



Pathologische veranderingen in het phloem

<https://hdl.handle.net/1874/309213>

A. g. 192.1932

PATHOLOGISCHE VERANDERINGEN
IN HET PHLOEEM

HERMA PLANTENGA

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT

PATHOLOGISCHE VERANDERINGEN
IN HET PHLOEEM

PATHOLOGISCHE VERANDERINGEN IN HET PHLOEEM

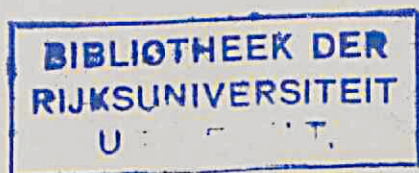
PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS
Dr. L. S. ORNSTEIN, HOOGLEERAAR IN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-
KUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG
4 JULI 1932 DES NAMIDDAGS TE TWEE UUR

DOOR

MARIA HERMANA
JOHANNA PLANTENGA
GEBOREN TE 's GRAVENHAGE

BAARN — N. V. HOLLANDIA-DRUKKERIJ — 1932



AAN MIJN OUDERS

Gaarne wil ik dit proefschrift, zijnde het slotaccoord eener universitaire symphonie, laten vooraf gaan door een woord van welgemeenden dank aan allen, die tot de vorming van het wetenschappelijk deel dezer compositie hebben bijgedragen.

Allereerst tot U, Hooggeleerde *Westerdijk*, Hooggeachte Promotor, richt ik mijn oprechten dank voor uw warme belangstelling en de vele raadgevingen, waartoe ik U steeds bereid mocht vinden en welke voor mij een zoo groote steun zijn geweest. Een buitengewoon voorrecht acht ik het onder uw leiding een slotaccoord te mogen samenstellen.

In mijn nu aan te vangen phytopathologische loopbaan, hoop ik ook tot uw tevredenheid op de door U gelegde grondslagen te kunnen voortbouwen.

U, Hooggeleerde *Went*, ben ik zeer dankbaar voor de wijze waarop U mij inleidde tot de problemen der physiologische botanie, waartoe ik mij zoozeer voelde aangetrokken.

Hooggeleerde *Pulle*, dat ik van uw kennis der Nederlandsche flora mocht profiteeren, zal mij steeds van groote beteekenis blijven.

Met genoegen denk ik terug aan de excursies, welke U op zoo bijzondere wijze weet te leiden.

De herinnering aan den tijd, dat ik in het laboratorium van U Hooggeleerde *Jordan*, heb mogen werken, vervult mij met een gevoel van groote dankbaarheid. Uw inzicht en voorlichting waren mij daarbij van groote waarde.

Zoo ook U, Hooggeleerde *Nierstrasz*, wil ik mijn dank betuigen. Uw boeiende colleges zullen mij steeds in heldere herinnering blijven.

Zeergeleerde van *Asperen de Boer*, U ben ik zeer erkentelijk voor de mij verleende hulp.

Zeergeachte Van *Luijk*, nimmer tevergeefs riep ik uw hulp in. Voor uw groote bereidwilligheid ben ik U veel dank verschuldigd.

Het Bestuur van de Stichting „*Willie Commelin Scholten*” ben ik zeer erkentelijk voor de gastvrijheid welke ik in haar laboratorium heb mogen genieten.

INHOUD

	blz.
INLEIDING	1
LITERATUUROVERZICHT	4
BESCHRIJVING DER PROEVEN EN RESULTATEN	
§ 1. <i>Fagus sylvatica</i>	14
a. Verwondingen	15
b. Infecties	27
c. Injecties	41
§ 2. <i>Tilia europaea</i>	46
a. Verwondingen	46
b. Infecties	52
c. Injecties	55
§ 3. <i>Solanum Lycopersicum</i>	58
a. Physiologische proeven	60
b. Verwondingen	61
c. Infecties	62
d. Injecties	69
§ 4. <i>Phlox suffruticosa</i>	70
a. Verwondingen	72
b. Infecties	74
§ 5. <i>Coffea arabica</i>	75
a. Verwondingen	76
§ 6. <i>Vitis gongyloides</i>	78
a. Verwondingen	79
BESPREKING DER RESULTATEN	
§ 1. Zwelling van celwanden	83
§ 2. Vergomming en andere reacties van celwand en celinhoud	91
§ 3. Wondbast	97
DISCUSSION	99
LITERATUUR	104

INLEIDING.

Het doel van mijn onderzoek was, bij eenige planten na te gaan in hoeverre, door verschillende invloeden, ziekelijke veranderingen in het phloem kunnen optreden.

In Suriname wordt sinds 1900 een ziekte waargenomen in vele koffieplanten, waarbij het phloem van wortels en stambasis bleek te vergommen.

Bij het onderzoek naar de oorzaak van deze zeefvatenziekte der koffie nu was opnieuw gebleken hoe weinig er bekend was over de veranderingen, welke in het phloem kunnen optreden.

Bij mijn onderzoek werd in het bijzonder de aandacht geschonken aan het jonge, functioneerende phloem, aangezien immers juist deze phloemelementen van zoo groot belang zijn voor de plant. Tenzij anders vermeld, zal in de volgende hoofdstukken dan ook steeds met het woord phloem dit functioneerende deel bedoeld worden.

Bovendien werd alleen het phloem van de stengels of takken der planten onderzocht en niet van de wortels of bladeren.

Zoowel boomen als kruidachtige planten werden voor het onderzoek gebruikt.

Een vergelijk tusschen *Fagus sylvatica* en *Tilia europaea* leek zeer geschikt wegens de zoo uiteenlopende samenstelling der bast. Ook *Phlox suffruticosa* en *Vitis gongyloides* bleken goede proefplanten te zijn door de sterke reactie van de zeefvaten op allerlei invloeden. Verder werden veranderingen in het phloem van de bicollaterale vaatbundels van *Solanum Lycopersicum* nagegaan en tenslotte, in verband met de aanleiding der proeven, kwam *Coffea arabica* in aanmerking.

Teneinde dan ziekelijke veranderingen in het phloem van deze planten teweeg te brengen, werden de takken resp. stengels ver-

wond, of wel geïnfecteerd met een schimmel of wel geïnjicieerd met meer of minder sterke chemische oplossingen, met stofwisselingsproducten van een schimmel of met een virus.

Tenslotte werden met *Solanum lycopersicum* nog eenige physiologische proeven gedaan met het doel een storing teweeg te brengen in het voedseltransport, welke door het phloem plaats vindt.

De gebruikte schimmels werden alle verkregen uit het Centraal Bureau voor Schimmelcultures te Baarn.

Teneinde de eventuele phloemveranderingen, door elk dezer verschillende invloeden veroorzaakt, na te gaan, werden van de behandelde takken, resp. stengels met een scheermes microscopische doorsneden gemaakt.

Voor het maken dezer coupes gebruikte ik steeds levend materiaal.

De resultaten der proeven werden vastgelegd in ongeveer 750 „Dauerpraeparate”, zoodat ook naderhand de verschillende, in het phloem opgetreden, veranderingen nog met elkaar te vergelijken waren. Deze „Dauerpraeparate” werden verkregen door de coupes, die in water bekeken waren, in een weinig gesmolten glycerinegelatine te brengen.

De veranderingen, welke bij de verschillende proeven waargenomen werden in het phloem, zijn grootendeels samen te vatten onder het begrip phloemnecrose (zie pag. 9 lit. ov.).

Bij de beschrijving en bespreking der resultaten heb ik echter steeds de verschillende optredende verschijnselen afzonderlijk genoemd en behandeld.

In de eerste plaats heb ik mijn aandacht geschonken aan de, bij deze necrose veelal optredende, celwandverdickingen en weefselvergomming.

Aangezien in de meeste gevallen de vergomde celwand en vergomde protoplast duidelijk van elkaar waren te onderscheiden, zullen deze gommassa's beschreven worden resp. als wandgom en protoplastgom.

Verder zal het voorkomen van zetmeel of van kristallen van calciumoxalaat alleen dan vermeld worden, wanneer ten opzichte dezer stoffen quantitative of kwalitatieve veranderingen konden worden vastgesteld.

Eveneens zal eventueel gevormd wondweefsel, in het bijzonder

wondbast in de beschrijving en bespreking van de resultaten der proeven worden opgenomen.

Aangezien bij het onderzoek al spoedig bleek, dat al deze genoemde verschijnselen op de meest duidelijke wijze aan dwarsdoorsneden waren te constateeren, heb ik mij grootendeels tot deze dwarscoupes beperkt. Slechts nu en dan werden ter contrôle lengtedoorsneden gemaakt.

LITERATUUROVERZICHT

Bij de beschrijving van veranderingen in het phloem is de term phloemnecrose voor het eerst gebruikt door *Quanjér* (47) in 1913. Deze phloemnecrose trad op in de stengels van bladrolzieke aardappelplanten en was door *Quanjér* reeds in 1908 waargenomen. De phloemstrengen in de zieke stengels waren zoozeer geschrompeld, dat de wanden en lumina van zeefvaten en begeleidende cellen niet meer afzonderlijk waren waar te nemen. De zeefvaten en begeleidende cellen vat *Quanjér* samen onder den naam phloem, aangezien de phloemparenchymcellen niet aan de schrompeling onderhevig waren (l.c. pag. 50). Bij een gedeeltelijke necrose van een phloemstreng was steeds het oudste, dus het resp. aan de extraxylaire- en intraxylaire sklerenchymvezels grenzende deel der extraxylaire- en intraxylaire phloemstrengen aangetast. De geel verkleurde celwanden in de necrotische phloemstrengen waren verhout, zooals o.a. bleek uit de behandeling der doorsneden met phloroglucine en zoutzuur.

De schrompeling der aangetaste phloemstrengen veroorzaakte deelingen in de omgevende, gerekte parenchymcellen, waardoor een straalvormig parenchymweefsel ontstond.

Bij het enten van stengeltoppen van bladrolzieke aardappelplanten op gezonde tomatenplanten bleek, dat deze tomatenplanten niet door het virus werden aangetast, *Quanjér* 1916 (48) pag. 35. Eenige phloemelementen waren samengedrukt (geoblitereerd), hetgeen geen pathologisch proces scheen te zijn, aangezien het verschijnsel in geënte en niet-geënte planten in gelijke mate optrad.

Reeds vóór *Quanjér* zijn veranderingen in het phloem van verschillende planten beschreven. Deze veranderingen konden door een schadelijke invloed optreden in het functioneerende phloem, dus van pathologische aard zijn. Of wel de veranderingen kwamen

voor in gezonde planten als ouderdomsverschijnselen van de phloemelementen, welke buiten gebruik gesteld en door nieuw phloem vervangen waren, in welk geval wij de veranderingen als fysiologisch kunnen beschouwen.

Wigand (72) beschrijft in 1863 dichtvallende cellen in het phloem van *Prunus avium* onder de voorloopige naam „Hornprosenchym oder Hornbast” (l.c. pag. 119). Dit weefsel bleek reeds in 1855 door Oudemans (zie Oudemans 1862, 46) te zijn beschreven, eveneens voor vele andere planten. Oudemans had het echter niet als een apart weefsel beschouwd, maar als veranderde bastcellen.

Ook Rauwenhoff 1860 (51) geeft een heldere beschrijving van samengedrukte celmassa's, die bestaan uit zeefvaten, in de oudste lagen van de „levende bast” van *Robinia pseudo-acacia* L. (l.c. pag. 23).

De Bary 1877 (4) vermeldt deze veranderingen in de oudere zeefelementen „welche im Allgemeinen in Schwinden des Inhalts und Zusammensinken der Wände bestehen und in Kürze als Obliteration bezeichnet werden können” (l.c. pag. 557).

Algemeen werd aangenomen,¹⁾ dat de druk van binnenuit door de diktegroei der stengels en van buitenaf door de, deze groei eenigszins tegenwerkende, mechanische elementen oorzaak zou zijn van deze obliterations.

De Bary schrijft echter op pag. 557: „Es fragt sich jedoch, ob nicht eine vom Druck unabhängige Veränderung der obliterierende Organen, speziell ihres Inhalts die primäre und der Druck nur eine mitwirkende Ursache der Erscheinung ist.”

Ook Möller 1875 (41), Tschirch 1889 (65) pag. 342-352 en Bliesenick 1891 (6) beschrijven obliterations, in de zin van De Bary, van zeefelementen.

Tschirch geeft voor verschillende planten aan, dat het door sterke obliteration ontstane weefsel, keratenchym, in tangentialen banden ligt. De schrijver wijt dit aan de druk van buitenaf zoowel als de druk van binnenuit de stengel, waardoor het keratenchym zou ontstaan.

Bliesenick beschrijft phloemobliterations, in de zin van de

¹⁾ Verg. ook Tschirch 1889 (65) en Bliesenick 1891 (6).

Bary, van 46 houtige planten, o.a. *Tilia platyphyllos*, *Vitis riparia* en *Fagus sylvatica*. Op pag. 13 vinden wij in de algemeene bespreking: „Das Phloëmparenchym im allgemeinen nimmt also an der Obliteration nicht Teil, solange es der sekundären Rinde angehört, wenigstens fand ich bis in die äussersten Phloëmschichten hinauf intakte Zellen, die sich auf Längsschnitten als parenchymatische erwiesen.“

(Dit resultaat komt overeen met de door mij gevonden en aan necrose te wijten veranderingen in het phloeem van de door mij bewerkte planten, behalve *Vitis gongyloides*).

De sterkste obliterations neemt Bliesenick waar in de oudste bastdeelen. De mate van obliteration zou sterk verband houden met het ontbreken of aanwezig zijn en in het laatste geval met de plaatsing der harde bastelementen (l.c. pag. 18). Deze plaatsing der harde bastelementen lijkt Bliesenick oorzaak te zijn, dat slechts geringe obliterations in de zeefelementen van *Tilia* optreden. Genoemde schrijver vermeldt van *Vitis riparia* het voorkomen van „Keratenchym in Nestern und Bändern“ in de oudste deelen der phloeemstrengen (l.c. pag. 35). Sterk verbogen en vertrokken zeefelementen komen echter niet voor.

(Deze physiologische veranderingen lijken mij overeen te stemmen met de pathologische veranderingen, welke ik heb waargenomen in de jongere deelen der phloeemstrengen van *Vitis gongyloides* onder invloed van een eenzijdige ringwond (vergelijk fig. 25)).

Van *Fagus sylvatica* vermeldt Bliesenick de zeer sterke obliteration der zeefelementen, behalve in de jongste cellagen en zegt op pag. 52: „Bald sind die Membranen sehr stark verzerrt und die dazwischen liegenden Lumina sind schmall und eng.“

(Ook deze beelden toonen veel overeenkomst met het beeld der necrose in het jongste phloeem van beuketakken).

