14.

Knobbelkanker. Type II. Soest.

Jonge, pas opengesprongen kanker.

Dw. dsn.: 530 X.

Eerst HCl, toen verwarmd met KOH,
alles onder dekglas.

Rechts van de bacterieholte twee met bacteriën
gevulde cellen; in de intercellulaire gele stof
en bacteriën.

teriën verwijderd zijn, blijken de celwanden nog intact en even dik als die van naburige cellen, welke niet met bacteriën gevuld zijn. Hoe de bacteriën in deze cellen komen heb ik niet kunnen ontdekken.

d. De vulling der intercellulaireren in en om het kankerweefsel en het ontstaan der bacterieholten.

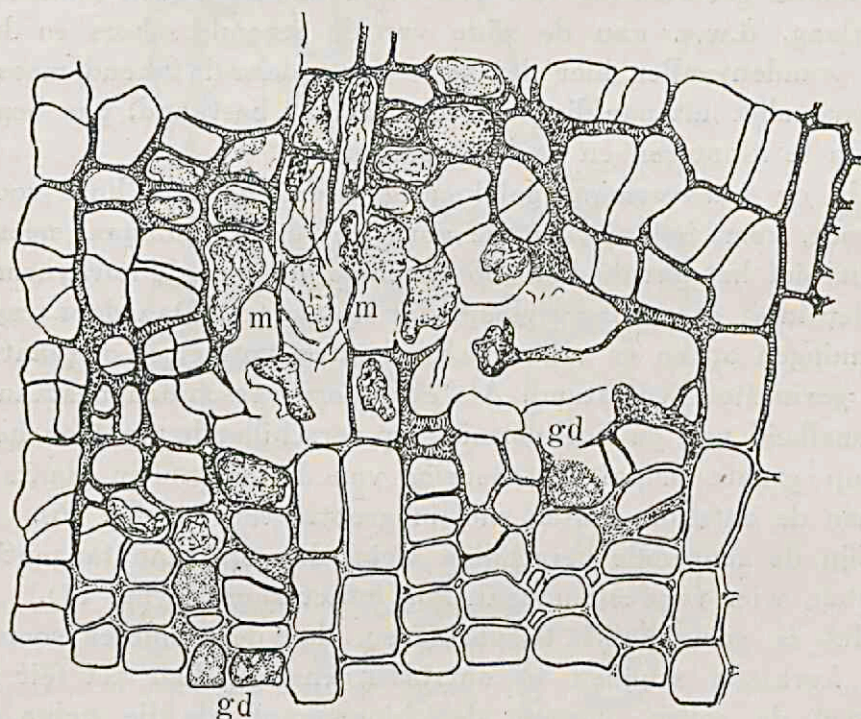
Om het kankerweefsel bevindt zich een zone, waarin de intercellulaireren met een glanzend gele stof gevuld zijn (zie fig. 11 gi). Dit wordt duidelijker, als men den inhoud der cellen door even met KOH te verwarmen, verwijdert en nog meer is dit het geval als men de zoo behandelde preparaten kleurt met carbol-fuchsine, methyleenblauw, gentianaviolet of andere dergelijke kleurstoffen. Waar de binnenste kurklaag evenwijdig met het cambium loopt en er niet ver van verwijderd is, gaat die vulling soms tot het cambium toe door. Toch behoeven in de genoemde zone niet alle intercellulaireren gevuld te zijn. Vooral de nauwe intercellulaireren der mergstralen zijn dikwijls leeg.

Bij nauwkeurig onderzoek blijkt, dat de gele stof de intercellulaireren meest niet geheel vult. Soms vindt men ze alleen in de hoeken van de intercellulair, dan weer als een continu laagje of als papillen op den wand (zie fig. 14).

Soms ziet men in de intercellulaireren bovendien nog lichaampjes, die sterk aan bacteriën doen denken en waarnemingen, gedaan aan een jonge kanker bij een bladlitteken op een jong takje ontstaan, waar de groote intercellulaireren duidelijk met bacteriën gevuld waren (zie fig. 14), maakten het zeer waarschijnlijk, dat die lichaampjes inderdaad bacteriën waren. Een poging om ze met carbol-fuchsine te kleuren, mislukte echter, daar ze noch de differentiatie met azijnzuur, noch die met alcohol van 96 % konden verdragen en zonder differentiatie de kleuring te sterk was. Hetzelfde gold voor methyleenblauw, gentianaviolet en enkele andere kleurstoffen. Telkens kon geconstateerd worden, dat ook de bacteriën in de holten zich door de gebruikte differentiatiemiddelen ontkleurden. Overigens werd op de kwestie, om een goede kleurmethode voor de bacteriën in situ te vinden, niet verder ingegaan.

Van de gevulde intercellulaireren gaat een werking uit, die de

omringende cellen tot deeling prikkelt. Hieruit blijkt, dat deze werking niet een zoodanige is, dat de levensfuncties der aangrenzende cellen ernstig belemmerd worden. De eerste deelingen treden meestal op bij de grootste intercellularen. Hierdoor is het te verklaren, dat de kurklagen zich vaak vormen aan den



Figuur 15.

Knobbelkanker. Type II. Soest.

Dw. dsn. van denzelfden kanker als fig. 11. 340 X.

Verwarmd met KOH, gekleurd met gentianaviolet en gediff. met azijnzuur en alc. 96 %.

Vorming van kurklaag en ontstaan van holte.

gd: gestippelde dwarswanden,

m: myceliumdraden.

buitenkant van zones met kleine intercellularen, zooals de lagen herfstphloeem. Voordat de cellen zich deelen, nemen ze eerst in grootte toe. De optredende dwarswanden zijn frontaal geplaatst van de gevulde intercellulair. Aanvankelijk kunnen de deelingswanden alle mogelijke richtingen ten opzichte van het cambium hebben, zelfs hier loodrecht op staan. Door de volgende

deelingen ondergaan deze verschillende richtingen zoodanige wijzigingen, dat er een zone van meristeemcellen ontstaat, die ongeveer evenwijdig met het cambium loopt.

De wanden der ingesloten parenchymcellen kleuren zich weldra geel en de inhoud wordt bruin. Niet zelden is geheele of gedeeltelijke geelkleuring van den wand al opgetreden binnen de kurklaag, d.w.z. aan de zijde van de gezonde schors en deze gele wanden vallen hier des te meer op, daar de inhoud, meestal voornamelijk uit naaldjes van Ca-oxalaat bestaand, pas begint samen te klonteren en geel te worden.

Als de kurkvorming gelijkmatig over de heele linie voortschrijdt, komt het niet tot de vorming van holten, maar meestal is dit niet het geval, daar op sommige plaatsen de kurkvorming eerder inzet of sneller verloopt dan op andere. Daardoor treden spanningen op en er zullen zich scheuren vormen op de plaatsen van geringsten weerstand. Als er groote verschillen bestaan in de snelheid van de kurkvorming op verschillende plaatsen, heeft er op groote schaal **verscheuring van de celwanden plaats** en nemen de ontstane holten snel in grootte toe (zie fig. 16).

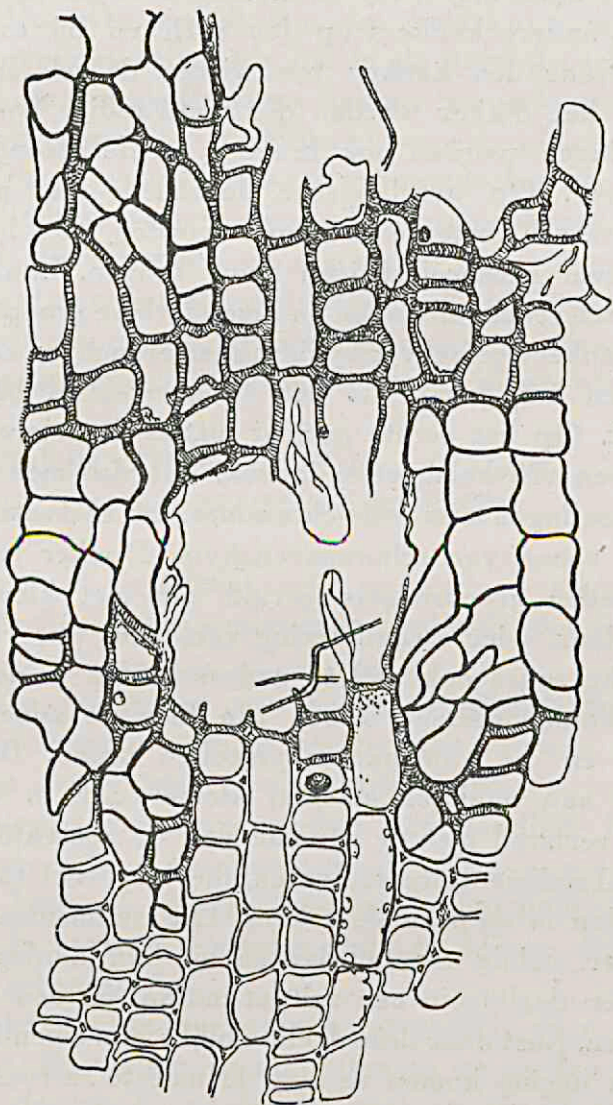
Zijn de genoemde verschillen klein, dan ontstaan tangentiale spleten, wier randcellen vaak nog intact zijn (zie fig. 11).

Het is gemakkelijk te verklaren, dat deze spleten soms in een kurklaag schijnen te ontstaan, en wel door het feit dat zoowel de cellen die aan den binnenkant, als die welke aan den buitenkant van een gevulde intercellulair liggen, tot kurkvorming overgaan.

In al deze gevallen wordt het optreden van de bacteriën in de holten gemakkelijk verklaard, als ze reeds in de intercellulair aanwezig waren.

Het gevuld zijn van de intercellulair om het kankerweefsel met gele stof wijst er op, dat de parasiet door de kurkvorming niet afdoende is buitengesloten. Waar dit wel het geval is, zijn de intercellulair leeg. Ter vergelijking heb ik nog nagegaan hoe het met de intercellulair gesteld is in de weefsels, die in oude, gezonde schors door kurkvorming worden buitengesloten. Hier blijken de wanden ook opgezwollen en geel te zijn, terwijl de intercellulair kleiner zijn geworden of zelfs dichtgedrukt. Ze blijven echter door een gaven omtrekslijn begrensd en zijn

steeds ledig. Dat bij het kankerweefsel de gele stof zich zoo verschillend kan voordoen, zal dus waarschijnlijk wel aan de plaatselijke inwerking der bacteriën toe te schrijven zijn.



Figuur 16.

Ingezonken kanker. Boschjes van Poot.

Schors van jongen kanker.

Dw. dsn. 340 X.

Verwarmd met KOH en gekleurd met Soedan III.

In de bacterieholten enkele myceliumdraden; de bacteriën door de behandeling verdwenen.

3. DE VERANDERDE BOUW VAN DE GEZONDE SCHORS IN DE BUURT VAN DE KANKERS.

Dit zijn veranderingen, die in meerdere of mindere mate ook optreden bij andere kankers op den esch en bij overwallingsprocessen. Naar den kanker toe wijken de sclerenchymlagen uiteen door het dikker worden der dunwandige bastlagen. De sclerenchymlagen worden ook breeder en de afzonderlijke elementen grover. Op overlangsche doorsnede ziet men tevens, dat de bastvezels korter en stomper worden, dus in het algemeen een meer steencilachtigen bouw krijgen. Langzamerhand worden de sclerenchymbanden in afzonderlijke groepen opgelost. Onder het kankerweefsel verdwijnt het sclerenchym soms geheel. Dit is alleen het geval, als het kankerweefsel het cambium dicht nadert. Op het eerste gezicht maakt die sclerenchymlooze schorslaag een vrij homogenen indruk, doordat men er de regelmatige afwisseling in mist van lichte zones, uit zeefvaten bestaand en donkere zones van schorsparenchym. Donker is deze zone, omdat de cellen grootendeels gevuld zijn met kleine naaldjes van Ca-oxalaat, wier straalbreking veel licht absorbeert. Toch zijn dergelijke zones ook wel te onderscheiden in de schorslaag binnen het kankerweefsel, alleen zijn hier de zones van zeefvaten smal en die van parenchymcellen breed. Bovendien is het gehalte aan naaldjes meestal kleiner dan in de normale schors. In verband met de afname van de zeefvaten staat het groote aantal rudimentaire zeefvaten, die hier veel talrijker aanwezig zijn dan in de normale schors. Die rudimentaire zeefvaten worden maar weinig grooter dan ze bij hun aanleg waren en vertoonen een deeling in een zelfvat-initiaal en een of twee geleicel-initialen. Juist door deze deeling blijkt hun eigenlijk karakter. Ook in hun ligging komen ze met de meeste zeefvaten overeen: n.l. dikwijls naast de mergstraalcellen; is er één geleicel-initiaal, dan ligt deze steeds aan de zijde van den mergstraal. Vaak liggen er verschillende rudimentaire zeefvaten in hetzelfde tangentiale vlak, ook vindt men er wel twee of drie direct achter elkaar. Ze zijn dikwijls samengedrukt, waardoor soms het lumen bijna geheel verdwijnt. Nog meer zal dit het geval zijn, als de wanden dezer elementen opzwellen en geel worden, wat het

geval is, als ze in het kankerweefsel worden ingesloten. Ze doen zich dan voor als gele tangentialen banden.

De schors vertoont op radiale doorsnee een duidelijken etagebouw. De leden der zeefvaten zijn ongeveer even lang als de parenchymcellen. De mergstralen zijn soms 3 of 4-rijig en hebben kortere en bredere cellen als die in de normale schors.

Voor al bij de knobbelkankers hebben op vele plaatsen van de kankeroppervlakte overwallingsprocessen plaats. De overwallingsranden der schors bestaan grootendeels uit een sterk ontwikkeld phelloderm, te herkennen aan de duidelijk radiaal gerangschikte cellen. Deze hebben een afgerond rechthoekigen vorm, zijn sterk gestippeld en bevatten vaak zetmeel. Wat vooral opvalt in dit phelloderm zijn de groote groepen steencellen, die vaak meer dan $\frac{1}{2}$ mM. groot zijn en gemakkelijk met het bloote oog zichtbaar.

4. VERANDERINGEN IN DEN BOUW VAN HET HOUT BIJ DE KANKERS.

Deze komen in hoofdzaak neer op een overwegen van de parenchymatisch gebouwde elementen, evenals dat in de schors het geval is.

In de dikke jaarringen van het knobbelkankerhout zijn de voorjaarsvaten klein en treden later op dan normaal. Meer naar buiten treden zones van parenchymhout op die voortdurend breeder worden. De jaarring eindigt met een dikke laag herfsthout. De houtvezels in het kankerhout wijken in zoover van die uit normaal hout af, dat ze wijdlumiger en dunwandiger zijn. Tevens zijn ze korter en minder spits en blijven duidelijker in radiale rijen gerangschikt.

De parenchymhoutzones bestaan uit radiale rijen van rechthoekige cellen. Er treden weinig vaten in op en dan nog slechts kleine, wier doorsnede vaak niet veel grooter is dan die der houtparenchymcellen. De inhoud van die parenchymatische elementen is meestal grootendeels bruin gekleurd, maar kan, evenals de mergstralen, zetmeelkorrels bevatten. Verwijdert men den inhoud door even verwarmen met KOH, dan worden in vele cellen dwarswanden zichtbaar met straalsgewijs gerangschikte stippels. Deze cellen liggen vaak in radiale rijen. Wijst dit al

op etagebouw, deze blijkt duidelijk op de radiale doorsnede. Wat de lengte van de cellen betreft, correspondeert ze met die van de schors.

Ook de bouw der mergstralen wijzigt zich in het kankerhout. Terwijl in het herfsthout de mergstralen bestaan uit 1 of 2 rijen breede, vierkante cellen, worden ze in het voorjaarshout van den volgenden jaarring 3 tot 4-rijig, maar blijven ongeveer dezelfde breedte behouden. De cellen zijn dan smaller geworden en langer. Het meest komen 3-rijige voor; plaatselijk zijn deze 4-rijig. Veel minder vindt men 4-rijige mergstralen; deze kunnen plaatselijk 5-rijig worden. Dat plaatselijk meerrijig zijn vindt zijn verklaring in het feit, dat aan de eene zijde van den mergstraal al een nieuwe rij is opgetreden, terwijl aan de andere zijde er nog niet een is verdwenen. Doordat hier het optreden van nieuwe mergstraalrijen steeds aan dezelfde zijde van den mergstraal plaats heeft, wordt de indruk gewekt, alsof de mergstraal zich naar de tegenovergestelde zijde verschuift. Een rij begint meestal met enkele lange smalle cellen; hierop volgen kortere en bredere cellen, die weer overgaan in langgerekte. Dan is aan de buitenzijde al weer een nieuwe rij opgetreden. Bij het ophouden van een rij heeft men dezelfde opeenvolging, maar in omgekeerde volgorde. Zoo is het te begrijpen, dat in het midden van den mergstraal de langste en smalste elementen liggen. Bij een plaatselijk 5-rijige mergstraal bestond alleen de middelste rij uit heel lange en smalle cellen. Terwijl deze verschuiving in de mergstralen plaats vindt, toont het hout er naast in de rangschikking zijner elementen niets abnormaals. Blijkbaar berust de verschuiving op de wijze van deeling der mergstraal-initialen. Het is de vraag of deze verschuiving algemeen in het knobbelkankerhout voorkomt.

Overal trof ik in het parenchymatische hout in de korte, breede mergstraalcellen groote kristallen van Ca-oxalaat aan, meestal maar één in een cel, soms nog enkele kleinere er bij (zie fig. 21 a en b). Weliswaar zijn deze afbeeldingen van Nectriakanker, maar het optreden van groote oxalaatkristallen hebben beide kankersoorten gemeen. Ik vond ze ook nog een eindweegs in het meerrijige deel der mergstralen, maar hier waren ze kleiner. Soms zijn de kristallen vierkant, dan weer zeshoekig. Een enkele maal

was heel duidelijk te zien dat ze bestonden uit 2 pyramiden, met de vierkante grondvlakken op elkaar sluitend. De zeshoekige vorm is te verklaren, als men zich voorstelt, dat men eerst in het verlengde van de as van het kristal kijkt en dit dus vierkant ziet, maar dat deze as iets wordt gedraaid, waardoor het vierkant tot een rechthoek wordt en de eindpunten van de as links en rechts er van zichtbaar worden. De hoeken der kristallen zijn dikwijls wat afgerond.