Bij de obliterations verdwijnt eerst de inhoud uit de cellen (Bliesenick pag. 15) en wordt niet gesproken van het optreden van vergomming.

(Bij necrose van phloeem, hetgeen een pathologisch verschijnsel is in tegenstelling met de physiologisch optredende obliterations, kon ik daarentegen veelal in takken van beuken en eenige andere planten een zeer opvallende vergomming van celwand en celinhoud constateeren).

Vöchtig 1900 (68) beschrijft een proef waarbij een stengelinternodium van *Boussingaultia baselloides* uitgroeit tot een stengelknol. Hierbij wordt centraal van de collaterale vaatbundels nieuw

phloem gevormd, terwijl wij op pag. 42 omtrent het oorspronkelijke, buiten het xyleem gelegen phloem het volgende vinden: „Die an der Aussenseite des wohl ausgebildeten Weichbastes der grossen Stränge vorhandenen, scheinbar zerdrückten Elemente, haben oft unregelmässig verdickte Wände und treten in dieser Form auch an anderen Orten auf an denen sich der angenommene Druck nicht voraussetzen lässt.“

Het wil mij voorkomen dat V ö c h t i n g obliteraties, in de zin van D e B a r y, in het phloem van *Boussingaultia* beschreven heeft.

V a l e t o n 1891 (66) beschrijft de vergommende vaatbundels in Serehziek suikerriet. Schrijver vermeldt, dat hierbij de vergomde wanden en inhoud der cellen van het zeefvatengedeelte de houtreactie geven met phloroglucine en zoutzuur, pag. 13.

In een publicatie van 1900 geeft B e y e r i n c k (5) definities van de termen necrose en necrobiose. Beide behelzen een afsterven van het protoplasma der cellen, bij necrose worden tevens de enzymen vernield, bij necrobiose echter blijven de enzymen actief.

B o o d l e 1902 (7) vermeldt de verhouting van de verticale wanden der buitenste secundaire zeefelementen in het onderste deel van de stam van *Helianthus annuus*. De zeefplaten waren hetzij verhout, hetzij met callus bedekt. De inhoud der cellen gaf een lignine-reactie (met phloroglucine en zoutzuur, e.a. houtreagentia) wanneer de wanden dezer cellen juist begonnen te verhouten. Het lijkt B o o d l e hierom waarschijnlijk, dat er lignine in de celinhoud gevormd wordt en deze lignine daarna de celwanden infiltreert.

S o r a u e r 1903 (58) geeft een beschrijving van vlek necrose in bladeren van granen, die door zoutzuurgassen beschadigd zijn. Volgens S o r a u e r moeten de cellen jong zijn afgestorven, aangezien doode celinhoud nog langs de wanden is te vinden. Deze doode inhoud zou van invloed zijn bij de membraanverkleuringen.

In 1912 verscheen een publicatie van S c h i l l i n g (55), waarin de verhouting der bastvezels van *Linum* behandeld wordt. Deze verhouting treedt op als reactie op een beschadiging der stengels door hagel. Er ontstaan dan aan de linumstengels knobbels, waarin een radiale strekking optreedt, vooral in de omgeving der bastvezels en „teilweise auch Obliteration von Siebzellen infolge radialer

Streckung der Nachbarzellen. Nähere Einzelheiten betreffs Geleitzellen u.s.w. wurden nicht verfolgt" (l.c. pag. 116).

Dit verschijnsel lijkt mij als phloeemnecrose te moeten worden beschouwd, aangezien het een pathologisch proces geldt.

Carsner en Stahl 1924 (13) vermelden het voorkomen van phloeemnecrose in mozaïkzieke suikerbieten, geven echter geen anatomische bijzonderheden.

Von Brehmer 1923 (8) onderscheidt drie verschijnselen in het leptoom van aardappelplanten, die tevoren werden samengevat in het begrip leptoomnecrose. Deze verschijnselen zijn: *necrose*, *necrobiose* en *obliteratie*.

Necrose komt nooit in gezonde planten voor, necrobiose en obliteratie daarentegen zijn, hoewel onderling verschillend, toch beide ouderdomsverschijnselen en komen zoowel in gezonde als in bladrolzieke planten voor.

Necrobiose treedt op in een deel van het leptoom, dat voor stofvervoer overbodig is geworden, aangezien er nieuw phloeem gevormd is. Het is een zwellingsproces der celwanden in de oudere delen van het leptoom. De wandzwellung begint in de hoeken der cellen, zoodat bij de zich tijdelijk verwijdende intercellulaire holten een knolvormige verdikking ontstaat. De necrobiotische cellen werden niet samengedrukt doch de lumina worden kleiner door de sterke wandzwellung. Dan sterft de cel af en ligt het doode protoplasma tegen de celwand aan. Tenslotte kan dan toch nog het lumen der necrobiotische cel samengedrukt worden tot een eenigszins gebogen spleet, die na eenige tijd in de gezwollen celwandmassa verdwijnt. De wanden blijven uit cellulose bestaan.

Leptoomnecrose daarentegen is gekarakteriseerd door een op willekeurige plaatsen der phloeemcelwanden aanvangende wandzwellung, een snel dichtvallen der lumina tot een grillige, blijvende spleet, weefselrekking en een geelkleuring der wanden. Veelal schijnt necrose op te treden in necrobiotisch weefsel, in welk geval de gele verkleuring sneller optreedt dan wanneer normaal weefsel aan necrose onderhevig is. Verschillende reacties doen von Brehmer besluiten, dat de geelkleuring der wanden niet op verhouting berust.

Obliteraties treden nooit op in groeiende delen van aardappelplanten, doch korte tijd voor het oogsten, wanneer de bladeren

en stengels meer of minder geel zijn en hierin de cellen beginnen af te sterven. Dit typische ouderdomsverschijnsel, waarbij het geheele phloemweefsel der aardappelstengels gelijkmatig gezwollen, eenigermate samengedrukt, en gerekt is zonder dat geelkleuring optreedt, tast in het bijzonder de zeefelementen aan. Van de lumina dezer zeefelementen is tenslotte niets meer over. Obliteratie treedt in het weefsel eerst dan op, wanneer de cellen geen inhoud meer hebben, dus voor het stofvervoer onbruikbaar zijn geworden. Dit is bijzonder duidelijk in dicotyle houtgewassen.

Het is deze phloemnecrose, die van pathologische aard is, waaraan ik bij mijn eigen onderzoek bijzondere aandacht heb geschonken.

Schander en Bielert 1928 (54) onderscheiden in het aardappelleptoom behalve de drie typen van degeneratie, die von Brehmer (8) aangeeft, bovendien nog „Altersnekrose”. Deze „Altersnekrose” komt, hoewel veelal, niet uitsluitend in de oudste deelen van het leptoom voor. En wel in gezonde evenals in bladrolzieke aardappelplanten. Een kenmerkend onderscheid van „Altersnekrose” en acute necrose (= necrose van von Brehmer) geeft de behandeling van een stengeldoorsnede met phloroglucine en zoutzuur of met de reactie van von Mäule, waardoor de wanden met „Altersnekrose” niet, met acute necrose daarentegen wel rood kleuren (l.c. pag. 617).

Het niet onderscheiden van „Altersnekrose” en acute necrose zou volgens Schander en Bielert oorzaak zijn van de tegenstrijdige resultaten bij de kleurreacties op necrotisch weefsel (l.c. pag. 617 en 627).

Het lijkt mij toch echter moeilijk aan te nemen dat von Brehmer 1923 (8), die door dezelfde kleurreacties tot het resultaat komt, dat in necrotisch phloem geen houtbestanddeelen aanwezig zijn (l.c. pag. 83), slechts „Altersnekrose” en nooit acute necrose in handen zou hebben gehad. Wellicht berusten de tegenstrijdige conclusies op verschillende stadia van het necrotische degeneratieproces in de onderzochte stengels. Want welk criterium bepaalt de volkomen gezonde toestand van een plant? Of wel zijn misschien verschillende physiologische omstandigheden van de plant van invloed op de chemische veranderingen van wand en inhoud van afstervende cellen. Voor zoover mij bekend zijn in deze richting nooit onderzoeken gedaan.

In de omgeving van necrotische weefselveranderingen constateerden Schander en Bielert op enkele plaatsen celwandverhouwing van overigens onveranderde cellen. Dit zou veroorzaakt worden door de invloed van de chemische veranderingen in de necrotische cellen. De door Beyerinck (5) zoo scherp getrokken grens tusschen necrose en necrobiose wordt daarom in deze zin door Schander en Bielert niet gehandhaafd (l.c. pag. 621).

Acute phloemnecrose konden Schander en Bielert constateeren in stengels van bladrolzieke aardappelplanten, doch eveneens bij stengels van aardappelplanten, die gerolde bladeren hebben, veroorzaakt door „zwartbeenigheid” of door *Rhizoctonia*.

Ook bij *Solanum Lycopersicum* en andere *Solanaceae* hebben Sch. en B. „Altersnekrose” en necrobiose waargenomen. Obliteraties (waarbij dus geen roodkleuring der membranen met phloroglucine en zoutzuur optreedt) en acute necrose kwamen niet voor. Sch. en B. veronderstellen, dat de afwezigheid van acute necrose te wijten is aan het feit, dat de onderzochte planten gezond waren.

Ringwonden aan stengels van aardappelplanten of het afbinden der stengels, waardoor een deel van het extraxylaire phloem buiten gebruik gesteld wordt, konden geen necrose veroorzaken (l.c. pag. 653).

(Verg. de resultaten van gelijksoortige proeven met *Solanum Lycopersicum* pag. 36, 37).

Dit wordt door Sch. en B. toegeschreven aan de verbindingen tusschen het intra- en extraxylaire phloem in de knopen der stengels, zooals de resultaten van onderzoekingen door Artschwager 1918 (2) en Kastens 1924 (31) pag. 41 weergeven.

Kastens vermeldt dit voorkomen van phloemverbindingen o.a. voor *Solanum Lycopersicum*.

Zij constateerde bovendien een versterking van het intraxylaire phloem als gevolg van het ringen van stengels van *Solanum nigrum* en *S. Lycopersicum*.

Kastens noemt het feit, dat in bladrolzieke tomatenplanten geen phloemnecrose voorkomt. Deze bladrol wordt echter niet teweeg gebracht door een ziekte, doch door een sterke ophooping van voedsel in de bladeren ten gevolge van het toppen en uitbreken der dieven. (Ziekten en Beschadigingen v. Tomaten, 75).

Aangezien de te groote hoeveelheid voedselvoorraad in de bladeren is opgehoopt, zal het phloem hierbij dus waarschijnlijk geen groote veranderingen in het voedseltransport ondervinden en is het niet te verwonderen, dat er geen necrose optreedt.

Rochlin 1930 (52) heeft zoowel necrose als necrobiose als obliteraties, in de zin van von Brehmer, waargenomen in het phloem van aardappelplanten met mozaïkziekte, met „Kräuselkrankheit“ of andere virusziekten. Necrose kwam bovendien voor in merg- en bastparenchymcellen, waarbij door het dichtvallen der cellumina in de omgevende cellen deelingen optraden en zgn. necrosehaarden ontstonden (l.c. pag. 641).

In 1931 verscheen een publicatie van von Brehmer und Rochlin (9) over aardappelplanten met virusziekten.

Verschillende kleurreacties, o.a. Sudan III, doen von Brehmer en Rochlin concludeeren, dat de geelkleuring, die in necrotisch weefsel optreedt, veroorzaakt wordt door een infiltratie met vetzuren (suberine) en niet door verhouting der celwanden (l.c. pag. 497). De vetzuren zouden afkomstig zijn van de lipoiden uit het plasma.

Necrotische veranderingen in leptoom en parenchym van aardappelplanten konden von Brehmer en Rochlin niet veroorzaken door droogte¹⁾ of vochtigheid, overvloedige of geringe bemesting, of door verschillende bodemsoorten. Wel traden necrobiotische verschijnselen op, waardoor de planten een virusziek uiterlijk kregen, doch zoowel deze uitwendige als de histologische veranderingen waren reversibel in tegenstelling met de uit- en inwendige verschijnselen in werkelijk viruszieke aardappelplanten (l.c. pag. 480).

In verband met de proefnemingen, waarbij ik planten injicieerde met diverse chemische vloeistoffen van verschillende zuurgraad wil ik de publicatie noemen van Broekhuysen 1929 (10). Door injectieproeven o.a. aan beuke- en lindeboomen komt Broekhuysen tot de conclusie, dat oxaalzuur een grootere invloed heeft op de vorming van thyllen en gom in de houtvaten dan zoutzuur en dit weer meer dan natronloog. Wordt een zuur met een kleinere

¹⁾ Verg. de resultaten van overeenkomstige proeven met *Solanum Lycopersicum*, pag. 36.

pH geïnjectieerd, dan is de genoemde invloed over een iets grootere afstand te constateeren. De afstand, waarover de invloed der geïnjectieerde vloeistoffen zich doet gelden, zou afhankelijk zijn van het voedseltransport.

Bij *Fagus* bereikt volgens B ü s g e n 1897 (11) dit voedseltransport een maximum in de maanden Juni en December tegenover een minimum in Maart en September.

R u m b o l d 1920 (53) heeft bepaald, dat bij injectieproeven met glazen T-buizen aan *Castanea* de grootste hoeveelheid vloeistof in de maand Juni werd opgenomen. Verder bleken oplossingen van organische stoffen sneller dan van anorganische stoffen te worden opgenomen; oplossingen van grootere concentratie sneller dan van lagere concentratie en deze beide sneller dan water.

Aanleiding tot mijn onderzoekingen over phloemnecrose was de zeefvatenziekte van de koffie in Suriname. Bij het zoeken naar de oorzaak van deze ziekte was n.l. weer duidelijk gebleken, dat omtrent pathologische veranderingen in het functioneerend phloem van verschillende planten weinig bekend was.

In 1900 is de zeefvatenziekte in de koffie voor de eerste maal opgetreden.

K u y p e r 1913 (35) veronderstelt, dat omstandigheden in bodem of atmosfeer het snelle afsterven van de boomen van Liberia-koffie zouden kunnen veroorzaken.

S t a h e l 1917 (59) vermeldt, dat in de zieke boomen de zeefvaten zijn afgestorven, samengedrukt en met gom opgevuld. Dit verschijnsel kwam voor in de wortels en in de basis van de stam tot een hoogte van niet meer dan acht voet boven de grond.

S t a h e l constateert de overeenkomst van de veranderingen in deze zeefvaten met de phloemnecrose van bladrolzieke aardappelplanten.

De doode, geel verkleurde zeefvaten kleurden rood in phloroglucine en zoutzuur, S t a h e l 1920 (60); evenals Q u a n j e r 1913 (47) vermeldt van bladrolzieke aardappelplanten.

In dezelfde publicatie van S t a h e l vinden wij het feit genoemd, dat de zeefvaten in de oudste phloemdeelen het sterkst zijn samengedrukt, terwijl de meeste vergomming in de jongste phloem-elementen te vinden is.

Volgens een theorie, die F e r n a n d e s 1928 (21) opstelde, zou

de zeefvatenziekte der koffie veroorzaakt worden door het zgn. dichtslaan van de grond. De bouwkruin zou daardoor steeds kleiner worden, weinig zuurstof en veel koolzuur zou erin aanwezig zijn en de wortelgroei zodoende belemmerd worden. Deze slechte wortelgroei zou een storing in het voedseltransport veroorzaken, waardoor necrose in dit phloem zou optreden.

Ringwondproeven geven F e r n a n d e s de overtuiging, dat storing van het voedseltransport necrose in het phloem der koffieboomen veroorzaakt, en wel boven de ringwond in sterker mate dan eronder.

(Dit is in overeenstemming met de door mij verkregen resultaten, zie pag. 45, 46).

Bovendien trad phloemnecrose op bij kunstmatige wortelgroei-belemmering, bijv. door het aanstampen van de grond.

In een verslag over de jaren 1928—1930 deelt S t a h e l (61) mede, dat niet de vergomming der zeefvaten, maar de multipele deeling van de nieuwgevormde zeefvaten het eerste histologische verschijnsel der zeefvatenziekte is en gelijktijdig optreedt met de uitwendige ziektesymptomen.

Ook B ü n z l i (61) noemt in dit verslag de multipele deeling in de binnenbast.

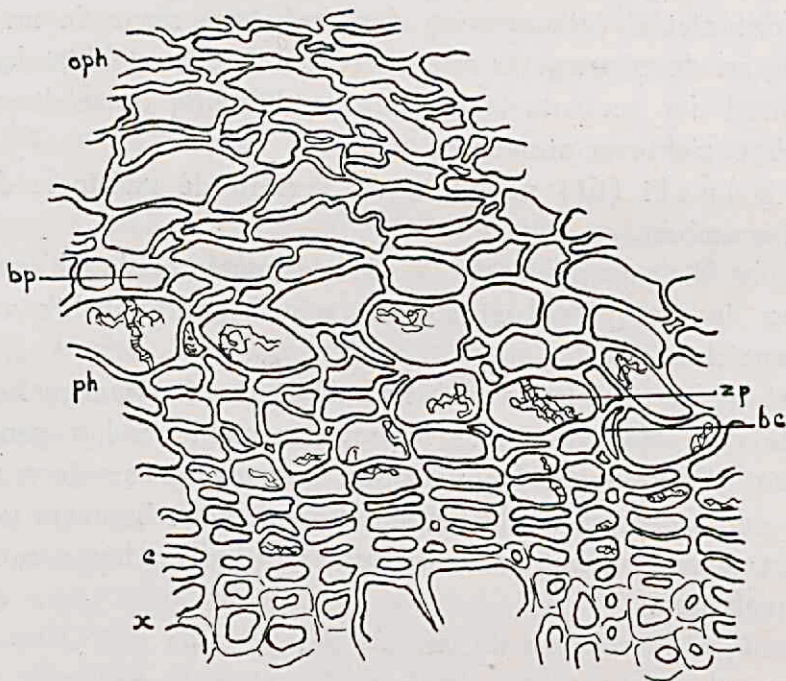
De door F e r n a n d e s 1928 (21) geconstateerde phloemverandering in de buitenbast stelt S t a h e l onafhankelijk van de zeefvatenziekte.

Latere onderzoekingen van S t a h e l 1931 (63) maken het zeer waarschijnlijk, dat de reeds in bovenvermeld verslag genoemde Flagellaat: *Phytomonas leptovosorum* oorzaak is van de multipele deeling der zeefvaten in de binnenbast van koffieboomen, gevolgd door het afsterven, het samengedrukt worden en het vergommen dezer zeefvaten.

BESCHRIJVING DER PROEVEN EN RESULTATEN

§ 1. *Fagus sylvatica*

Aan een dwarscoupe van een gezonde, onverwonde tak (diameter ± 1 cM.) van een 6—8 M. hooge beuk zien we (fig. 1) buitenom de houtcylander, x, gewoonlijk 2—3 rijen dunwandige



Figuur 1.

Fagus sylvatica. Normale tak. Dw. dsn. 560 \times .
x. xyleem, c. cambium, ph. phloem, oph. geoblitereerd phloem, zp. zeefplaat,
bc. begeleidende cel, bp. bastparenchym.

Fagus sylvatica. Normal branch. Tr. sec. $\times 560$.
x. xylem, c. cambium, ph. phloem, oph. obliterated phloem, zp. sieve plate,
bc. companion cell, bp. phloem parenchyma.

cambiumcellen, c, die smal zijn en in regelmatige radiale en tangentielle rijen geplaatst zijn. Daarop volgt het secundaire phloeem, ph¹⁾, dat bestaat uit wijde, dunwandige zeefvaten met veelal een grillige vorm (soms zien we in het lumen een doorgesneden zeefplaat, zp, soms de plotoplasmastring) en zeer kleine dunwandige begeleidende cellen, bc, met protoplasma. Bastparenchymcellen, bp, iets kleiner en met regelmatiger celvorm dan de zeefvaten vinden wij, gewoonlijk tot langere of kortere tangentielle rijen vereenigd, met de phlooelementen afwisselend. Ook in de bastparenchymcellen is in dwarsdoorsneden vaak het protoplasma te vinden. Buiten deze 10—20 celrijen breede ring met functioneerend phloeem en bastparenchym ligt het oudere secundaire phloeem, oph, en bastparenchym. Hier zijn in de eerste plaats de phlooelementen doch ook eenigszins de bastparenchymcellen tangentiaal gerekt en vertoonen een enkele maal geringe wandverdikkingen, die wellicht volgens de opvatting van von Brehmer (8) als obliteraties beschouwd moeten worden. Ook vinden we in dit oudere weefsel soms een weinig gom in de cellen en op de zeefplaten. De hierbuiten liggende bastdeelen zal ik niet bespreken, evenmin de mergstralen, daar ik slechts het phloeem en bastparenchym mijn aandacht schonk.

a. Verwondingen

- Proef:* Aan gelijksoortige takken van deze 6—8 M. hooge beuken werden op 30-10-1930 verschillende wonden gemaakt en wel:
- 1e drie ringwonden. Hierbij werd de tak rondom tot op het hout geringd;
 - 2e twee eenzijdige ringwonden, waarbij de tak slechts over de halve omtrek geringd werd;
 - 3e drie T-sneden, die dus bestonden uit een snede in de lengterichting der tak en een snede loodrecht daarop, beiden tot op de houtcylinder, terwijl de bast nog in tangentielle richting

¹⁾ Ter vereenvoudiging der beschrijvingen wordt door mij „phloeem” slechts in de engste zin van het woord gebruikt. Voor beuketakken worden aldus in het woord phloeem samengevat de door secundaire diktegroei ontstane zeefvaten en begeleidende cellen. De eveneens door secundaire diktegroei ontstane en tusschen het phloeem zich bevindende parenchymcellen worden met het woord bastparenchym aangeduid.

van de houtcilinder werd losgesneden, zooals dat bij oculeeren gebruikelijk is.

Al deze wonden waren $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ cm hoog.

Resultaat ad 1: Na 10 weken hadden de ringwonden sterke wandverdikking en gomvorming in het phloeem vlak boven en vlak onder ¹⁾ de wond veroorzaakt.

Vlak boven de ringwonden (fig. 2) waren de celwanden van het phloeem, vooral in de jongste zône, zoodanig opgezwollen, dat van het meerendeel der cellen, in de dwarsdoorsneden, slechts tangentiaal gerichte, onregelmatige spleten resteerden, sp, of wel zij waren geheel verdwenen in de gezwollen celwandmassa. Deze massa is een weinig lichtgeel getint door een begin van vergomming en een deel der overgebleven cellen (meest bastparenchymcellen) bevatten donker geel-bruin gekleurde gomproppen. Wandgom en protoplastgom zijn duidelijk gescheiden.

Een meer of minder sterke vergomming van celwand en celinhoud is in alle figuren aangegeven door meer of minder dicht geplaatste stippels.

The intensity of gummosis of cell wall and cell contents is indicated in the following illustrations through heavier or lighter dotting.

Vlak onder de ringwonden (fig. 3) zijn de celwanden van het phloeem in iets sterker mate gezwollen dan boven de wonden, hebben echter nog de normale celkleur en slechts enkele phloeem-elementen hebben een lumen behouden.

De vergomming van de celinhoud komt minder veelvuldig voor en de kleur van de gom is dan lichter geel-bruin.

Zoowel vlak boven als vlak onder de ringwonden heeft het cambium 4—6 rijen wondbast (fig. 2 en 3, wb) gevormd, bestaande uit groote dunwandige cellen, die levend protoplasma of protoplastgom bevatten. Bij een sterke aantasting van phloeem en bastparenchym zijn ook van deze wondbastcellen de wanden eenigszins gezwollen en boven de ringwond soms een weinig licht geel gekleurd door vergomming.

¹⁾ „Boven” de wond beteekent: aan de zijde der wond, die naar de top der tak gericht is.

„Onder” de wond beteekent: aan de zijde der wond, die naar de stamkant der tak gericht is.



Figuur 2.

Fagus sylvatica. Vlak boven een in de winter gemaakte ringwond.

Na 11 weken. Dw. dsn. 560 \times .

x. xyleem, wb. wondbast, ph. phloeem, bp. bastparenchym,
sp. spleetvormige celrest.

Fagus sylvatica. Just above ringing. The branch had been ringed in winter.

After 11 weeks. Tr. sec. \times 560.

x. xylem, wb. traumatic tissue, ph. phloem, bp. phloem parenchyma,
sp. narrowed cell.

Op 1 cm afstand boven en onder de wonden is er in het geheel geen wondbast meer te bekennen.

Op vele plaatsen waren ook de cambiumcellen onderhevig aan vergomming van celwand en celinhoud.



Figuur 3.

Fagus sylvatica. Vlak onder een in de winter gemaakte ringwond.

Na 11 weken. Dw. dsn. 560 \times .

x. xyleem, ph. phloeem, bp. bastparenchym, sp. spleetvormige celrest.

Fagus sylvatica. Just below ringing. The branch had been ringed in winter.

After 11 weeks. Tr. sec. \times 560.

x. xylem, ph. phloem, bp. phloem parenchyma, sp. narrowed cell.

De verdikking en vergomming der celwanden neemt met het grooter worden der afstand tot de wond veel sneller af dan het voorkomen van protoplastgom. Reeds op 1 cm afstand boven en onder de wonden is celwandverdikking in phloeem en bastparenchym sporadisch, terwijl het weefsel sterk tangentiaal is gerekt. Op 3 cm afstand, boven en onder de wonden zijn de phloeemelementen en enkele bastparenchymcellen nog smal en sterk tangentiaal gerekt, waardoor de celvorm eenigszins grillig wordt. Bovendien is in de meeste cellen de protoplast vergomd. Slechts de cellen van de 4—6 laatst gevormde rijen hebben de normale grootte, met eveneens vergomde protoplasten.

Bij de eerste wond waren op deze 3 cm afstand de protoplasten nog slechts in geringe mate vergomd, overeenkomende met het beeld op 5—7 cm afstand onder en boven de tweede ringwond.

Bij de derde wond echter waren er zelfs op 17 cm afstand in het grootste aantal cellen van phloeem en bastparenchym nog vrij groote propfen protoplastgom. Ook in de zijtakjes, 1—2 cm boven de wonden, was protoplastgom in de cellen te vinden.

Bij al deze wonden was ook op eenige afstand steeds de vergomming boven de wond sterker dan er onder. Het vergommen zoowel van celwand als van celinhoud is steeds het sterkste in en dicht naast de mergstralen.

De aanwezigheid van de grootere hoeveelheden gom, dicht onder en boven de wonden, was reeds macroscopisch op dwarsdoorsnede van de tak waar te nemen door een bruine verkleuring van de bast. Deze bruine kleur was steeds boven de wond sterker dan eronder.

Resultaat ad 2: De eenzijdige ringwonden geven na elf weken een overeenkomstig resultaat. Dicht onder en boven de wonden is de aantasting even sterk als bij de gesloten ringwonden. Ook hier heeft het cambium in één der beide gevallen zoowel boven als onder de wond 5—6 celrijen wondbast gevormd, waarvan de protoplasten en celwanden in meerdere of mindere mate vergomd zijn. In het sterk aangetaste phloeem en bastparenchym is de vergomming van celinhoud en celwand weer boven de wond sterker dan eronder en is het sterkst in de omgeving der mergstralen.

Aan de takzijde tegenover de verwonde kant is er een enkel propje protoplastgom in de cellen van het phloeem en bastparen-

chym, het weefsel is een weinig tangentiaal gerekt en sporadisch komt in het phloeem eenige celwandverdikking voor. Op 3 cm afstand recht boven en onder de wonden komt het beeld overeen met dat van de eerste gesloten ringwond op deze afstand. Op 15 cm afstand boven en 10 cm onder de wond is er nog een enkel propje protoplastgom als laatste reactie der cellen van phloeem en bastparenchym op de verwonding te vinden.

De sterk verdikte celwanden vlak boven en onder de ringwonden kleuren intensief rood met phloroglucine en HCl, dus zijn verhout. Op 1 cm afstand van de wond treedt geen roode kleur van de celwanden na deze behandeling meer op.

Resultaat ad 3: Bij twee der drie T-sneden werd de dwarsnede gemaakt aan de zijde van de lengtesnede, die naar de top van de tak gericht was, terwijl bij de derde de dwarsnede aan het andere einde van de lengtesnede gemaakt werd.

Na 12 weken zijn bij de twee eerst genoemde gevallen de wanden der phlooelementen en van enkele bastparenchymcellen vlak boven de wond zeer sterk verdikt, evenals boven de ringwonden. Van alle phlooelementen en een deel der bastparenchymcellen zijn nog slechts lange, smalle spleten over of is er in het geheel niets van de lumina meer terug te vinden. De gezwollen celwandmassa is verhout (roodkleuring met phloroglucine en HCl). Bovendien is de dikke celwandmassa boven de wond eenigszins geel-bruin gekleurd door vergomming en is er donker geel-bruine protoplastgom in de nog overgebleven bastparenchymcellen. Onder de wonden zijn de phlooelementen en enkele bastparenchymcellen sterk tangentiaal gerekt en zijn de celwanden van de eerste gezwollen, een klein aantal van deze phlooelementen is tot spleten gereduceerd, en er is protoplastgom in de cellen aanwezig. Het cambium heeft 3—5 rijen wondbast vlak boven, nieuw phloeem en bastparenchym onder de wond gevormd, terwijl bij elk dezer weefsels vergomming van de celinhoud is opgetreden. Ook de celwanden van de wondbast zijn lichtgeel door vergomming.