Een enkele maal vond ik deze kristallen ook in de schors en wel bij een kanker van het ingezonken type in de laag phellogerm aan de binnenzijde van de kurklaag, die het kankerweefsel afsloot.

Waar in het hout overwalde spleten aanwezig zijn, heeft het aangrenzende hout een geheel afwijkenden bouw. 't Bestaat uit isodiametrische cellen met een dikken en sterk gestippelden wand. In deze cellen vindt men talrijke zetmeelkorrels. Geleidelijk gaat dit overwallingshout in het normale over.

Waar de oppervlakte van het hout bloot komt te liggen, blijkt de buitenste laag uit parenchymatisch hout te bestaan. De cellen hiervan hebben een bruinen inhoud, soms is deze zelfs roodachtig bruin. Vaak loopen er myceliumdraden door. In het normaal gebouwde hout onder deze parenchymatische laag is over een zekere diepte de inhoud der parenchymcellen eveneens bruin verkleurd. In de vaten van het verkleurde hout treden thyllen op, meer naar buiten ook mycelium. In vele vatengaat de wand der thyllen zich verdikken en wordt geelachtig; er vormen zich papillen op, die met elkaar kunnen samenvloeien tot een glanzende, gele laag en soms wordt een groot deel der inhoud van de thylle door de gele stof gevuld. In deze zijn nog kleine lacunen te zien, die de papillen tusschen zich gelaten hebben. Met phloroglucine en zoutzuur kleuren zich de thyllen zwak rood, maar de gele stof blijft zoo, hoewel op dikke coupes het kan schijnen alsof alles roodgekleurd is. Ook voor deze verschijnselen in de thyllen vindt men een analogon bij de Nectriakankers en trouwens overal waar om de een of andere reden het hout wordt blootgelegd en afsterft (zie fig. 21 c en d).

HOOFDSTUK III

NECTRIAKANKER

§ 1. LITERATUUROVERZICHT

De kanker, die Hartig afbeeldt (1880), heeft zich ontwikkeld om een zijtakje en is langwerpig van vorm. Ondanks het feit, dat de kanker 9 jaar oud is, is ze toch weinig ingezonken en vertoont geen spoor van overwalling: de omgevende schors ligt overal vlak tegen den tak aan. Rondom den kanker zijn overlangsche scheuren opgetreden, die zich, vooral aan den onderkant, een eindweegs voorbij het blootliggende hout uitstrekken. Op dit laatste ziet men duidelijk een aantal concentrische zones, aangevend de jaarlijksche groei van den kanker. Hartig vond *Nectria-peritheciën* niet alleen op de doode schors, maar ook op het doode hout.

Meer in overeenstemming met mijn materiaal is de kanker, die Weese (1912) afbeeldt. Deze zit op een dun takje en is meer dan dubbel zoo breed als dit. Het blootliggende hout, waarop in het midden een kleine verhevenheid te zien is, ten bewijze, dat ook hier de kanker bij een vertakkingsplaats ontstond, wordt omgeven door een dikken, breeden schorsrand. Ook bij dezen kanker moeten, zoowel op de doode schors, als op het doode hout, de *peritheciën* van *Nectria* te vinden zijn.

In zijn publicatie van 1920 geeft Weese een afbeelding van een nog jonger stadium, waarbij de schors alleen nog maar een mediane spleet vertoont.

Zooals reeds in het algemeene literatuuroverzicht werd medegedeeld, zijn nog geen beslissende infectieproeven verricht.

§ 2. MATERIAAL.

In den omtrek van Baarn heb ik op twee plaatsen den *Nectriakanker* van den esch gevonden. De eene vindplaats was gelegen langs het fietspad van Soest naar Amersfoort, in de buurt van den esch met knobbelkankers. Er stonden hier esschen van verschillenden leeftijd, op wier takken in meerdere of mindere mate kankers te zien waren. Vooral die op de dikkere takken waren vaak overwald. In opvallend sterke mate was dit het geval bij een der dikkere boomen (stamdoorsnee ± 25 cM.). De andere vindplaats bevond zich dicht bij de Eem ter hoogte van het overzetveer. Hier stonden drie esschen bij elkaar, in wier kronen aan de dunnere takken enkele kankers voorkwamen. Op een van deze waren zeer rijkelijk peritheciën van *Nectria galligena* Bres. var. major. Wr. opgetreden.

Te Amsterdam in het IJbosch stond een boschje van jonge esschen, waarvan enkele kankers droegen. Op vele van deze vond ik weer de peritheciën van de genoemde *Nectria*-variëteit.

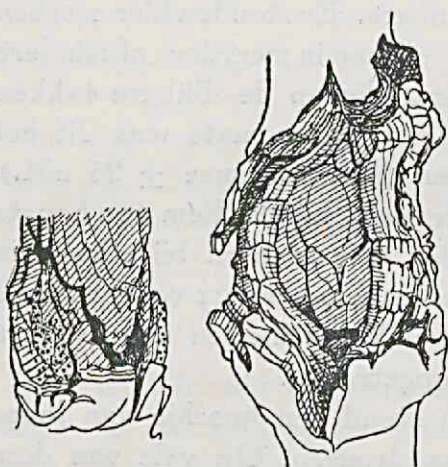
§ 3. MORPHOLOGIE.

Wat betreft het voorkomen van de door mij gevonden kankers doe ik het beste, met eerst het materiaal van het fietspad en van de Eem te beschrijven, daar dat uit het IJbosch hier wat van afwijkt.

De kankers van de beide eerste vindplaatsen hebben meestal een langwerpigen vorm, waarbij de lengte ongeveer $1\frac{1}{2}$ maal zoo groot is als de breedte. Dit gaat ook op voor vele jonge stadia op dunne takken, die op het eerste gezicht wel 2 tot 3 maal zoo lang als breed schijnen te zijn, doordat men van één zijde nooit de volle breedte van den kanker zien kan. Soms zijn de kankers werkelijk dubbel zoo lang als breed. Ik vond dit bij enkele kankers, die tot de langste van mijn materiaal behoorden, daar ze ± 5 c.M. lang waren. Juist deze vertoonden soms een neiging om van den symmetrisch elliptischen vorm af te wijken en een eenigszins spiraalsgewijs verloop aan te nemen. Een er van had een halve spiraalwinding om den tak gemaakt. Het was niet meer na te gaan of hier misschien ook twee kankers met elkaar versmolten waren.

In mindere mate vond ik kankers, die breeder dan lang waren; meestal waren ze dan overwald.

Een groot deel van de kankeroppervlakte wordt door het donkere, afgestorven hout ingenomen. Bij goed ontwikkelde



Figuur 17 en 18.

Nectriakanker. Eem.

Fig. 17 met veel peritheciën,

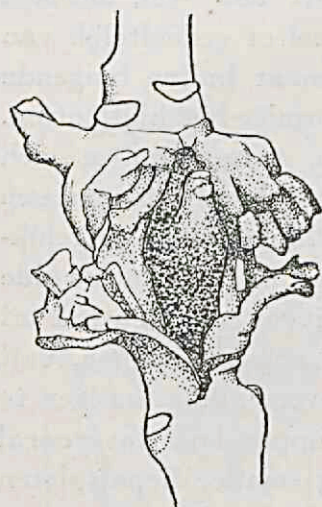
fig. 18 begint te overwallen.

Beide w. gr.

kankers op dunnere takken vertoont dit uiteraard zijdelings een sterke ronding en werkelijk is dan ook soms bijna het geheele houtlichaam van den tak ter plaatse blootgelegd. In het midden van het doode hout vindt men meestal een verhevenheid, die aan den bovenkant iets scheef of zelfs bijna horizontaal is afgesneden en naar beneden vloeiend uitloopt. Dit is een verbreding van het houtlichaam die men onder elken knop aantreft. Ongeveer met deze verhevenheid als middelpunt ziet men enkele elliptische zones op het blootliggende hout. Bij ieder van deze is het

hout iets dikker dan bij de meer naar binnen gelegene, zoodat er naar den rand van den kanker een flauw terrasgewijze opstijging plaats heeft. Deze zones staan in verband met den jaarlijkschen groei van den kanker. Zooals reeds gezegd, geeft Hartig ze op zijn afbeelding zeer duidelijk weer, hoewel in grooter aantal, dan ik ze aantrof. Bij den kanker, die peritheciën droeg (zie fig. 17), was de zone, volgende op de binnenste ellips, nog bedekt door een laag doode, zwart verkleurde schors, die naar binnen toe nog overal aansloot bij het hout, maar aan den buitenkant al op verschillende plaatsen hiervan had losgelaten, vooral aan den onderkant, waar ze ook was ingescheurd. Peritheciën waren ook op dezen schorskrans te vinden. De volgende zone werd weer door het blootliggende hout gevormd. Bij dezen kanker was dit zwartachtig en wat korrelig door schorsrestanten; werden deze verwijderd, dan was de kleur zwartachtig bruin. Ook bij andere kankers kan het doode hout zwartachtig en

ruw zijn en ook treft men er soms restanten van schorskransen op aan, vooral het onderste, afstaande, ingescheurde gedeelte. Ten slotte wordt het hout glad en grijsachtig.



Figuur 19.

Jonge Nectriakanker.

Soest.

Habitus: w. gr.