Het derde geval is in zooverre verschillend van de voorgaanden, dat nu de reactie boven de wond slechts bestaat uit veel protoplastgom zoowel in de 4—6 rijen nieuw, normaal gevormd phloeem en bastparenchym als in de overige sterk tangentiaal gerekte phlooelementen en voor een deel ook bastparenchymcellen. Vlak

onder de wond komt het beeld zoowel wat de celwandverdickking betreft als de wand- en protoplastvergomming, als de 3—5 rijen wondbast geheel overeen met het beeld vlak boven de twee, hierboven beschreven T-snedes.

De reactie loopt in de eerste twee gevallen tot 5 cm boven en 3 cm onder de wond door, in het derde geval echter tot 2 cm boven en 5 cm onder de wond. De wandverdickking neemt zeer snel af en de reactie der elementen van phloem en bastparenchym vanaf 1 cm afstand tot de wond is bepaald door meer tot minder sterke weefselrekking (behalve in de 3—5 rijen nieuw phloem en bastparenchym) en groote tot heel kleine propjes protoplastgom.

Aan de takzijde tegenover de verwonde kant vinden wij in phloem en bastparenchym slechts eenige tangentiale rekking, behalve in het jongste weefsel, en verspreid een enkel propje protoplastgom.

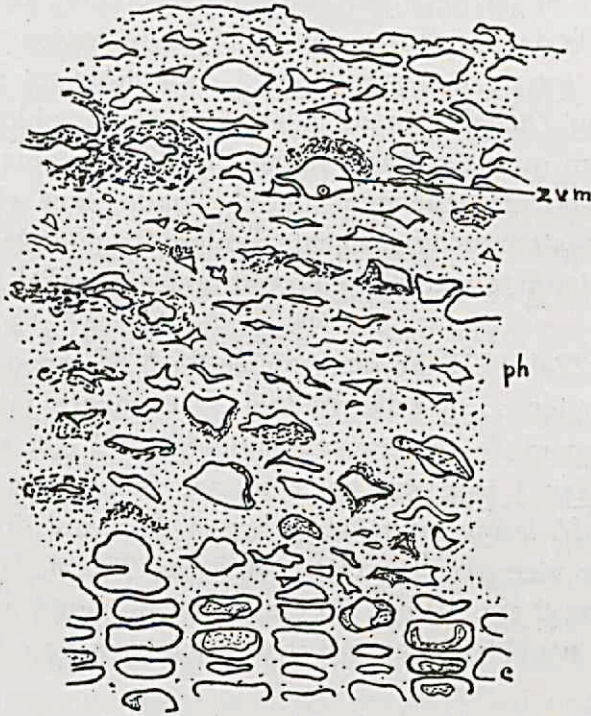
Proef: Op 29-1-1931 werden van de 6—8 M. hooge beuken vier takken (diameter ± 1 cm) rondom, vier andere takken over de halve omtrek van de tak en een hoogte van 1 cm geringd.

Resultaat: Na 1 jaar was het resultaat van de vier ringwonden, dat het ± 1 M lange takgedeelte boven de wond dood was. De tak was in de vier gevallen resp. tot 7 cm, 25 cm, 16 cm, $4\frac{1}{2}$ cm onder en 5 cm, 0 cm, 10 cm, 20 cm boven de wond aan de buitenkant geel-bruin gekleurd en vol vruchtlichamen van *Myxosporium carneum* Lib.

Over deze afstanden was de tak op dwarsdoorsnee dof geelbruin.

Vlak onder de eerste wond (fig. 4) waren van phloem en bastparenchym alle celwanden zeer verdikt en geel-oranje vergomd, ook de wanden van de cambiumcellen zijn licht geel. Slechts enkele bastparenchymcellen hadden nog eenigszins een ronde vorm behouden. De resten der overige cellen waren kleine, langgerekte spleten van grillige vorm of de lumina waren geheel in de gezwollen celwandmassa verdwenen. Ook de inhoud van deze cellen, evenals van de cambiumcellen, is vergomd, doch deze gom is zelden nog van de wandgom gescheiden te vinden. Behalve de overgebleven bastparenchymcellen is in de vergomde celwandmassa een enkel zeefvat met begeleidende cel gevonden, waarvan de eerste zelfs mycelium bevatte, zvm. Noch boven, noch onder de uitwendige takverkleuring is mycelium in een der celweefsels waargenomen.

Op 7 cm afstand onder deze eerste wond, dus op de grens van de bovengenoemde, uitwendige takverkleuring, vinden wij nog zeer sterk verdikte celwanden, die echter uiterst weinig of niet geel getint zijn. Hoewel de phlooelementen in deze celwandmassa zijn verdwenen, hebben toch de overgebleven bastparenchymcellen nog



Figuur 4.

Fagus sylvatica. Vlak onder een in de winter gemaakte ringwond.

Na 1 jaar. Dw. dsn. 560 \times .

c. cambium, ph. phloem, zvm. zeefvat, waarin mycelium, ernaast een begeleidende cel.

Fagus sylvatica. Just below ringing. The branch had been ringed in winter.

After 1 year. Tr. sec. \times 560.

c. cambium, ph. phloem, zvm. sieve tube with mycelium, next to it a companion cell.

de ronde vorm behouden en is slechts sporadisch de inhoud van deze cellen vergomd. Tot op deze afstand kleuren de sterk verdikte, niet vergomde celwandmassa's zich rood met phloroglucine en HCl en zijn dus verhout. Op 10 cm onder de wond is een tangentielle

phloeemrekking en in enkele bastparenchymcellen een vergomde protoplast de laatste reactie op de verwonding.

Vlak boven de wond echter is alles, wat tusschen de xyleemring en de baststeencellen ligt, weggevallen. Op 4 cm afstand erboven is nog zoowel het phloeem en bastparenchym als het cambium geheel gedesorganiseerd. Slechts grootere of kleinere, grillig gevormde, leege lumina tusschen onregelmatig gezwollen en geheel bruin-geel vergomde celwanden. Op 6 cm boven de wond, dus 1 cm boven de takverkleuring zijn de celwanden van de jongste rijen phloeem en bastparenchym en van de cambiumcellen zeer verdikt; de cellen zijn, met uitzondering van enkele bastparenchymcellen, tot smalle spleten geworden. Gomvorming van celwand en celinhoud is echter sporadisch. Het oudere phloeem en bastparenchym is tangentiaal gerekt en heeft een weinig gezwollen celwanden.

Slechts de zeer sterk verdikte, niet vergomde celwanden zijn een weinig verhout (geringe roodkleuring met phloroglucine en HCl), de iets minder verdikte celwanden geven nog cellulosereactie (blauwe kleur met chloorzink-jodium). De gom kleurt zich geenszins. Op 80 cm boven de wond zijn de celwanden van phloeem en bastparenchym nog in geringe mate verdikt, kleuren blauw met chloorzink-jodium en de cellen zijn tangentiaal gerekt. Het cambium is nog een weinig gedesorganiseerd en bevat evenals de cellen van phloeem en bastparenchym verspreid eenige propjes protoplastgom.

Bij de tweede wond is langs de bovenrand van deze wond aan de buitenkant van de tak een dunne wal callus¹⁾ gevormd, bestaande uit houtvaten, steencellen en cellen met dunne, geel-bruin vergomde wanden, waarin soms kristalsterren of enkelvoudige prismatische kristallen van Ca-oxalaat. Wellicht is het callus oorzaak, dat bij dit geval geen vruchtlichamen of mycelium boven de wond te vinden zijn.

Bij de tweede, derde en vierde wond zijn de microscopische beelden van phloeem en bastparenchym in, boven en onder de uitwendige takverkleuring geheel overeenkomstig de boven gegeven beschrijving der eerste wond.

¹⁾ Marshall 1931 (38) vermeldt, dat bij verwonding van de stammen van *Acer*, *Liriodendron* en *Quercus* de meeste callus gevormd wordt, wanneer de verwondingen tusschen 15 Febr. en 15 Mei gemaakt worden.

De takken met de halve ringwonden waren na 1 jaar nog geheel levend en niet geïnfecteerd door *Myxosporium carneum* Lib. of een andere schimmel. De veranderingen in phloeem en bastparenchym kwamen in de vier gevallen geheel met elkaar overeen. Langs de in de lengteas van de tak gelegen wondranden vinden we buiten op de tak dunne wallen callus, dat weer grootendeels bestaat uit dunwandige cellen met of zonder kristallen van Ca-oxalaat, steencellen en houtvaten.

Vlak onder de wond vinden wij, grenzend aan het cambium, 8—10 rijen wondbast, bestaande uit bastparenchymcellen (die hier en daar kristallen van Ca-oxalaat bevatten) waartusschen, dicht bij het cambium, enkele normaal gevormde phlooelementen, die toch nog gom, ook op de zeefplaten, bevatten. Buiten deze wondbast is een celweefsel te vinden, waarin de phlooelementen zeer sterk verdikte wanden en tot spleten gereduceerde lumina hebben.

In deze dikke celwandmassa, die grootendeels blauw kleurt met chloorzink-jodium, slechts op de meest verdikte plaatsen rood kleurt met phloroglucine en HCl, of met de reactie van v. M ä u l e (D o p et G a u t i é pag. 111) hetgeen wijst op verhouting van de celwanden, liggen de bastparenchymcellen, die bijna allen de ronde celvorm en het oorspronkelijke lumen hebben behouden. Slechts van enkelen was het lumen vernauwd en grillig begrensd.

Vlak boven de wonden was de aan het cambium grenzende ring wondbast, weer bestaande uit bastparenchym en enkele phlooelementen, breeder, 10—12 celrijen, waarin bovendien eenige verhoude cellen voorkwamen.

In de buiten deze wondbast gelegen weefselring waren de sterk verdikte wanden der phlooelementen iets meer verhout dan onder de wonden (reactie van v. M ä u l e), de lumina grootendeels tot spleten gereduceerd. De bastparenchymcellen waren nog niet in het degeneratieproces opgenomen, hadden allen het oorspronkelijke lumen behouden. Zoowel in deze oudere bastparenchymcellen als in de later gevormde, als in de jonge phlooelementen was flets geel-groen gekleurde protoplastgom aanwezig.

Aan de takzijde tegenover de wond waren de phlooelementen en voor een deel ook de bastparenchymcellen tangentiaal gerekt en bevatten sporadisch een weinig protoplastgom.

In twee gevallen is op 2 cm afstand boven en onder de wond

in eenige cellen van het jongste phloeem, bastparenchym en cambium nog oranje-gele protoplastgom. Het phloeem is tangentiaal gerekt, behalve in de jongste 4—6 celrijen. In de twee andere gevallen is eerst op 8 cm afstand boven en onder de wond de laatste phloeemrekking en vergomming van protoplasten waar te nemen.

Proef: Nu werden ook op 24-4-1931 vier takken van deze beukeboomen over een hoogte van 1 cm geringd.

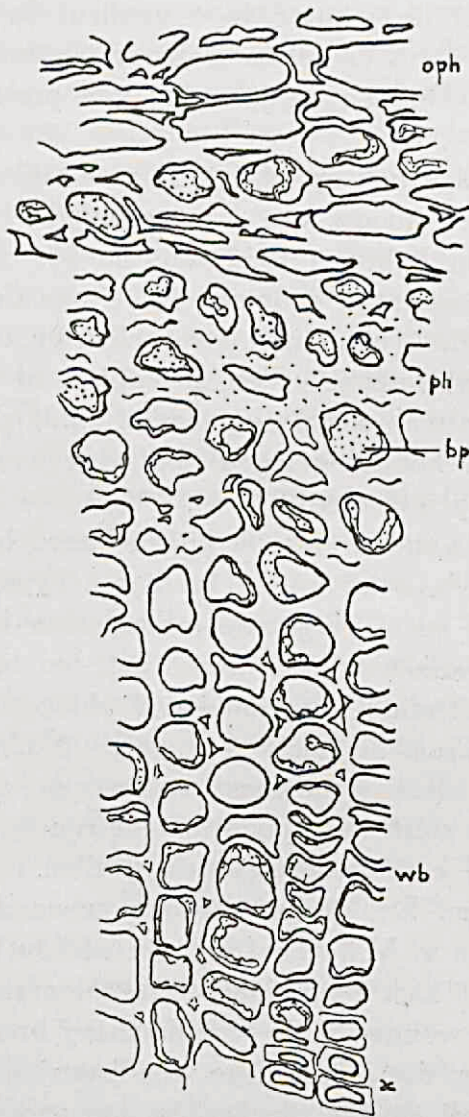
Resultaat: Begin Februari 1932, dus na $9\frac{1}{2}$ maand, waren de wonden aan de bovenrand door een dikke, aan de onderrand door een dunne wal callus (houtvaten, steencellen en dunwandige, bruin vergomde parenchymateuze cellen, protoplast of gom bevattende) afgesloten. Steeds was slechts het eerste zijtakje, ± 5 cm boven de wonden dood, hooger gelegen takdeelen waren levend. Nergens was de tak geïnfecteerd.

Vlak onder de wonden (fig. 5) liggen buiten het cambium 5—7 rijen wondbast, wb, waarvan de bastparenchymcellen levende of slechts in geringe mate vergomde protoplasten bevatten. Aan de buitenrand van deze wondbast grenst het, ten tijde van het aanbrengen der verwonding, functioneerend phloeem, ph. De jongste helft van dit phloeem nu heeft zeer sterk verdikte celwanden, de cellumina zijn in deze wandmassa verdwenen, terwijl de oudere phloemelementen sterk tangentiaal gerekt zijn met weinig gezwollen wanden, oph. De ronde bastparenchymcellen, bp, bevatten groen-gele protoplastgom. De sterkst verdikte celwanden kleuren rood met de reactie van v. M ä u l e (dus zijn verhout), de overige celwandmassa kleurt zich nog blauw met chloorzink-jodium.

Vlak boven de wonden is de wondbastring breeder, 10—15 celrijen. Het phloeem, dat buiten deze wondbastring is gelegen, heeft celwanden, die veel minder zijn verdikt dan onder de wonden. De cellen zijn weinig of niet tangentiaal gerekt maar hebben een grillig begrensd, vernauwd lumen.