Om het doode hout is de schors in enkele groote lappen opengescheurd. Soms rusten deze nog nagenoeg op het hout, dan weer staan ze af en wel des te meer, naar mate de overwallingsrand, die zich onder hen ontwikkelt, dikker is. Aan hun buitenzijde zijn de schorslappen geel- of roodachtig verkleurd. In het laatste geval verschilt de tint niet veel van die der normale schors en is ook de overgang niet scherp. Het schijnt een soort overgangstint te zijn, die ook optreedt bij de jongste stadia. De geelachtig verkleurde schors is steeds duidelijk van de gezonde schors gescheiden en de grens is des te duidelijker, daar het verkleurde deel zich ter plaatse iets verdikt. Niet zelden is het echter eenigszins ingezonken; het duidelijkst is dit bij de jonge stadia. Op het verkleurde deel ziet men soms, evenwijdig met den kankerand, enkele rimpels of plooien. Hier kan wel direct meegedeeld worden, dat deze, evenals de lichte verdikking aan den rand van het verkleurde gedeelte, hun ontstaan danken aan kurklagen die zich er onder vormen.

Wanneer de schorslappen weinig afstaan, vormt zich tusschen hen en het doode hout een holte, die een gunstige plaats schijnt te zijn voor de ontwikkeling van peritheciën. Dit was althans zoo bij den eenigsten kanker uit het materiaal van de Eem, die peritheciën droeg. Ze waren hier het talrijkst aan de ruwe, zwartachtig verkleurde binnenzij der schorslappen; daarentegen traden ze op het hout weinig op en alleen daar, waar het nog met schorsresten bedekt was. Een meting van 50 ascosporen gaf als gemiddelde maat voor lengte en breedte: $17,5 \times 8 \mu$, terwijl Richter opgeeft voor *Nectria galligena* Bres. var. *major* Wr.: $18 \times 6.8 \mu$.

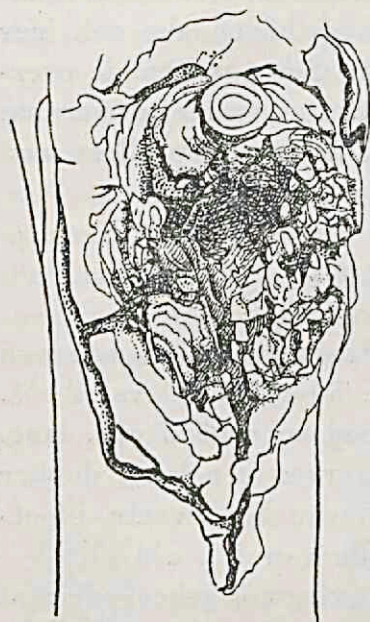
Bij vele kankers treden vroeger of later overwallingsranden op. Soms geschiedt dit gelijkmatig langs den heelen omtrek van het doode hout, dan weer voornamelijk aan de zijkanen, over korteren of langeren afstand. Het gebeurt ook wel, dat een overwallingsrand al vroeg afsterft en geheel of gedeeltelijk van het doode hout wordt afgelicht door de naar buiten buigende schors, waarop ze als een grijze, knobbelvormige lijst blijft zitten.

Als de overwallingsranden plat blijven, vereenigen ze zich spoedig geheel met elkaar; de sluiting geschiedt volgens een mediane lijn, of als de groei der overwallingsranden ongelijkmatig was, volgens een bochtige of scheeve lijn. De overwalde kanker steekt niet of weinig buiten het niveau van den tak uit en als de resten van den schorsrand ook nog verdwijnen, valt hij bijna niet meer op. Soms schijnt de overwalling lastiger te gaan en vormen zich knoesten met een oppervlak, dat vooral aan den rand knobbelig is. Vaak zijn nog smalle, diepe spleten zichtbaar, die dikwijls dwars verloop (zie fig. 24).

De jonge kankers trof ik, evenals de oude, bijna uitsluitend aan bij de vertakkingsplaatsen, op takken van verschillenden leeftijd, maar niet op 1-jarige. Het eerst treedt op een roodachtig verkleurde plek, langwerpig van vorm. Deze breidt zich zoowel onder als boven het bladlitteken uit en wordt langzamerhand meer geelachtig tot tenslotte de geheele oppervlakte die kleur heeft. Dan is de jonge kanker 2 à 3 cM. lang. Het verkleurde oppervlak is iets ingezonken ten opzichte van de omgevende schors. In het midden treedt al spoedig een overlangsche spleet op; niet zelden vormt zich ook een spleet aan den rand, soms vrijwel over den heelen omtrek van dezen. Zoowel de verkleurde schors van den kanker, als de gezonde er omheen nemen naar die spleet in dikte toe, waardoor het kankeroppervlak meer ingezonken schijnt, dan het in werkelijkheid is.

Er zijn echter ook jonge kankers, die nauwelijks langer dan een cM. zijn en van een rondachtigen vorm. De rand kan weer grootendeels door een spleet begrensd zijn. Op de mediane spleet volgt weldra een dwarse; midden in den kanker gaapt een ruitvormig gat en daar omheen welven zich 4 schorslappen. Als zich overwallingsranden in deze kankers vormen, gaan de lappen meer afstaan en steken tenslotte vleugelvormig links en

rechts van den tak uit (zie fig. 19). Dit heeft echter meer plaats bij kankers, die langwerpig van gedaante zijn. Ook bij deze jonge kankers kan de overwalling tot algeheele sluiting leiden.



Figuur 20.

Nectriakanker. IJbosch.

Habitus: w. gr.

Boven het afgesneden
zijtakje enkele peritheciën.

Nu nog enkele woorden over de kankers uit het IJbosch. Deze hadden een groveren bouw en konden grooter worden. Ik mat er een van 9 cM. lengte. Ook de jonge eschjes, waar ze op zaten, waren krachtig ontwikkeld. Vele kankers hadden zich gevormd bij een zijtakje, het zij aan den voet er van, of er om heen. Enkele vormden een bijna gesloten hoefijzer om het zijtakje, met de opening naar boven. Deze kankers waren rondachtig van vorm; die, welke zich even onder het zijtakje gevormd hadden, waren langwerpig, rond van boven en spits van onderen. De randen van den kanker waren veel dikker en ruwer dan bij de eerstbeschrevene, daarom leken de gaten dieper, dan ze in werkelijkheid waren. Soms bleven op het doode, bruine hout groote stukken schors zitten en bedekten dit

grootendeels. Er was dan geen scherpe afscheiding tusschen den rand en het centrum. De van buiten kratervormig oplopende rand was aan zijn basis plaatselijk ingescheurd, vooral aan de zijkanen. Ook verder op den rand vormden zich wel scheuren, die al of niet anastomoseerden en aan den rand een schilferig uiterlijk konden geven. De verkleuring van den schorsrand was maar op enkele plaatsen te zien, daar zoowel tak als kankers door een zwartachtig stof waren bedekt.

Op vele kankers trof ik peritheciën van *Nectria galligena* Bres. var. *major* Wr. aan, echter steeds $\pm$ verspreid, in kleinen getale. Ze zaten vooral aan de binnenzijde van den rand en op de schorsbrokken in het centrum; enkele kwamen echter voor

aan de buitenzijde van den rand, bij voorkeur langs de spleten. Gemiddeld waren de ascosporen $17,9 \mu$ lang, en 7μ breed, wat bijna geheel overeenkomt met de maten, die Richter opgeeft.

Hier en daar zag men onder den schorsrand, bruine, overlangs sch gegroefde overwallingsranden verschijnen, die ook hier het doode hout geheel konden bedekken. Soms waren de overwalde kankers slechts 1 à 2 cM. groot. Dan waren ze over hun geheele oppervlakte ruw en knobbelig, de grootere alleen aan den rand.

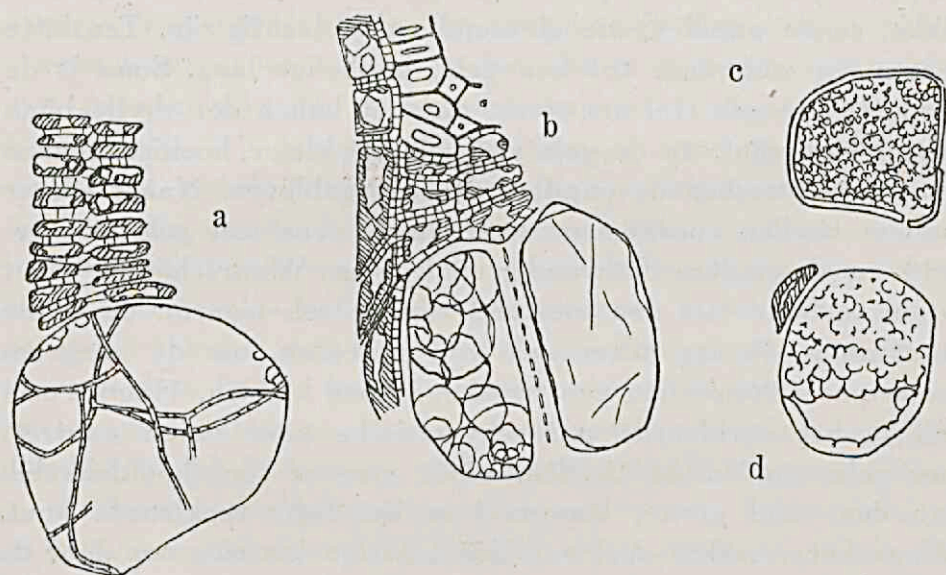
§ 4. ANATOMIE.