Op 5 cm afstand boven en vooral onder de wonden is dit phloeem nog sterk tangentiaal gerekt met eenigszins verdikte celwanden en bevatten de tangentiale rijen oudere bastparenchymcellen en enkele oudere phloemelementen protoplastgom. Er is geen wondbast meer aanwezig. Ook het nieuw gevormde phloeem, in sterkere mate onder dan boven de wond, is nog een weinig tangentiaal gerekt en heeft

een geringe verdikking der celwanden. Bovendien bevatten de cel-



Figuur 5.

Fagus sylvatica. Vlak onder een in het voorjaar gemaakte ringwond.

Na $9\frac{1}{2}$ maand. Dw. dsn. $560 \times$.

x. xyleem, wb. wondbast, ph. phloeem, oph. geobliteerd phloeem,
bp. bastparenchym.

Fagus sylvatica. Just below ringing. The branch had been ringed in spring.

After $9\frac{1}{2}$ months. Tr. sec. $\times 560$.

x. xylem, wb. traumatic tissue, ph. phloeem, oph. obliterated phloeem,
bp. phloeem parenchyma.

len van bastparenchym en phloeem gomproppen, bij de laatste ook op de zeefplaten.

Op 25 cm afstand boven, evenals op 20 cm afstand onder de wonden zijn er in de bastparenchymcellen en enkele phloemelementen nog proppen protoplastgom.

Ook het oudere, niet meer functioneerend phloeem in een onverwonde tak is tangentiaal gerekt, de cellen blijven dan echter bijna steeds dunwandig en bevatten sporadisch een propje protoplastgom. Dit is het geoblitereerde phloeem.

Ik trachtte de wand- en protoplastgom van deze wondreacties te kleuren volgens de methoden van Dop et Gauti  (18).

Aangezien wondgom van verschillende chemische aard kan zijn, werden verscheidene reacties toegepast.

Echter noch met een behandeling met loodacetaat, eau de Javelle, KOH en katoenblauw, waardoor calloseslijm gekleurd wordt,

noch met 10% loodacetaat en rutheniumrood, dat pectoseslijm kleurt,

noch met alcohol, basisch loodacetaat en rutheniumrood, dat pectinegom kleurt,

noch met loodacetaat en chloorzink-jodium, dat celluloseslijm kleurt,

is een positief resultaat bereikt.

Ook phloroglucine met HCl was niet in staat deze bastgom te kleuren.

Geen van de reacties op deze bekende gomsoorten gaf dus uitsluitel omtrent de aard van de hier aanwezige gom.

Ringwonden en T-snedes aan 6 stammetjes van eenjarige zaailingen van *Fagus sylvatica* leverden na 8—10 weken resultaten, die weliswaar zeer zwak doch niettemin geheel overeenkwamen met de verschillende hierboven beschreven reacties aan takken van oudere boomen.

b. Infecties

In het najaar van 1930 vond ik aan een beuketak (diameter $1\frac{1}{2}$ cm) een drie-jaar oude kanker. Een dwarscoupe vlak onder deze kanker toonde een sterke celwandverdickning van vele phloemelementen en enkele bastparenchymcellen, vooral in de jongste z ne (10—15 rijen), benevens een, in de jongere zoowel als oudere cel-

len van het phloem, tangentiale weefselrekking. Enkele groote cellen, grootendeels bastparenchymcellen met enkele phloemelementen, waren nog aanwezig te midden van deze gezwollen celwandmassa, waarin vele tangentiaal gerichte spleten als resten van de overige cellen. In de bastparenchymcellen zien we kleine propjes van vergomde protoplasten.

Vlak boven de kanker echter had het phloem geen verdikte celwanden maar was tangentiaal gerekt, waardoor de cellen een iets grillige vorm gekregen hadden.

Ook een andere beuketak met een kanker toonde wandverdikkingen van de phloemelementen als in het hierboven beschreven geval. De meeste protoplasten waren vergomd. De kanker was echter veel grooter en aan de dwarsdoorsneden, die van 85 cm onder tot 63 cm boven de kanker gemaakt werden, was steeds macroscopisch te zien dat de bast bruin verkleurd was. Het phloem was op deze afstanden nog eenigszins tangentiaal gerekt en in een groot aantal van zoowel phloemelementen als bastparenchymcellen waren propjes protoplastgom. De macroscopisch zichtbare bruine verkleuring van de bast was dicht boven en onder de kanker sterker dan op eenige afstand.

Ook twee andere kankers aan beuketakken hadden overeenkomstige veranderingen in phloem en bastparenchym veroorzaakt. Geen van de op pag. 27 genoemde kleurreacties op de bastgom gaf eenig positief resultaat. Evenmin Sudan III, anilineblauw, of chloorzink-jodium.

Van vijf verschillende takken van dezelfde en andere, in de omgeving staande boomen, werd een stuk met een kanker gedurende 8 minuten gedesinfecteerd in 4% formaline en werden kleine stukjes hiervan uitgelegd in steriele Petrischalen met kersagar. Uit al deze stukjes werd een schimmel geïsoleerd die op moutsalepagar ¹⁾ een typische groei vertoont n.l. afwisselend een ring van weinig mycelium vlak langs het oppervlak van de voedingsbodem en een concentrische ring met veel wit luchtmycelium. Na 2—3 weken vormen zich verspreid door de cultuur vele zwarte sclerotien. Het is mij niet gelukt de schimmel in cultuur te laten fructificeren, maar aan takken van een beuk, die ik op 22-5-1931 met

¹⁾ Moutsalepagar is samengesteld uit 250 cm³ moutextract, 2 gr. salep, 750 cm³ water, 20 gr. agar.

het mycelium van deze schimmel geïnfecteerd heb, vond ik na 23 weken buiten op de tak bij de drie infectieplaatsen vele vruchtlichamen. Een uitzaaiing op moutsalep van de conidiën uit deze vruchtlichamen leverde zonder uitzondering weer dezelfde schimmel op.

Bij determinatie bleek de schimmel te zijn *Myxosporium carneum* Lib.

Uit kankers van beuken in Soestdijk isoleerde ik op gelijke wijze *Nectria galligena* Bres. var. *majoris* Wr.

Proef: 12 Nov. 1930 werden takken (diameter $\pm \frac{1}{2}$ cm) van eenige $\pm 1\frac{1}{2}$ M hoge beukjes geïnfecteerd met verschillende schimmels. Voor deze infecties werden 1 cm hoge tangential-sneden tot op het hout gemaakt, die gericht waren van de top naar de basis der tak, terwijl de basis van de losgesneden bast aan de tak verbonden bleef. Een klein stukje van een schimmelcultuur werd met een steriele entnaald tusschen de tak en het losgesneden stukje bast gebracht. Met de volgende schimmels werd geïnfecteerd:

- 1° *Stereum hirsutum* Fr. 5 maal
- 2° *Stereum rugosum* Pers. 3 maal
- 3° *Asterosporium Hoffmanni* Kze. 3 maal
- 4° *Pleurotus ostreatus* Jacq. 3 maal
- 5° *Nectria galligena* Bres. 5 maal
- 6° *Pholiota aurivella* Batsch. 3 maal
- 7° *Polyporus squamosus* Huds. 4 maal
- 8° *Phlebia aurantiaca* Sow. 4 maal

Ter contrôle werd aan vier takken een tangentialsnede gemaakt, terwijl bij drie hiervan een klein stukje steriele voedingsbodem tusschen de tak en het losgesneden stukje bast werd gebracht.

Resultaat ad 1: Na elf weken werden 2 infecties van *Stereum hirsutum* en één contrôlesnede bekeken. De beide infecties gaven hetzelfde resultaat.

Vlak boven de infectieplaats (fig. 6) waren de celwanden van de jongste 6—8 rijen phloeem, ph, zeer sterk, van bastparenchym en cambium weinig verdikt. Al deze wanden waren oranje-geel vergomd. Van de meeste phloelementen was het lumen tot een tangential gericht, grillig gevormd spleetje, sp, gereduceerd. Nog regelmatige tangentiale rijen bastparenchymcellen waren blijven

bestaan, waarvan het lumen evenals van de enkele overgebleven phloemelementen geheel of gedeeltelijk was opgevuld met groote massa's bruin-gele protoplastgom. Deze gom vulde meestal de cellen op vanaf de wand naar het centrum van de lumina. Het oudere phloem was tangentiaal gerekt met weinig gezwollen wanden en in enkele lumina, meestal van bastparenchymcellen, veel protoplastgom.



Figuur 6.

Fagus sylvatica. Vlak boven de plaats, waar de tak in de winter geïnfecteerd is met *Stereum hirsutum*. Na 11 weken. Dw. dsn. 560 X.

x. xyleem, ph. phloem, oph. geoblitereerd phloem, sp. spleetvormige celrest.
Fagus sylvatica. Just above the place of infection. The branch had been infected in winter with *Stereum hirsutum*. After 11 weeks. Tr. sec. X 560.

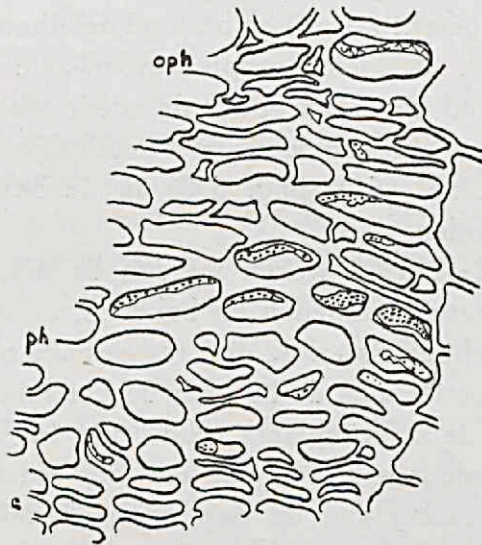
x. xylem, ph. phloem, oph. obliterated phloem, sp. narrowed cell.

Vlak onder de infecties waren de verdikkingen van de celwanden iets geringer dan boven de infecties; de kleur van de verdikte wanden en van de gomproppen in de cellen minder intensief bruin-geel. Het kleurverschil van wand- en protoplastgom resp. onder

en boven de infectieplaats is grooter dan het geringe verschil in zwelling van de celwanden.

Ook aan de zijde van de tak tegenover de geïnfecteerde wonden waren de celwanden van het phloem eenigszins verdikt en bevatten de lumina van phloem- en bastparenchymcellen (vooral tegenover de bovenkant van de wond) protoplastgom, echter in mindere mate dan aan de zijde der infectie.

Fig. 7 geeft een beeld van het phloem op $2\frac{1}{2}$ cm afstand boven de plaats van infectie. De celwanden van het phloem, ph, zijn minder gezwollen dan vlak boven de infectieplaats. Een weinig protoplastgom is in de cellen aanwezig.



Figuur 7.

Fagus sylvatica. $2\frac{1}{2}$ cM. boven de plaats, waar de tak in de winter geïnfecteerd is met *Stereum hirsutum*. Na 11 weken. Dw. dsn. $560 \times$.

x. xyleem, ph. phloem, oph. geobliteerd phloem.

Fagus sylvatica. 1 inch above the place of infection. The branch had been infected in winter with *Stereum hirsutum*. After 11 weeks. Tr. sec. $\times 560$.

x. xylem, ph. phloem, oph. obliterated phloem.

Zoowel boven als onder de geïnfecteerde wonden is er op 5 cm afstand nog een uiterst geringe wandzwelling bij de cellen van phloem en bastparenchym en is er een weinig groen-geel gekleurde protoplastgom te vinden in ongeveer de helft van het aantal bastparenchymcellen en in enkele phloemelementen.

Resultaat contrôle: Ook een contrôletak toonde na 11 weken vlak boven de tangentiaalsnede sterke wandverdikkingen van de jongste 6—8 rijen phloeemelementen en van de cambiumcellen. Van het lumen was zelden meer dan een spleet over, terwijl in de groote, rond gebleven bastparenchymcellen de protoplasten in geel-bruine gomproppen veranderd waren. Ook bij deze contrôlewond was het oudere, geoblitereerde phloeem tangentiaal gerekt met weinig wandverdikkingen en waren in enkele cellen van phloeem en bastparenchym proppen protoplastgom.

Toch was de reactie iets minder sterk dan bij de geïnfecteerde tangentiaalsneden. Onder de wond waren slechts geringe celwandverdikkingen in de jongste 6—8 rijen phloeem (terwijl de oudere rijen tangentiaal gerekt waren) en bestond de inhoud van de phloeem en bastparenchym uit kleine propjes groen-gele protoplastgom.

Op 1 cm afstand boven en onder de snede was nog slechts wat dood protoplasma (groene kleur met methylgroen, *Strasburger*, *Koernicke*, (64), pag. 690) in de bastparenchymcellen als reactie te vinden.

Resultaat ad 1: Na 22 weken werden de drie andere infecties met *Stereum hirsutum* gesneden en bekeken; eveneens de infecties met de overige schimmels en de drie resterende contrôlewonden.

Bij al deze infecties was de tak aan de buitenkant over 1—5 cm boven en onder de infectieplaats rood-bruin tot oranje-bruin verkleurd. Op dwarsdoorsnede van de tak was macroscopisch steeds een bruine verkleuring van de bast en gedeeltelijk van het hout te zien, die overeenkwam met de plaats van de uitwendige takverkleuring.

Het microscopische beeld vlak boven de met *Stereum hirsutum* geïnfecteerde wonden toonde overeenkomstige doch sterkere celwandverdikkingen in phloeem en bastparenchym en sterker vergomming van de wanden en protoplasten dezer cellen dan na 11 weken. Meer bastparenchymcellen waren in het degeneratieproces opgenomen, hadden vergomde wanden en een vernauwd grillig begrensd lumen.

De zwelling van de respectievelijke celwanden vlak onder de infectieplaatsen was een zeer weinig zwakker dan erboven. Ook in dit geval was steeds het vergommingsproces van celwanden en protoplasten boven de infectieplaats verder gevorderd dan eronder.

Op 5 cm afstand onder de geïnfecteerde wonden waren de wanden der phloemelementen nog zoo sterk gezwollen, dat enkele lumina hoewel nog niet tot spleten gereduceerd, toch zeer smal waren geworden. De meeste bastparenchymcellen bevatten veel groote, geelbruine proppen protoplastgom, terwijl op 5 cm boven de wond de celwanden van het phloem en bastparenchym nog slechts in zeer geringe mate verdikt waren en deze cellen evenals de cambiumcellen vergomde protoplasten hadden.