Ik zal beginnen met den bouw te beschrijven van een vrij grooten kanker uit het IJbosch, op een 5-jarigen tak van 2 cM. dikte. De kanker zelf was 2,5 cM. breed en ruim 3 cM. lang. Hij had zich gevormd om een zijtakje, waarvan een kort, donker stompje nog te zien was in het midden van het zwarte, blootliggende hout. Dit had hier een doorsnede van $1\frac{1}{2}$ cM.

Op dw. ds. bleek, dat de eerste jaarring nog geheel normaal was. Ook de 2e was geheel intact, maar verbreedde zich naar den kanker toe geleidelijk en bereikte onder dezen een dikte van 6 mM. Deze jaarring nam nog niet aan de vorming van de vrije kankeroppervlakte deel. De 3e jaarring was slechts ± 1 mM. dik en naar den kanker toe iets verbreed, waar ze schuin afgesneden eindigde, evenals de beide volgende. De 4e jaarring was slechts half zoo dik als de 3e, maar begon zich op 7 mM. van het kankeroppervlak aanzienlijk te verbreed en was daar nog iets dikker dan de 3e. De 5e jaarring tenslotte, was macroscopisch slechts een rij fijne gaatjes langs de schors, maar verdikte zich, ongeveer op dezelfde hoogte als de 4e, plotseling zoo sterk, dat hij nog dikker dan deze werd. De doode houtzones van de 3 laatste jaarringen waren nog grootendeels bedekt door een dun, zwart laagje doode schors. Het hout zelf was over geringe diepte donker roodbruin verkleurd, meer naar binnen toe werd die verkleuring veel lichter en hield op 2 à 3 mM. diepte op.

Reeds met het bloote oog, maar veel beter onder den micros-

coop, was te zien hoe de laatste jaarring zich in 3 zones splitste, waarvan de binnenste de breedste was. Elk dezer zones zag er als een echte jaarring uit. Ze waren onderling gescheiden door een strook parenchymatisch hout, iets dikker dan zich normaal in den herfst vormt. Deze strook was het dikst aan den buitenrand van de laatste zone, verdween geheel ter plaatse, waar de splitsing begon, maar nam naar het vrije kankeroppervlak toe bijna de geheele breedte van de zone in. Hetzelfde was het geval met de beide andere zones. De inhoud van de platte, parenchymatische houtcellen is bruin, onder het vrije kankeroppervlak zelfs roodbruin. Zij vormen de smalle, donkere strook, die macroscopisch aan de buitenzij van het verkleurde hout te zien is. Onder deze strook zet zich dan de verkleuring een eindweegs in het normale hout voort, doordat mergstraal- en



Figuur 21.

Nectriakanker, IJbosch.

- L. dsn. van het hout onder het kankerweefsel der schors. 340 $\times$.
- Vat met hyphen; er boven parenchymatisch hout, waarvan enkele cellen groote kristallen van Ca-oxalaat bezitten.
 - 2 vaten met thyllen; in de mergstraalcellen naast de houtvezels groote kristallen.
 - Thylle met verdikten wand, waarop zich papillen vormen.
 - Thylle, die grootendeels met gele stof is gevuld.

houtparenchymcellen een bruinen inhoud hebben. Van het smalle strookje schors op het doode hout zijn de afzonderlijke cellen bijna onkenbaar geworden door de sterke vulling met bruinen inhoud. Er zijn hyphen in te zien en soms vond ik er een perithecium van *Nectria* op.

In de vaten van het verkleurde hout ziet men hier en daar kleurlooze, dunne hyphen, soms ook groenachtig grijze. In andere vaten bovendien nog thyllen, die echter meestal maar klein zijn. Misschien staat dit in verband met het dooden van de aangrenzende parenchymcellen door de myceliumdraden. Als een vat geheel door thyllen gevuld is, ontbreken de hyphen meestal. De wand van de thyllen kan of dun zijn, of zich verdikken en geelachtig worden (zie fig. 21 c en d). Tevens wordt de wand dan breekbaarder. Binnen in de thylle gaan zich dan kleurlooze, druppelvormige lichaampjes afzetten. Later worden deze tot dikke, ronde papillen, die glanzend en geelachtig zijn. Tenslotte vereenigen zich deze tot een gele, bobbelige laag. Soms is de productie van gele stof zoo sterk, dat het lumen der thylle bijna geheel verdwijnt. In de gele stof zijn nog kleine, hoekige lacunen te zien, die tusschen de papillen zijn overgebleven. Naast elkaar kunnen thyllen voorkomen, waarvan de eene met gele stof gevuld en de andere dunwandig en leeg is. Waarschijnlijk staat dit in verband met den toestand van de cel, waaruit de thylle ontstaan is. Ik zag alleen gele stof optreden, als de aangrenzende parenchymcellen een bruinen inhoud hadden. Hoewel men ook in het verkleurde parenchymatische hout vaten aantreft met gele stof in de thyllen, vindt men ze toch hoofdzakelijk aan den rand ervan, verspreid in het licht verkleurde hout. Waar het verdikte deel van den laatsten jaarring nog door de schors bedekt is, treft men ook in vele vaten thyllen aan; bij het cambium vaak talrijke kleine, meer naar binnen toe weinige groote, wat trouwens meer de normale toestand is (zie fig. 21 b). In de thyllen treedt bijna geen gele stof meer op. Enkele vaten in de buitenste zone, dicht bij het cambium, blijken enkele kleurlooze hyphen te bevatten (zie fig. 21a). In verband met wat aangegeven wordt over de kleurbaarheid van gom in de vaten door phloroglucine en zoutzuur (zie Broekhuizen, 1929), moet ik hier mededeelen, dat de gele stof in de thyllen zich niet met dit

reagens kleurt, evenmin als de inhoud der aangrenzende parenchymcellen. Als de inhoud van een vat zich rood kleurde, was dit toe te schrijven aan een zwakke roode verkleuring van den wand der thyllen.

In overeenstemming met de verdikking van den laatsten jaar-ring, was ook de schors sterk in dikte toegenomen en vormde een overwallingsrand, die iets buiten het doode hout van den vorigen jaar-ring uitstak. Hij was hier 4 à 5 mM. dik en eindigde niet zuiver afgerond, maar bochtig, waardoor er van buiten enkele overlansche richels op te zien waren. Op de verdikte schors zaten enkele, door lichtgele kurklagen afgescheiden stukken donker verkleurd weefsel: resten van den overwallingsrand van het vorige jaar en deelen van de primaire schors.

De gezonde schors begint van bouw te veranderen, zoodra de laatste jaar-ring zich splitst. En wel beginnen dan in den aanwas van het laatste jaar aanvankelijk nog zwak verdikte sclerenchymgroepen op te treden, die in de onverdikte schors niet gevormd zijn. De sclerenchym laag wordt steeds dikker en is ten slotte $2 \times$ zoo dik als de primaire bastring en $4 \times$ zoo dik als de strook phloeem er binnen. Die breede strook splitst zich in een smalle buitenste en een breede binnenste en deze laatste splitst zich weer in een dunne buitenste en een breede binnenste strook, welke allengs overgaat in parenchymatisch gebouwd phloeem met hier en daar sclerenchymgroepen. Ongeveer op deze hoogte begint ook in het hout de breede zone van parenchymatisch hout. Nog verder treedt in de schors het sterk ontwikkelde phelloderm op. Dit bestaat uit radiaal gerangschikte, $\pm$ isodiametrische parenchymcellen met groote intercellulairen er tusschen. Het bevat talrijke steencellen, die soms afzonderlijk voorkomen, maar meestal in groote groepen optreden. Deze rondachtige, soms bijna 1 mM. lange sclerenchymmassa's zijn gemakkelijk met het bloote oog waar te nemen. In overeenstemming met de geweldige phelloderm-ontwikkeling bereikt ook de er mee corresponderende kurklaag een groote dikte.

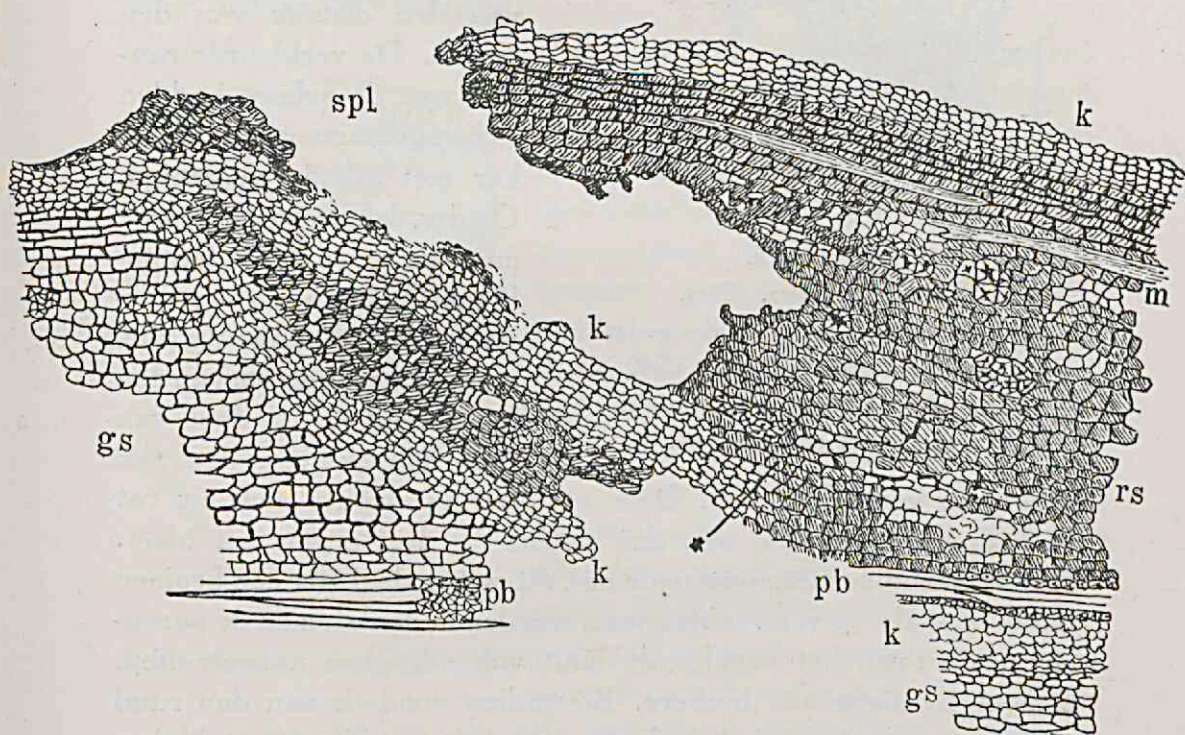
De overwallingsrand en een groot deel der verdikte schors waren roodbruin verkleurd. Deze verkleuring was het verst doorgedrongen in de binnenste lagen der schors. Weliswaar bleek zich bij microscopisch onderzoek aan den rand van het verkleurde

weefsel een kurklaag gevormd te hebben, maar juist bij het cambium strekte het zich als een breede tong er voor uit. Trouwens, de kurklaag was hier ook maar dun. Het mycelium (want dit is de oorzaak van de verkleuring) was er blijkbaar doorheengebroken. De roodbruine verkleuring hield op, waar het hout zijn parenchymatischen bouw verloor. Het mycelium bleek niet tot de uiterste grens van de verkleuring door te dringen, maar er enkele cellagen vandaan te blijven. Dan was het echter ook duidelijk in de cellen te zien. Verder op trad een groote, langwerpige holte in het weefsel op, die grootendeels met mycelium gevuld was en met het bloote oog zich als een lichte vlek voordeed. Het maakte den indruk, alsof het weefsel door sterke ontwikkeling van intercellulaire hyphen vaneengescheurd was. In een smal deel van de holte waren de van elkaar gescheiden cellen geheel intact en evenals alle cellen rond de holte bijna geheel met roodbruinen inhoud gevuld. Het pseudoparenchymatisch hyphenweefsel lag tegen de celwanden aan, zonder meer. In de wijdere deelen van de holte leek de overgang tusschen de schors en het zwamweefsel onscherp. Er traden hier in den bruinen celinhoud witte kanaaltjes op, die in aantal toenamen naar de holte toe, zoodat men ten slotte den indruk kreeg van een vlechtwerk van hyphen waarvan de tusschenruimten door bruine stof waren opgevuld. De wanden der cellen waren niet meer duidelijk te onderscheiden. Nadat door even koken met $\frac{1}{4}$ N. oplossing van KOH de bruine stof grootendeels verwijderd was, bleek dat ook hier de wanden nog geheel onaangestast waren, zelfs als ze dwars waren doorgescheurd. De roodbruine verkleuring van den celinhoud ten slotte, schijnt aan looistofgehalte toegeschreven te moeten worden, daar ze met FeCl_3 in een zwartachtige overgaat. Wat deze myceliummassa beduiden moet, weet ik niet. Misschien is het een stroma, waarop later peritheciën zouden ontstaan zijn. Voorzoover ik kon nagaan, communiceerde de holte niet met de oppervlakte, was hier zelfs een heel eind van verwijderd. Bij andere kankers vond ik smalle myceliumplaten onder en tusschen het collenchym (zie fig. 22). Van deze gingen peritheciën uit.

Op l. dsn. bleek, dat ook aan de bovenzijde van den kanker de schors een overwallingsrand gevormd had. Hier had echter

ook het hout er aan deelgenomen en stak tongvormig er in uit. Zooals bij alle houtige overwallingsranden, was ook hier de bouw ervan aanvankelijk totaal afwijkend van dien van het normale hout; bestond n.l. uit dikwandige en sterk gestippelde steencellen, die naar het cambium toe iets in de lengte gerekt waren. In vele dezer cellen werden groote kristallen van Ca-oxalaat aangetroffen, meest slechts 1 in een cel, verder zetmeel.

Aan de basis van den overwallingsrand was een donkere vlek, gevormd door sterk verkleurde gedeelten van hout en schors van den overwallingsrand en van het aangetaste, overwalde hout. Duidelijk was te zien, hoe vanuit dat overwalde hout



Figuur 22.

Nectriakanker, Eem. Jong stadium. L. dsn.: 60 X.

spl: spleet aan den rand van den kanker.

k: kurklaag.

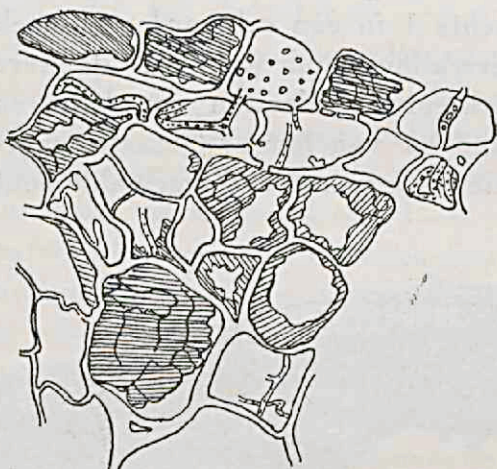
rs: roodbruin verkleurde schors.

m: myceliumplaat onder het collenchym.

pb: primaire bastring.

gs: gezonde schors.

het mycelium in de schors der overwallingsrand doordrong. Het was hierin al een heel eind doorgedrongen, zonder dat zich nog een kurklaag gevormd had. Ook in de vaten van het meer normaal gebouwde hout van den overwallingsrand waren al hyphen te zien.



Figuur 23.

Nectriakanker. Eem.

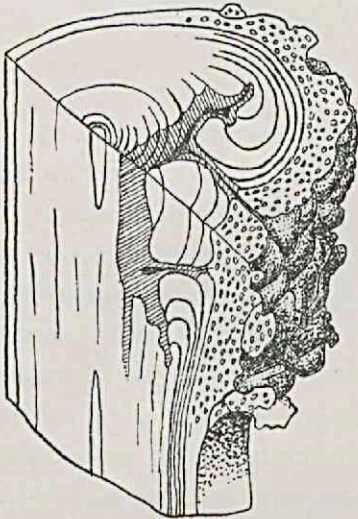
Het met een * aangeduide gedeelte van fig. 22 sterker vergroot ($340\times$).

In vele cellen mycelium; links onderaan een kurkeel.

Vervolgens onderzocht ik den eenigsten kanker uit het materiaal van den Eem, die peritheciën droeg. Deze zat op een 4-jarigen tak en was 5 cM. lang. Het afgestorven hout nam $\frac{3}{4}$ deel van den omtrek van den tak in. De verkleurde randen van de schors hadden zich rugwaarts van den kanker met elkaar vereenigd. Op dw. dsn. werd het groote merg omgeven door den gelijkmatig, hoewel zwak ontwikkelden 1^{en} jaarring, die, rondom het centrum van den kanker, over $\frac{1}{3}$ deel van den omtrek van den tak

grijsbruin verkleurd was. Deze verkleuring strekte zich uit tot in het merg en wel zoo, dat slechts $\frac{1}{3}$ deel ervan wit bleef. Het dikwandige merg omringde ook dit witte deel als een bruinen band. Zooals te verwachten was, werden in de vaten en de parenchymcellen van het verkleurde hout volop hyphen aangetroffen, zoowel hyaliene als donkere. Bovendien vond ik aan den rand ervan, ingezonken in het hout, enkele pykniden met kleine, kleurlooze sporen, waarschijnlijk van een Phoma-soort. De 2^e jaarring was begonnen zich te ontwikkelen, ongeveer waar de verkleuring in den eersten ophield en was nog minder dik dan deze. Tot op eenigen afstand van het verkleurde deel van den 1^{en} jaarring was ook de 2^e geheel verkleurd, verderop alleen in de buitenste lagen. Nadat deze jaarring gevormd was, doodde het mycelium weer een groot deel van het cambium en bleef

dit nog slechts over $\frac{1}{4}$ deel van den omtrek intact. De houtaanwas over dit gedeelte was in het 3^e jaar vrij sterk en ook de schors nam vrij aanzienlijk in dikte toe en vormde een iets over het doode hout uitstekenden overwallingsrand. Van het 3^e op het 4^e jaar werd het cambium ten slotte rondom door het mycelium gedood. De dikke laag schors, die uiteraard aan de rugzijde van den kanker vast bleef zitten, was geheel zwart-achtig bruin verkleurd; het aangrenzende hout eveneens, aanvankelijk over geringe diepte, maar naar het blootliggende hout toe tot 1 mM. diep. Ondanks het rondom afsterven van het cambium ter plaatse van den kanker was het boven den kanker gelegen stuk van den tak nog levend en toonde een, weliswaar zeer dunnen, 4^{en} jaarring.



Figuur 24.

Overwalde Nectriakanker.

Soest.