Aan de takzijde tegenover de geïnfecteerde wond waren de celwanden in het phloem een weinig gezwollen en was er in bastparenchym en phloem, vooral tegenover de bovenkant van de wond, licht gekleurde protoplastgom.

Resultaat ad 2: Slechts één der drie infecties met *Stereum rugosum* is doorgelopen. De veranderingen in phloem, bastparenchym en cambium zijn vlak boven en vlak onder de infectieplaats gelijk en zijn geheel overeenkomstig de veranderingen vlak boven de infectiewond met *Stereum hirsutum*. Ook op verschillende afstanden boven en onder de geïnfecteerde wond waren de veranderingen gelijk aan de veranderingen op overeenkomstige afstanden boven de *Stereum hirsutum*-infectie.

Resultaat ad 3: Door de infectie met *Asterosporium Hoffmanni* was na 23 weken de reactie in zooverre verschillend van die op *Stereum hirsutum* na 22 weken, dat vlak boven en vlak onder de infectieplaats de wanden van de jongste 6—8 rijen phloem en bastparenchym iets minder doch onregelmatiger waren gezwollen en vergomd, zoodat de lumina van de phloem zoowel als van de bastparenchymcellen vooral boven de wond zeer onregelmatig en grillig begrensd waren. Wellicht waren de celwandverdichtingen vlak boven de wond een weinig sterker dan eronder.

Ook op 4 cm afstand onder de infectieplaats waren de celwanden van phloem en bastparenchym slechts een weinig gezwollen en op 5½ cm afstand onder de infectieplaats was er minder en lichter gekleurd protoplastgom in phloem en bastparenchym dan op gelijke afstand van de infecties met *Stereum hirsutum*.

Resultaat ad 4: *Pleurotus ostreatus* had na 23½ week bij twee van de drie infecties soortgelijke reacties veroorzaakt als *Stereum hirsutum* na 22 weken.

Vlak onder de infectieplaats waren de overgebleven cellumina

van phloem en bastparenchym eenigszins grillig begrensd, zooals bij de infectie met *Asterosporium Hoffmanni*, terwijl de omtrekken van deze lumina boven de wond regelmatig waren, zooals bij de infectie met *Stereum hirsutum*. Vooral boven, maar ook onder de infectieplaats waren de verdikte celwanden donkerder bruin-geel gekleurd dan bij de drie vorige infecties en waren de resterende cellumina van bastparenchym en phloem opgevuld met meer en donkerder bruin-gele tot oranje-gele gom, die weer het lumen in centripetale richting opvulde.

3½ cm boven de infectieplaats waren de celwanden van het phloem en bastparenchym nog onregelmatig gezwollen en weinig of niet lichtgeel gekleurd, de phloemelementen nauw, soms nog tot spleten gereduceerd en waren er in de lumina der bastparenchymcellen en resterende phloemelementen groote oranje-gele proppen protoplastgom. Op 4 cm eronder echter waren deze wanden iets sterker gezwollen en minder gekleurd dan erboven, met eveneens nog enkele tot spleten gereduceerde phloemelementen en iets minder protoplastgom.

Op deze afstand heb ik in eenige zeefvaten met zulke verdikte wanden mycelium waargenomen; eveneens in het phloem en in de houtvaten vlak boven en vlak onder de plaats van infectie.

De al of niet verdikte, zwak geel gekleurde celwanden van deze jongste 6—8 rijen op resp. 3½ en 4 cm afstand boven en onder de infectiewond kleurden nog blauw-violet met chloorzink-jodium, terwijl het oudere phloem- en bastparenchymweefsel zwak rood kleurde met phloroglucine en HCl.

Tot op 8 cm onder en 7 cm boven de infectieplaats is protoplastgom in de meeste bastparenchymcellen en enkele phloemelementen waar te nemen.

Ook hier vinden we aan de takzijde tegenover de infectiewond eenige desorganisatie door gezwollen celwanden van phloem en bastparenchym en eenige protoplastgom.

De derde infectie met *Pleurotus ostreatus* was slechts weinig doorgelopen en de veranderingen in phloem- en bastparenchymweefsel waren zeer gering.

Resultaat ad 5: Na 23½ week bleken bij microscopisch onderzoek van 4 doorgelopen infecties met *Nectria galligena* (de 5e was niet doorgelopen) de celwandverdikkingen van het phloem

en bastparenchym vlak boven de infectie ongeveer gelijk aan, echter vlak eronder sterker te zijn dan de reactie op de infectie met *Stereum hirsutum* na 22 weken. Vlak onder de infectie was de reactie zelfs een weinig sterker dan erboven. De lumina van eenige phloemelementen waren geheel verdwenen. De celwanden van phloem en bastparenchym waren vooral boven de infectie geel gekleurd. Ook de protoplastgom boven en onder de wond was donkerder bruin-geel gekleurd dan bij de *Stereum hirsutum*-infectie en had zich tegen de celwand aangelegd.

Op 4 cm afstand onder de infectiewond waren de celwanden van het jongste phloem en bastparenchym eenigermate gezwollen en was de inhoud van deze cellen, ook op 4 cm afstand boven de infectie, in gom veranderd.

Resultaat ad 6: Na 25 weken had ook *Pholiota aurivella* vlak boven en vlak onder de drie infectieplaatsen een sterke doch gelijkmatige verdikking van de celwanden in de jongste 6—8 rijen phloem en bastparenchym veroorzaakt, van de meeste phloemelementen en de helft der bastparenchymcellen was slechts een klein lumen overgebleven. De celwandmassa was geel gekleurd en de resterende cellumina waren opgevuld met donker bruin-gele tot oranje-gele gom. De verdikking der celwanden was ook hier vlak onder de infectie iets geringer dan dit het geval was vlak erboven, waardoor boven de infectie de resterende cellumina kleiner waren.

Ook 5 cm boven de infecties waren de celwanden van het phloem en bastparenchym nog uiterst weinig gezwollen en bevatten de cellen kleine propjes protoplastgom. Op 4 cm onder de infecties echter waren de celwanden van bastparenchym en phloem nog zeer gezwollen en geel gekleurd, enkele phloemelementen waren zeer smal geworden. In de helft van de bastparenchym- en phloemelementen vinden wij groote massa's oranje-gele protoplastgom.

Resultaat ad 7: Van de infecties met *Polyporus squamosus* was er slechts één een weinig doorgelopen en toonden na 25 weken de veranderingen in phloem en bastparenchym geen kwalitatief verschil met de reacties als hierboven beschreven. De veranderingen waren slechts zeer veel geringer.

Resultaat ad 8: Na 25 weken hadden de twee doorgelopen infecties met *Phlebia aurantiaca* sterke veranderingen in phloem en

bastparenchym veroorzaakt, gelijk de reactie op *Pholiota aurivella*.

Als eenig verschil zijn op 5 cm afstand boven de infectieplaats de celwanden van phloeem en bastparenchym iets meer gezwollen en is er meer protoplastgom in deze cellen dan op gelijke afstand boven de infectieplaats met *Pholiota aurivella*.

Resultaat contrôle: De contrôlewonden, die dus bestonden uit een tangentiaalsnede zooals die voor de infecties gemaakt werd, met of zonder steriele voedingsbodem, toonden na 23 weken vlak boven en vlak onder de wonden wandverdikkingen van de phloeem-elementen (behalve in de jongste 4—6 rijen), die verhout waren (phloroglucine en HCl). De verdikte wanden hadden ook niet de gele kleur en in de bastparenchymcellen was slechts wat groen-gele protoplastgom te vinden.

Op 3 cm afstand waren boven de wonden in iets grooter aantal bastparenchym- en phloeemelementen dan eronder, nog kleine propjes groen-gele gom.

Proef: Nu werden ook op 8-5-1931 beuketakken geïnfecteerd met 1° *Pleurotus ostreatus* en 2° *Nectria galligena* benevens op 29-5-1931 met 3° *Myxosporium carneum*, bovendien werden ter contrôle drie tangentiaalsneden gemaakt.

Resultaat: Na resp. 26, 25 en 23 weken bleek, dat de wonden gesloten waren door twee wallen callus, grootendeels bestaande uit houtvaten, steencellen en dunwandige bruine parenchymateuze cellen met protoplastgom of kristallen van Ca-oxalaat. Deze wallen waren vanaf de in de lengte van de tak liggende wondranden naar elkaar toegegroeid.

Resultaat ad 1: Van *Pleurotus ostreatus* was slechts één der drie infecties doorgelopen. De uitwendige takverkleuring liep eenzijdig tot 2 cm boven en 7 cm onder de wond door.

De veranderingen in het phloeem en bastparenchym vlak boven en vlak onder de infectieplaats weken kwalitatief niet af van de veranderingen door de infecties in de winter veroorzaakt (zie voren).

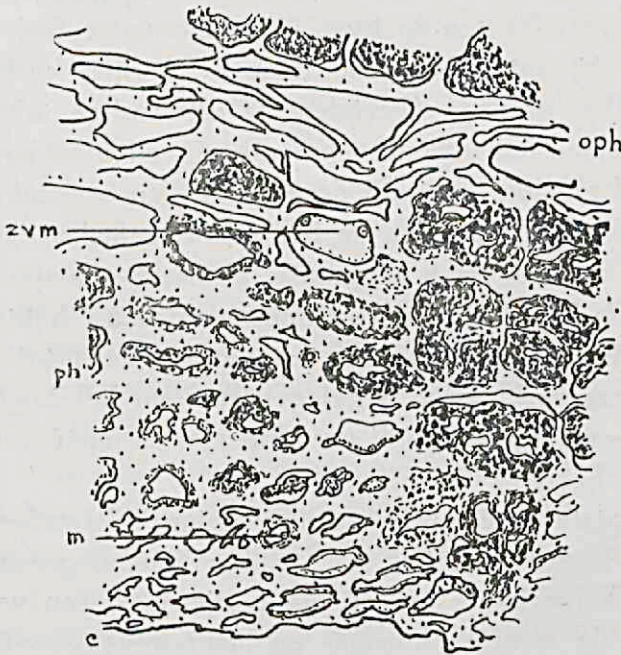
Hier was echter het wandverdikkingsproces onder de wond sterker dan erboven. Het vergommingsproces was, evenals in de winter, boven de wond het meest gevorderd.

Zoowel onder (fig. 8) als boven de infectieplaats waren de celwanden van phloeem, ph, en bastparenchym sterker verdikt dan bij de winterinfecties en behalve de phloeemelementen waren meer

lumina van bastparenchymcellen tot spleten gereduceerd of verdwenen in de celwandmassa.

De kleur van wand- en protoplastgom was bij de zomerinfectie donkerder geel-oranje dan bij de winterinfecties en evenals bij deze laatsten boven de infectieplaats donkerder dan eronder.

De invloed loopt bij de zomerinfectie over grooter afstand door, zoodat wij op $6\frac{1}{2}$ cm onder de infectieplaats nog complexen met zeer verdikte celwanden vinden, waarin enkele celrestspleten en



Figuur 8.

Fagus sylvatica. Vlak onder de plaats, waar de tak in het voorjaar geïnfecteerd is met *Pleurotus ostreatus*. Na 26 weken. Dw. dsn. $560\times$.

c. cambiumgrens, ph. phloeem, oph. geoblitereerd phloeem, zvm. zeefvat, waarin mycelium, m. mycelium in celrest.

Fagus sylvatica. Just below the place of infection. The branch had been infected in spring with *Pleurotus ostreatus*. After 26 weeks. Tr. sec. $\times 560$.

c. inner face of the phloem, ph. phloeem, oph. obliterated phloeem, zvm. sieve tube with mycelium, m. narrowed cell with mycelium.

verder groote bastparenchymcellen, die geel-bruine protoplastgom bevatten. Op 5 cm boven de infectieplaats daarentegen vinden wij aan phloeem en bastparenchym nog slechts een geringe celwandverdikking, vernauwde phloeemelementen en wat geel-bruine proto-

plastgom in een aantal phloem- en bastparenchymcellen. Dit laatste beeld vinden wij eveneens op 12 cm afstand onder de infectieplaats.

Slechts de sterk verdikte, niet vergomde celwanden kleuren rood in phloroglucine en HCl.

Op vele plaatsen is in de zeefvaten mycelium waargenomen (fig. 8, zvm).

Langs de, evenwijdig aan de lengtes van de tak verloopende, zijranden van de eenzijdige, uitwendige takverkleuring was in dwarsdoorsnede het onder deze verkleuring gelegen, sterk aangetaste phloem-, bastparenchym- en cambiumweefsel aan elk der twee radiale zijkanten begrensd door 3—4 rijen kurkcellen. Aan deze kurkcellen grensde (bezijden de uitwendige takverkleuring) een wondweefsel, dat uit parenchymateuze cellen en houtvaten was samengesteld en door een aan deze kurkcellen grenzend meristeem gevormd was. De kurkcellen en het wondweefsel vormen tezamen de overgang van het sterk aangetaste phloem-, bastparenchym- en cambiumweefsel (waarin het cambium noch nieuw hout, noch nieuw phloem en bastparenchym heeft kunnen vormen) tot het weefsel, dat buiten deze verkleuring is gelegen en waar het cambium zoowel een nieuwe houtring als een nieuw phloem- en bastparenchymweefsel gevormd heeft.

In dit laatste weefsel is slechts eenige celwandverdikking in phloem en bastparenchym, een grillige lumenbegrenzing in het phloem (behalve in de jongste 4—6 rijen) en een weinig protoplastgom in de meeste phloem- en bastparenchymcellen waar te nemen.

In de sterk aangetaste phloem- en bastparenchymzône is dicht bij de begrenzende kurkcellen een vrij scherpe overgang te zien van sterk verdikte en tevens oranje-geel vergomde wanden van deze cellen en sterk verdikte, niet vergomde celwanden, welke aan de kurkcellen grenzen.

Ook aan de onder- en bovenrand van de uitwendige takverkleuring zien we een overgang van het sterk aangetaste weefsel, waar geen nieuw hout, phloem of bastparenchym gevormd is tot de resp. onder en boven de verkleuring gelegen minder aangetaste weefsels, waar wel een nieuwe houtring en nieuw phloem en bastparenchym gevormd zijn. In deze overgang vinden wij, tusschen hout en bast, 15—20 celrijen wondweefsel bestaande uit houtele-

menten en dunwandige parenchymateuze cellen. Deze parenchymateuze cellen, die grootendeels aan de bastzijde van dit wondweefsel liggen, bevatten meestal eenige licht bruine protoplastgom, soms echter ook kristallen van Ca-oxalaat. De meeste houtelementen liggen in de, aan de houtcilinder grenzende helft van het wondweefsel, en bevatten eveneens eenige licht bruine gom.