L. en dw. dsn.: w. gr.

Ten slotte onderzocht ik nog een grooten, overwalden kanker uit Soest. Deze was 5 cM. lang en 8 cM. breed. Bijna het geheele oppervlak was knobbelig-ruw. Behalve een diepe dwarsspleet, die bijna over de heele breedte van den kanker heenliep, waren er nog verschillende kleinere. Op l. dsn. bleek, dat de aantasting had plaats gegrepen, nadat de 7^e jaar-ring volledig ontwikkeld was. 5 Jaar lang vergrootte zich de kanker; het blootliggende hout was ten slotte 4 cM. lang en 3 cM. breed. Hoewel reeds in de laatste 2 jaren kleine overwallingsranden waren gevormd, vooral aan de zijkanen, trad echter de definitieve overwalling pas 5 jaar geleden op. Zoowel op l. dsn., als op

dw. dsn. waren in de overwallingsmassa 3 diepe, nog niet gesloten spleten te zien. Het oorspronkelijk blootliggende hout was $\pm$ 3 mM. diep grijs-bruin verkleurd, naar den rand toe over geringere diepte. Dat verkleurde hout strekte zich boogvormig onder den kanker uit en wel zoo dat als men het zich verlengd dacht, het juist den uitwendig zichtbaren rand van den kanker

zou treffen. Van uit het middelste deel van het bruine hout liep de verkleuring naar boven en naar beneden een eindweegs door.

De schors van de overwallingsranden was 3 à 4 mM. dik, maar bereikte in de knobbels een dikte van 7 mM. Dit, terwijl de schors tegenover den kanker 1 mM. dik was! Werd de schors dikker dan 4 mM., dan begonnen zich dikke kurklagen te vormen, die een zeer bochtig verloop hadden. In die dikke schors wemelde het van groote, grijze sclerenchymmassa's. Al het schorsweefsel, dat door de kurklagen werd buitengesloten, had een egaal bruine kleur; van knobbelkankerweefsel was nergens sprake.

HOOFDSTUK IV

SLOTBESCHOUWINGEN

§ 1. OVER DE VRAAG OF DE INGEZONKEN KANKERS DOOR EEN GECOMBINEERD OPTREDEN VAN DE BACTERIE EN NECTRIA TOT STAND KOMEN.

De waarnemingen, op de standplaats zelf gemaakt, deden dit niet erg waarschijnlijk lijken. In de Boschjes van Poot heb ik nooit echte Nectriakankers gevonden en evenmin heb ik op de daar aanwezige kankers Nectriaperitheciën aangetroffen. Hetzelfde geldt voor de kankeressen in het Vondelpark te Amsterdam. Weliswaar vond ik Nectriakankers in het IJbosch, maar dit is een heel eind van het Vondelpark verwijderd en ook waren vele van de ingezonken kankers zeker veel vroeger ontstaan dan de Nectriakankers in kwestie, die alle op jonge eschjes zaten. Langs het fietspad van Soest naar Amersfoort stonden echter esschen met beide kankersoorten betrekkelijk dicht in de buurt van elkaar. Zooals reeds gezegd, werden op verschillende kankers van den knobbelkankerboom inderdaad secundaire Nectria-infecties geconstateerd. Op den boom met ingezonken kankers van deze standplaats werden echter geen Nectria-peritheciën aangetroffen, althans niet van de op esschenkankers gespecialiseerde variëteit van *Nectria galligena*.

Ook het anatomisch onderzoek verschaft geen steun aan de hierboven opgeworpen veronderstelling. Wel waren in de holten van het kankerweefsel van de ingezonken kankers steeds kleurloze hyphen te vinden en naar het scheen in grootere hoeveel-

heid dan bij de knobbelkankers. De hyphen ontbraken echter in het parenchym om de holten; traden evenwel meer buitenwaarts ook hierin op. Men zou verwachten dat, evenals bij de echte Nectriakankers er volop intracellulaire hyphen aanwezig zouden zijn. Het is op het oog niet uit te maken of de waargenomen hyphen, al of niet van een Nectriasoort zijn; evenmin kan men zoo bepalen in hoever die hyphen betrokken zijn bij het afsterven van het cambium.

In ieder geval is het wel opmerkelijk, dat de ingezonken, zoowel als de knoestige kankers steeds tot bepaalde boomen beperkt zijn, wat veeleer de gedachte doet opkomen, dat de eene boom anders op den aanval van den parasiet reageert dan de andere.

§ 2. INVLOED VAN DEN BODEM.

In het algemeen literatuuroverzicht werd al terloops melding gemaakt van de opmerkingen van Ratzeburg en Geyr hieromtrent: de eerstgenoemde constateert een optreden op zwaren grond, de laatste vindt, dat kanker op zeer uiteenlopende grondsoorten kan optreden. Dit kan ik uit eigen ervaring bevestigen. Op alle vindplaatsen werden naast zieke ook gezonde boomen aangetroffen. Ook vond ik vaak boomen met ingezonken en zulke met knoestige kankers in elkaars onmiddellijke nabijheid. Uit dit alles volgt, dat de invloed van den bodem op het optreden van kanker zoowel als op den vorm van deze, niet groot kan zijn. Ook in deze richting is nog heel wat experimenteel werk te verrichten.



Figuur 1.

Treuresch met ingezonken kankers.
Baarn.



Figuur 2.

Stam met ingezonken kankers.
Boschjes van Poot.



Figuur 3.

Stam met knobbelskankers.
Boschjes van Poot.



Figuur 4.

Stam met ingezonken kankers.
Boschjes van Poot.

ZUSAMMENFASSUNG.

Aus einer Nachforschung der einschlägigen Literatur ging hervor, dass es wahrscheinlich zwei Krebsarten auf der Esche gibt. Angeblich wird die eine von einem Bakterium hervorgerufen, welches sich in groszen Massen in Rindenlücken vorfindet. Die andere Krebsart wird wahrscheinlich von *Nectria galligena* Bres. var. *major* Wr. verursacht.

Meine Untersuchungen, die sich auf eine grosze Menge von Material verschiedener Herkunft beziehen, führten mich zu demselben Schlusse. Auch darunter ergab es zweierlei Formen von Krebs. Für den „bakteriellen“ Eschenkrebs galt dabei als wichtigstes Kriterium die Anwesenheit von mit Bakterien gefüllten Lücken in der Rinde. Diese fehlten den *Nectriakrebsen* immer.

Es zeigte sich, dass man bei dem „Bakterienkrebs“ noch verschiedene Typen unterscheiden konnte, welche sich zu drei Gruppen ordnen liessen, nämlich:

1e Warzenkrebse,

2e Eingesunkene Krebse,

3e Uebergangsformen zwischen diesen Typen.

Warzenkrebse haben die Form von Knoten, deren ganze Oberfläche mit Warzen besetzt ist. Je nach der Grösze dieser Warzen sind hier noch zwei Typen zu unterscheiden.

Die eingesunkenen Krebse sehen ganz anders aus. Es sind Löcher im Holze, welche von einem lappig-zerrissenen Rindenrande umgeben sind. Die Löcher haben eine wechselnde Tiefe; meistens ist ihre Form rundlich, bisweilen aber sehr stark in der Länge gedehnt.

Bei den Uebergangsformen hat man einerseits eingesunkene Krebse, deren Seiten anfangen warzenkrebsartig zu werden,

andererseits solche, die zwar auch eingesunken sind, aber eine grössere Ueberwallungsneigung zeigen, sodass Formen entstehen können, die den Warzenkrebsen sehr ähnlich sind.

Der Bau der Nectriakrebse ist mehr einförmig. Sie entstehen als eine eingesunkene Stelle. Die Ueberwallungen, die hierüber hervorragen, bekommen häufig eine warzige Oberfläche, sodass sie den Warzenkrebsen etwas ähnlich werden. Nicht selten fand ich auf den Nectriakrebsen Perithezien von *Nectria galligena* Bres. var. *major* Wr.

Was die Verbreitung der Krebse anbelangt, die „Bakterienkrebse“ kommen sowohl auf dem Stamm, wie auf den Aesten vor, während die Nectriakrebse nur bei ganz jungen Bäumchen auch auf dem Stamm gefunden werden.

Man findet die knotigen und die eingesunkenen „Bakterienkrebse“ nie zusammen auf demselben Baum, ungeachtet der Tatsache, dass Bäume mit Warzenkrebsen in der unmittelbaren Umgebung von solchen mit eingesunkenen Krebsen angetroffen werden können.

Es ist fraglich, in wie weit die eingesunkenen Krebse als Warzenkrebse, die sekundär mit *Nectria* infiziert sind, betrachtet werden können. Beweise für diese Behauptung habe ich nicht bringen können. Wohl habe ich Warzenkrebse sekundär mit *Nectria* infiziert gefunden.

Es kommt mir vor, dass der eine Baum ganz anders auf den Befall des Bakteriums oder der *Nectria* reagiert als der andere und dass dadurch die Unterschiede zwischen den verschiedenen Typen hervorgerufen werden.

Bei den Warzenkrebsen besteht die erkrankte Rinde hauptsächlich aus braun verfärbtes Krebsgewebe, innerhalb desselben nur ein schmaler Streifen gesunder Rinde übrig bleibt.

Bei den eingesunkenen Krebsen ist das eigentliche Krebsgewebe auf den innersten Schichten der Rinde des Krebsrandes beschränkt. Im erkrankten Gewebe findet man viele Korkschichten, welche ungefähr parallel mit dem Cambium verlaufen und häufig schon mit dem bloßen Auge als helle Linien zu sehen sind. Zwischen den Korkschichten findet man Lücken, welche mit einem Bakterien Schleim gefüllt sind. Nicht selten enthalten sie auch Myzelfäden, obwohl diese gerade in den jüngsten Lücken

meistens fehlen. Bisweilen begegnet man in einer Lücke eine Kristallmasse, die wahrscheinlich aus Nadeln von Ca-oxalat besteht und mit dem bloßen Auge als ein feines, weisses Pünktchen wahrnehmbar ist. Der Inhalt der ursprünglichen Rindenzellen im Krebsgewebe besteht aus einem oder mehreren Körpern von einer gelbbraunen Farbe; nach der Seite der Korkschichten hin werden sie immer zahlreicher, während hier auch in zunehmender Masse bestimmte tropfenförmige Körper auftreten, besonders in den jungen Korkzellen.

Innerhalb des Krebsgewebes wird der Bau der Rinde mehr parenchymatisch und das Sklerenchym verschwindet bisweilen gänzlich.

Die Interzellularen der Rindenstreifen unmittelbar innerhalb der jüngsten Korkschicht sind meistens ganz oder teilweise mit einem gelben Stoff gefüllt; im letzten Fall scheinen sie auch häufig Bakterien zu enthalten.

Um diese Interzellularen herum reagiert das Gewebe in den angrenzenden Zellen mit Korkbildung. Weil diese nicht überall gleichzeitig auftritt oder nicht mit derselben Intensität verläuft, treten Spannungen in den Geweben auf, sodass diese an verschiedenen Stellen zerreißen.

Diese mechanische Erklärung vom Entstehen der Bakterienlücken steht, soweit ich sehe, mit allen beobachteten Tatsachen im Einklang. Noack scheint mehr an einer Art Verschleimungsprozess zu denken, dass zum Stillstand kommt bei den Korkschichten und dem Sklerenchym.

Das stark verdickte Holz unterhalb der wucherenden Rinde ist bräunlich und matt; die Jahresringe werden durch eine braune Linie von einander getrennt. Wenn das Cambium vom Parasiten stellenweise getötet wird, findet Ueberwallung statt. Nicht immer schliesst sich die Wunde völlig und dann können radiale Risse entstehen, welche zugleich mit dem Krebs grösser werden. Von einer Einwucherung des Parasiten im Holze, wie Noack behauptet, ist meines Erachtens keine Rede.

Über die Anatomie des Nectriakrebses ist nicht viel zu sagen: die kranke Rinde zeigt durchaus das Bild eines Pilzangriffes. Auffallend ist die rotbraune Farbe der kranken Rinde, die vielleicht im Zusammenhang mit dem groszen Gerbstoffgehalt

der Zellen steht. Bisweilen fand ich Lücken in der Rinde, die ganz mit Hyphen gefüllt waren und worauf sich, in einer oberflächliche Lage, mitunter Perithezien sich bildeten. Im Holze unter der kranken Rinde fand ich in den Gefäßen farblose Hyphen.

Zum Schluss noch etwas über die Nomenklatur der Krebse. Der Nectriakrebs ist ein wirklicher Krebs im Sinne von Appel und Westerdijk. Bei den „bakteriellen“ Krebsen scheint mehr Vorsicht geboten. Ich meine jedoch dass auch hier periodisch Ueberwallung stattfindet und dass die groszen Unterschiede zwischen den Warzenkrebsen und den eingesunkenen Krebsen lediglich zurückzuführen sind auf eine verschieden grosze Ueberwallungsintensität, sodass man auch diese Gebilde als echte Krebse ansprechen kann.

Angesichts der Möglichkeit, dass spätere Untersuchungen zeigen werden, dass die Warzenkrebse und die eingesunkenen Krebse wirklich derselben Ursache zuzuschreiben sind, kommt es mir am besten vor den Namen „Eschenrindenrosen“ ganz fallen zu lassen, da man mit diesem Namen monocentrische, mehr oder weniger eingesunkenen Krebse bezeichnet hat und er für die Warzenkrebse gar nicht anwendbar ist.

LITERATUURLIJST

- APPEL, O. en JOH. WESTERDIJK, Die Gruppierung der durch Pilze hervorgerufenen Krankheiten.
1919, Zeitschr. f. Pfl. Kr., Band XXIX, pag. 176—186.
- BROEKHUIZEN, S., Wondreaksies van hout. Dissertatie.
1929.
- ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. Bd. II.
pag. 500 en 501.
1923.
- EVERTS, E. Coleoptera Neerlandica, Deel II, pag. 744.
1903.
- GEYR, H. Baron, Eschenrindenrosen.
1924, Festschrift zur Feier der Einführung der neuen Hochschulverfassung an der seitherigen Forstakademie Hann. Münden, pag. 16—20.
- HARTIG, R., Nectria ditissima, der Krebspilz der Laubholzbäume.
1880, Unters. a. d. forstbot. Institut zu München, pag. 109—125.
- * HENSCHEL, G. A. O., Die Rindenrosen der Esche und Hylesinus fraxini.
1880, Centr. bl. f. d. ges. Forstw., pag. 514.
- * HESZ, R., Über den Eschenkrebs.
1895, Centr. bl. f. d. ges. Forstw., pag. 287.
- JUDEICH, J. F. und H. NITSCHKE, Lehrb. d. mitteleur. Forstinsekten, Band I, pag. 477 en 480.
1895.
- * KNOCH, E., Beitr. z. Generationsfr. d. Borkenkäfer.
1904, Forstw. Centralbl., pag. 324.

- MORITZ, O., Studien über Nectriakrebs.
1930, Zeitsch. f. Pfl. Kr., 40, pag. 251—261.
- NOACK, F., Der Eschenkrebs, eine Bakterienkrankheit.
1893, Zeitschr. f. Pfl. Kr., 3, pag. 193—198.
- *NÖRDLINGER, Nachtrag z. Ratzeburgs Forstins.
1848, Entomol. Zeit., pag. 225.
- *NÖRDLINGER, Nachträge zu Ratzeburgs Forstinsekten.
1856.
- *PFEIL, W., Mancherlei. Hylesinus fraxini. Fabr.
1838, Krit. Blätter, pag. 187.
- RATZEBURG, J. T. C., Die Forstinsekten, 1e Teil, pag. 183.
1839.
- RATZEBURG, J. T. C., Die Waldverderbnis, band II, pag.
274—275.
1868.
- RICHTER, H., Die wichtigsten holzbewohnenden Nectrien aus
der Gruppe der Krebserreger.
1928, Zeitschr. f. Par. Kunde, Band I, pag. 24—75.
- SMITH, Cl. O., Pathogenicity of the olive-knot organism on
hosts related to the olive.
1922, Phytopathology, XII, pag. 271—278.
- SMITH, E. F., Recent studies of the olive-tubercle organism.
1908, U. S. Dep. of Agric., Bureau of Plant Ind.,
Bull. 131, part IV.
- SMITH, E. F., Bacterial diseases of plants, pag. 393—394.
1920.
- STAPP, C. in: Handb. d. Pfl. Kr., Bd. II, 1e Teil, 5e druk,
pag. 218—220.
1928.
- VUILLEMIN, P., Deuxième notice sur les travaux scienti-
fiques, Nancy. 42 pag's.
1895.
- VUILLEMIN, P., Quelques champignons arboricoles nouveaux
ou peu connus.
1896, Bull. Soc. Myc. France, 12, pag. 41.
- VUILLEMIN, P., Traité sur la pathologie végétale de prof.
Bouchard.
1896.

- WEESE, J., Studien über Nectriaceën, 1e Mitt.
1912, Zeitschr. f. Gärungsphys., Bd. I, Heft 2, pag.
126—155.
- WEESE, J., Mycologische und phytopathologische Mitteil-
ungen.
1920, Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. XXXVII,
pag. 520—527.
- WILTSHIRE, S. P., Studies on the apple canker fungus. I
Leafscar infection.
1921, Ann. of appl. Biol. Vol. VIII, pag. 182—192.

De met een * gemerkte literatuurnummers waren mij niet
toegankelijk.

STELLINGEN

I.

Het verdient geen aanbeveling om de termen *aecidium* en *pycnidium* te vervangen door *aecidiosorus* en *pycniosorus*.

Cunningham, New Zealand Journal
of Science and Technology, 1930.

II.

Het is mogelijk, dat het verloren gaan van de virulentie en andere eigenschappen bij lang in cultuur zijnde schimmels, is toe te schrijven aan het optreden van verliesmutaties.

Stakman e. a., Minnesota, Techn. Bull. 65.

III.

Necrose van het phloeem in de aardappelplant is niet tot bladrolzieke planten beperkt.

IV.

De kritiek, die Oppenheimer levert op de metingen van de zuigkracht bij plantencellen door Ursprung en Blum, is alleszins juist.

V.

De assimilatie van vrije N_2 door groene wieren is niet aangetoond.

Bristol en Page, Ann. of appl. Biol. 1923.

VI.

Het optreden van een poreus hymenium bij de Basidiomyceten is een polyphyletisch kenmerk.

VII.

De voorouders der Tunicaten waren slechts onvolledig gesegmenteerd.

VIII.

Het verband tusschen de functie van de contractile vacuole bij Protisten en de osmotische eigenschappen van het milieu is niet voldoende aangetoond.