Resultaat ad 2: Twee der drie infecties met *Nectria galligena* waren doorgelopen. De takken waren uitwendig roodbruin van kleur tot \pm 4 cm onder en 6 cm boven de infectieplaats. De reactie van het phloeem en bastparenchym is ook in dit geval sterker dan na de winterinfecties.

Vlak onder de infectieplaats valt de vooral complexgewijze sterke wandverdikking in het phloeem op, enkele lumina zijn hier verdwenen. Vlak erboven zien we minder sterke wandverdikkingen dan eronder, hoewel eveneens complexgewijze, benevens groote hoeveelheden donker geel-oranje protoplastgom, die in de cellen van bastparenchym en phloeem rondom tegen de wand aanliggen. Ook de celwanden zijn vergomd.

In de zeefvaten te midden van verdikte en vergomde celwanden is mycelium gevonden.

Op 6 cm afstand zijn de celwanden van phloeem, bastparenchym en cambium onder de infectieplaats nog sterk verdikt, vooral complexgewijze, en vergomd, terwijl de resterende cellumina rondom tegen de celwand nog oranje-gele protoplastgom bevatten. Boven de infectieplaats zijn de wanden van phloeem en bastparenchym minder gezwollen en meer vergomd dan eronder en de lumina bevatten donkerder protoplastgom. De celwandverdikkingen en -vergommingen zijn ook op deze afstanden steeds sterker dan bij de winterinfecties. Zelfs 14 cm boven de infectieplaats zijn de celwanden van phloeem en bastparenchym nog een weinig verdikt, zacht geel van kleur en zijn de phloeelementen tangentiaal gerekt.

Ook hier vinden wij nog mycelium in de zeefvaten.

Resultaat ad 3: Elk der drie infecties met *Myxosporium carneum* had een zeer scherp begrensde rood-bruine verkleuring eenzijdig buiten op de tak veroorzaakt, die resp. tot 7 cm, $2\frac{3}{4}$ cm, $2\frac{1}{2}$ cm, onder en 5 cm, $3\frac{3}{4}$ cm, $3\frac{3}{4}$ cm boven de infectieplaatsen doorliep.

In deze verkleuring waren de takken vol vruchtlichamen. In houtvaten en phloeelementen heb ik mycelium waargenomen.

Vlak onder de infectieplaatsen was alle weefsel buiten de houtcylinder een doode en totaal vergomde, uit elkaar vallende massa, terwijl $\frac{1}{2}$ cm hieronder de celwanden van phloeem en bastparenchym gezwollen, zeer sterk vergomd en hel oranje gekleurd waren. In deze wandgom kwamen ook donkerder oranje gekleurde deelen voor van vergomde protoplasten uit geheel verdwenen cel-lumina. Van de phloeemelementen en de meeste bastparenchymcellen waren slechts tangentiaal gerichte smalle resten over, terwijl de overige elementen, voor het meerendeel bastparenchym, zeer grillig begrensd waren en veelal protoplastgom bevatten. Ook de wanden van de cambiumcellen waren vergomd.

Overeenkomstige beelden vinden wij vlak boven en tot $\frac{1}{2}$ cm boven de infectieplaatsen. Op $2\frac{1}{2}$ cm boven de infectiewonden is het beeld nog weinig verschillend van de boven gegeven beschrijving. Het phloeem-, bastparenchym- en cambiumweefsel is minder gezwollen, een weinig minder vergomd en een weinig vaster.

Echter onder de wond zijn de wanden van de phloeemelementen en de meeste bastparenchymcellen op deze afstand sterker verdikt en minder vergomd dan erboven. De phloeemelementen zijn verdwenen in de celwandmassa. In de lumina van de resterende bastparenchymcellen zijn nog groote geel-oranje massa's protoplastgom.

Op 6 cm afstand zijn, vooral onder de infectiewonden, de celwanden van het phloeem en bastparenchym nog eenigermate gezwollen, de phloeemelementen zijn grillig van vorm en bevatten evenals de bastparenchymcellen, vooral boven de infectieplaatsen, geel-bruin gekleurde propjes protoplastgom.

Bij al deze infecties zijn aan de takzijde tegenover de wond de wanden van bastparenchym en phloeem een weinig gezwollen en bevatten de lumina kleine propjes weinig gekleurde protoplastgom, de phloeemelementen zijn grillig van vorm.

Ook hier vinden wij op de grenzen van de eenzijdige takverkleuringen de bij *Pleurotis*-infectie beschreven overgangen van sterk tot minder sterk aangetast phloeem- en bastparenchymweefsel (pag. 38).

Myxosporium carneum heeft sterker invloed uitgeoefend en sterker veranderingen in phloeem en bastparenchym teweeggebracht dan één der andere infecties in winter of zomer.

Resultaat contrôle: De drie contrôlewonden, dus de niet geïn-

fecteerde tangenciaalsneden, hadden na resp. 24 en 27 weken vlak boven en onder de wonden slechts een geringe celwandverdikking veroorzaakt in phloeem en bastparenchym. Wel was er in het grootste aantal bastparenchymcellen en enkele phloeemelementen geel-bruine protoplastgom aanwezig, eveneens in iets geringer mate op 3 cm afstand van de wond. De vorming van protoplastgom was meer geprononceerd dan bij de contrôlewonden in de winter. Deze zomercontrôlewonden waren evenals de wonden der zomerinfecties afgesloten door twee wallen callus.

Proef: Infecties met *Stereum hirsutum*, *Asterosporium Hoffmanni*, *Pholiota aurivella* en *Phlebia aurantiaca* op 8-5-1931 zijn niet doorgelopen.

c. Injecties

Teneinde de invloed van de schimmel iets nader te onderzoeken heb ik takken van $\pm 1\frac{1}{2}$ M hoge beuken geïnjectieerd met gesteriliseerde vloeibare mout (10% moutextract in water), pH = 4,5, waarin stofwisselingsproducten resp. van *Nectria galligena* en *Myxosporium carneum*.

Hiertoe nam ik 100 cm³ Erlemeyerkolfjes, elk met 40 cm³ vloeibare mout, waarin de schimmel werd geënt en gedurende 2 weken in een thermostaat gezet bij 23° C., daarna gedurende 2 weken bij kamertemperatuur. Deze cultures werden nu door een bacteriefilter (E. K. Schichten, Grösze 6) afgefiltreerd en het filtraat, dat een pH = 5,0 had, met een, gedurende 24 uur in 50% alcohol gedesinfecteerd injectiespuitje in twee tegenovergestelde kanten van de tak gebracht. Het injectiespuitje werd daartoe in een schuin naar de basis van de tak gerichte stand zoover mogelijk (ongeveer tot de houtcilinder) in de tak gebracht. (± 1 cm³ filtraat per injectie, waarvan dan een deel langs de buitenkant van de tak afliep.)

Proef: Zoo werden dan op 10-6-1931 zes beuketakken tweezijdig geïnjectieerd met stofwisselingsproducten van *Nectria galligena* en ter contrôle drie takken met steriele vloeibare mout, benevens op 3-9-1931 zeven takken met stofwisselingsproducten van *Myxosporium carneum* en drie takken met steriele vloeibare mout.

Resultaat: Na 23 weken waren de injectiewonden van 10-6-1931 afgesloten met twee dikke wallen callus in tegenstelling met de

injectiewonden van 3-9-1931 na $12\frac{1}{2}$ week. ¹⁾ Vlak onder en vlak boven de injectieplaatsen zoowel van de beide stofwisselingsproducten als van de vloeibare mout waren de celwanden van phloeem en bastparenchym weinig of niet gezwollen en waren er propjes protoplastgom in bijna al deze cellen. Op eenige plaatsen waren zeer duidelijk gommassa's op de zeefplaten waar te nemen.

De gomvorming was bij de injecties met stofwisselingsproducten van *Myxosporium carneum* een weinig sterker dan van *Nectria galligena* en bij deze injecties weer iets sterker aanwezig dan bij de contrôle-injecties, bovendien vlak boven de injectiewonden iets sterker dan vlak eronder.

Bij al deze injecties vonden wij de gompropjes in de bastparenchymcellen tot 5—6 cm onder en ongeveer 4 cm boven de injectieprikken. Wellicht is de, schuin naar de basis van de tak gerichte, stand van het injectiespuitje oorzaak, dat de reactie iets verder naar beneden doorloopt.

Teneinde de invloed van de zuurgraad van een injectievloeistof na te gaan, werden van eenige stoffen oplossingen van verschillende pH geïnjicieerd.

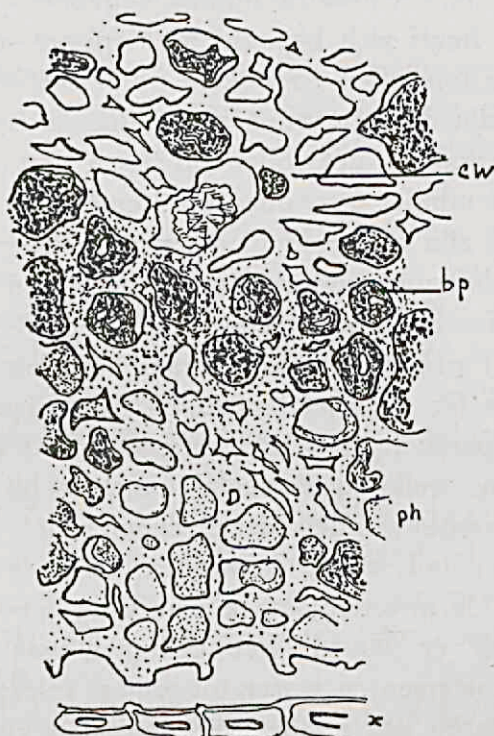
Proef: Op 23 Dec. 1930 heb ik verschillende takken van $\pm 1\frac{1}{2}$ M. hooge beuken op boven beschreven wijze geïnjicieerd resp. met zoutzuur, pH = 1 en pH = 3; verder met oxaalzuur, pH = 1 en pH = 3 (zie Michaelis) (40). Met elk dezer vier vloeistoffen heb ik twee takken tweezijdig geïnjicieerd.

Resultaat: 20 weken na de injecties met HCl, pH = 1 waren vlak boven (fig. 9) en vlak onder de wonden de celwanden van phloeem, ph, en bastparenchym, bp, van de jongste 8—10 rijen sterk verdikt en vergomd. In het oudere phloeem kwamen complexgewijze sterke celwandverdikkingen, cw, voor en veel protoplastgom in een deel der bastparenchymcellen. Enkele lumina waren zoowel in het oudere als in het jongere phloeem tot kleine grillige spleetjes gereduceerd. Ongeveer de helft van de bastparenchymcellen waren geheel opgevuld met oranje-gele gom. De verdikte celwanden waren geel van kleur.

In het oudere phloeem zijn de sterkst verdikte, niet vergomde celwanden verhout, kleuren rood met phloroglucine en HCl.

¹⁾ Verg. noot onderaan pag. 23.

De celwanden waren zowel in het jongste als in het oudere phloem- en bastparenchymweefsel het sterkst verdikt onder de injectieplaats, waar de phloemelementen een spleetvormig, de bastparenchymcellen nog slechts een klein rond lumen behouden hadden. Het weefsel was niet tangentiaal gerekt.



Figuur 9.

Fagus sylvatica. Vlak boven de plaats, waar de tak in de winter geïnjecteerd is met HCl, pH = 1.0. Na 20 weken. Dw. dsn. 560 \times .

x. xyleem, ph. phloem, bp. bastparenchym, cw. complexgewijze sterke celwandverdikking.

Fagus sylvatica. Just above the place of injection. The branch had been injected in winter with HCl, pH = 1.0. After 20 weeks. Tr. sec. \times 560.

x. xylem, ph. phloem, bp. phloem parenchyma, cw. stronger swelling of the cell walls in parts of the phloem.

Op $2\frac{1}{2}$ cm onder en 3 cm boven de injectieplaatsen waren er nog slechts kleine propjes weinig gekleurde protoplastgom in de bastparenchymcellen en in enkele phloemelementen.

Na verloop van eveneens 20 weken hadden de injecties met HCl, pH = 3 overeenkomstige doch minder sterke veranderingen veroorzaakt in de cellen van phloem en bastparenchym. De wanden zijn nog vrij sterk verdikt en zacht geel van kleur. Wel hebben enkele phloemelementen nog slechts een zeer klein lumen over, doch zijn sporadisch tot spleten gereduceerd en de bastparenchymcellen hebben weinig van hun lumina ingeboet. De vergomming van protoplasten heeft zich bepaald tot ongeveer de helft van het aantal bastparenchymcellen en enkele phloemelementen.

Daarentegen zijn de celwanden van phloem, bastparenchym en cambium nog eenigszins gezwollen op 3 cm afstand onder de injectieprikken, iets minder gezwollen op 3 cm boven de injectieplaatsen. De wanden zijn op beide plaatsen nog lichtgeel vergomd en er is meer protoplastgom, vooral in de jongste rijen van deze cellen, dan op gelijke afstanden van de injecties met HCl, pH = 1.

Het oxaalzuur, pH = 1 was oorzaak, dat na 21 weken vlak boven en vlak onder de injectieplaatsen de meeste cellumina van phloem en bastparenchym in de jongste 8—10 rijen vol donker gele gom waren, welke gom veelal aansloot bij de verdikte en donkergeel vergomde wanden dezer cellen. Het oudere phloem en bastparenchym had weinig gezwollen, sterk vergomde celwanden. Vlak onder de injectieplaatsen waren de celwanden iets meer verdikt dan vlak er boven, het cellumen was klein geworden en enkele phloemelementen waren tot grillige spleetjes gereduceerd. De celwanden waren iets minder vergomd dan vlak boven de injectieprikken.

Op $1\frac{1}{2}$ cm afstand onder de injectieplaatsen waren er nog kleine propjes protoplastgom in phloem en bastparenchym, waarvan de wanden nog een weinig gezwollen waren, terwijl er op $2\frac{1}{2}$ cm afstand boven de injectieplaatsen, waar de wanden van deze cellen eveneens een weinig gezwollen waren, veel bruine gom was in ongeveer de helft van het aantal bastparenchymcellen (echter niet in de jongste 2—3 rijen).

De aantasting was zeer zeker sterker dan door injectie met HCl van gelijke zuurgraad veroorzaakt.

Hierbij moet niet vergeten worden, dat bij een pH = 1 de moleculaire concentratie van oxaalzuur $3\frac{3}{4}$ maal zoo sterk is als van het zoutzuur; terwijl voor een pH = 3 daarentegen de moleculaire

concentratie van oxaalzuur slechts $1\frac{1}{4}$ maal de moleculaire concentratie van HCl is.

Het oxaalzuur, pH = 3 gaf eveneens een sterker reactie dan HCl, pH = 3. De celwandverdichtingen in phloem en bastparenchym vlak onder en vlak boven deze injectieplaatsen zijn iets minder dan door oxaalzuur, pH = 1. De vergomming van celwand en celinhoud veel minder. De protoplastgom is meer geel-bruin van kleur in plaats van helder geel.

Op $2\frac{1}{2}$ cm boven en 2 cm onder de injectieplaatsen zijn de wanden van phloem en bastparenchym nog een weinig gezwollen, hier en daar licht geel gekleurd, en zijn er kleine propjes protoplastgom in de lumina.

Over het algemeen kwam de reactie van het phloem en bastparenchym onder invloed van HCl, pH = 1 na 20 weken vrijwel overeen met de hierboven beschreven reacties, veroorzaakt door *Pholiota aurivella* of *Phlebia aurantiaca* na 25 weken. (pag. 35). De vergomming resp. van de celwanden en protoplasten was iets verder gevorderd en wat intensiever gekleurd dan bij deze infecties.

Proef: Op 28-5-1931 werden op gelijke wijze met elk der volgende vloeistoffen twee takken geïnjecteerd: HCl, pH = 3.6; HCl, pH = 6.1; oxaalzuur, pH = 3.6; oxaalzuur, pH = 6.1; NaOH, pH = 8.6; NaOH, pH = 7.3, benevens twee controle-injecties met water, pH = 7.0.

Resultaat: Na 27—30 weken waren door de invloed resp. van HCl, pH = 3.6, oxaalzuur, pH = 3.6 en NaOH, pH = 8.6 de celwanden van phloem en bastparenchym vlak boven de injectieplaatsen in uiterst geringe, vlak onder de injectieplaatsen in geringe mate verdikt. De gompropjes in deze cellen waren vlak boven de injectieprikken iets talrijker en donkerder gekleurd dan er onder. Beide reacties in afnemende sterkte bij de injecties resp. met oxaalzuur, NaOH en HCl.

Op 3 cm afstand onder de met oxaalzuur geïnjecteerde prikwonden was er nog hier en daar een geringe wandverdichting in phloem en bastparenchym, terwijl ook op deze afstand boven de injectieplaatsen in een klein aantal dezer cellen (niet in de jongste 3—5 rijen) nog vrij veel geel-bruine protoplastgom aanwezig was.

De veranderingen waren buitengewoon veel minder sterk dan

de veranderingen 20—24 weken na de injecties met HCl, pH = 3 en oxaalzuur, pH = 3 in de winter. (van 23-12-1930)

Bij de injecties met HCl, pH = 6.1, oxaalzuur, pH = 6.1, NaOH, pH = 7.3 en water, pH = 7.0 waren er onder de injectieplaatsen zeer gering, erboven echter niet verdikte celwanden van phloem en bastparenchym en vonden wij in deze cellen kleine, groen-geel tot geel-bruin gekleurde gompropjes.

De vorming van protoplastgom liep bij de injecties met chemicaliën zoowel als met water door tot ± 2 cm boven en onder de injectiewonden.

De reacties waren iets minder sterk dan door de injecties met een zuurgraad resp. van pH = 3.6 en pH = 8.6, en weer in afnemende sterkte resp. voor oxaalzuur, NaOH, HCl en water.

Ook hier moet er even op gewezen worden, dat de moleculaire concentraties van de respectievelijke vloeistoffen van gelijke zuurgraad verschillend zijn.

§ 2. *Tilia europaea*

In een dwarscoupe van een gezonde lindetak (fig. 10) zien we, dat bij de secundaire diktegroei het cambium, c, tusschen de sterk verbreedde primaire mergstralen, tangentiaal gestrekte bundels bastvezels, bv, heeft gevormd, die in radiale richting afwisselen met eveneens tangentiaal gestrekte celgroepen die bestaan uit phloem¹⁾ en bastparenchymcellen, bp. Radiaal door dit weefsel van phloem, bastparenchym en bastvezels loopen kleine mergstralen, km, die slechts 1 celrij breed zijn.

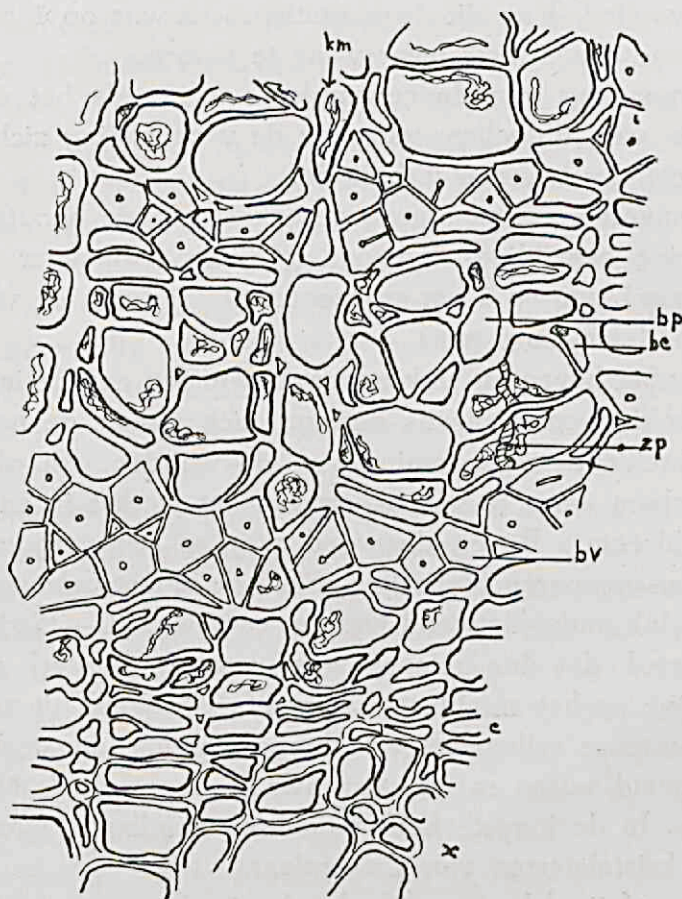
a. Verwondingen

Proef: Aan takken (diameter $\frac{1}{2}$ —1 cm) van ± 2 M hooge lindeboompjes werden op 13-12-1930 eenige wonden gemaakt en wel:

- 1° drie eenzijdige ringwonden (over de halve takomtrek);
- 2° vier ringwonden;

¹⁾ Ook bij de linden wordt phloem in de engste zin van het woord gebruikt en bestaat uit zeefvaten en begeleidende cellen.

- 3° twee wonden, bestaande uit twee ringsneden rondom de tak op een onderlinge afstand van $\frac{1}{2}$ cm;
 4° vier T-sneden. In twee gevallen was de basis van de T naar



Figuur 10.

Tilia europaea. Normale tak. Dw. dsn. $560 \times$.

x. xyleem, c. cambium, bv. bastvezel, zp. zeefplaat, bc. begeleidende cel,
 bp. bastparenchym, km. kleine mergstraal.

Tilia europaea. Normal branch. Tr. sec. $\times 560$.

x. xylem, c. cambium, bv. phloem fiber, zp. sieve plate, bc. companion cell,
 bp. phloem parenchyma, km. small medullary ray.

de stamkant van de tak gericht en in de twee andere gevallen naar de top van de tak.

Al deze wonden waren $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ cm hoog.

Resultaat ad 1: Na 20 weken werden van een tak met zoo'n

eenzijdige ringwond dwarscoupes gemaakt. Hierbij bleek dat de wanden en inhoud der phlooelementen en bastparenchymcellen vlak boven en onder de wond slechts aan een weinig gevorderd vergommingsproces onderhevig waren en de wanden uiterst weinig waren gezwollen. Van dit degeneratieproces was op 1 cm afstand van de wond reeds niets meer waar te nemen.

De vergomming van de celwanden was steeds het sterkste in de hoeken van de cellen, vanwaar de vergomming zich over het verdere deel der wanden uitbreidde.

Na 7 maanden echter waren de takken op de hoogte van de twee overige eenzijdige ringwonden dikker (diameter resp. $5\frac{1}{2}$ mm en 8 mm) dan op 1 cm en grooter afstand van de wond (diameter resp. 4 mm en 6 mm).

Er was vlak boven en vlak onder de wonden een geringe, gelijkmatige zwelling en eveneens geringe, zich vanuit de hoeken der cellen uitbreidende vergomming van de wanden van phloem en bastparenchym waar te nemen, en wel het sterkst in en nabij het jongste phloem. Boven de wond was er een vergomming der protoplasten van parenchymcellen en enkele phlooelementen. Vlak boven en vlak onder de wond had het cambium 20—25 rijen wondbast gevormd, dat dus gelegen was tusschen de sterk aangetaste phloemzone en het cambium. Dit weefsel bestond uit zeer groote parenchymateuze cellen met vrij dunne wanden, die geel tot geelbruin vergomd waren en waarvan hier en daar ook de inhoud vergomd was. In de jongste helft van deze wondbast kwamen cellen voor met kristalsterren van Ca-oxalaat.

Op 3 cm afstand boven en onder de wonden was nog slechts sporadisch een begin van vergomming aan een celhoek te vinden in de overigens geheel normale bundels phloem met bastparenchym.

Resultaat ad 2: De invloed van de vier ringwonden kon ik niet nagaan daar na eenige tijd de takken bij de ringwond afbraken.

Resultaat ad 3: Ook bij de twee gevallen waarin ik twee horizontale ringsneden rondom de tak tot op het hout gemaakt had, op een onderlinge afstand van $\frac{1}{2}$ cm, was na 7 maanden van vlak onder de onderste tot vlak boven de bovenste snede de takdiameter 7 mm in plaats van 5 mm zooals op eenige afstand van de verwonding.

Ook hier waren vlak boven, midden tusschen en vlak onder de

twee ringsneden de celwanden in phloeem en bastparenchym eenigszins gezwollen, licht bruin vergomd en was eveneens de inhoud van vele cellen, meestal parenchym- en begeleidend cellen, vergomd en wel het sterkst in de zône van het, tijdens de verwonding functioneerend phloeem. Bovendien had hier de verwonding tijdelijk de regelmaat verstoord in de afwisselende groepen phloeem en bastvezels. Het cambium had n.l. in plaats van een ring bastvezelgroepen nogmaals phloeem en bastparenchym gevormd, met tusschen deze cellen een heel enkele bastvezel, zoodat dus de phloeemring ter plaatse in radiale richting driemaal zoo breed was als normaal. Van al deze cellen zoowel als van de cellen der 4—5 volgende, door bastvezelgroepen afgewisselde ringen phloeem met bastparenchym, als van de cambiumcellen waren de wanden een weinig gezwollen en in meerdere of mindere mate vergomd, terwijl wij ook enkele vergomde protoplasten vonden, het eerst in de begeleidend cellen. Deze vergomming was het sterkst vlak boven, het geringste midden tusschen de ringsneden en nam steeds van de periferie naar het cambium toe in sterkte af.

Ook hier faalden de bij de beuk beschreven kleurreacties voor verschillende gomsoorten. (pag. 27 en 28) Een behandeling der praeparaten met Fe Cl_3 in waterige oplossing (1 : 10) voor een eventuele looizuurreactie van de gom bleef zonder positief resultaat.

Op 2 cm afstand van de sneden was nog slechts sporadisch een begin van vergomming aan een celhoek te vinden in de overigens geheel normale bundels phloeem en bastvezels.

Resultaat ad 4: Bij de T-sneden met de basis van de T naar de stamkant van de tak gericht, waren na 7 maanden vlak erboven de celwanden in het phloeem en bastparenchym een weinig gezwollen en bruin-geel vergomd, ook de inhoud van vele cellen, weer in de eerste plaats van de parenchymcellen en begeleidend cellen, was vergomd.

Evenals bij de beuk is ook bij de linde de vergomming steeds het sterkste in en in de omgeving van de groote en kleine mergstralen.

Vlak boven de wonden lag binnen de aangetaste bundels phloeem met bastparenchym een smalle ring totaal gedesorganiseerd, vergomd en gescheurd weefsel, terwijl daarbinnen weer een 15—20 celrijen breede ring wondbast volgde als bij de eenzijdige ringwonden beschreven. (pag. 48)

Vlak onder de wonden grensden aan de eveneens sterk aangetaste bundels phloeem met bastparenchym (die echter uiterst gering gezwollen en veel minder vergomde celwanden hadden dan boven de wonden) direct 15—20 celrijen wondbast. Van deze wondbast waren de celwanden iets dikker, de lumina iets nauwer dan boven de wonden.

Zoowel boven als onder de T-sneden begon op de helft van de wondbastring in dit parenchymateuze weefsel eenige differentiatie op te treden, die naar de houtcylinder toe geprononcerder was. Van enkele cellen zijn de wanden min of meer verdikt, de lumina meer of minder vernauwd en rond. Deze cellen zijn als tusschenvormen te beschouwen van een parenchymcel en een bastvezel en zijn ook wel te vinden in jonge, gezonde bast.

Op 2 cm afstand van de T-sneden was er geen wondbast meer, terwijl in afnemende mate tot op 4 cm afstand de hoeken van enkele phloeemelementen, tot op 7 cm afstand van enkele bastparenchymcellen een begin van vergomming vertoonden.

Was de basis van de T-snede daarentegen naar de top van de tak gericht dan was de reactie in zooverre van de hierboven beschrevene verschillend, dat vlak boven de wonden de wandzwellings en de vergomming in phloeem en bastparenchym overeenkwamen met de reactie onder de T-snedes, waarvan de basis van de T naar de stamkant van de tak gericht was. In het phloeem en bastparenchym was zelden meer dan de celwandhoeken vergomd.

Onder de wonden waren de celwanden van phloeem, bastparenchym en kleine mergstralen gezwollen en slechts zacht geel vergomd. Ook enkele protoplasten waren in gom veranderd. De reactie was hier sterker dan boven de wond, echter minder sterk dan boven de T-snedes, waarvan de basis van de T naar de stamkant van de tak was gericht.

De wondbast, ook bij deze T-snedes 15—20 celrijen breed, en waarvan ook hier eenige der jongere cellen een differentiatie tot bastvezels vertoonden, is tot hoogstens 1 cm afstand boven en onder de wonden te vinden. Daarentegen zien wij tot op 2 cm afstand nog eenige geelkleuring in het phloeem en bastparenchym, en tot 5 cm afstand in de kleine-mergstraalcellen.

Proef: Ook op 8-5-1931 werden aan twee lindetakken een eenzijdige ringwond gemaakt (over de halve takomtrek).

Resultaat: Dit had na 6 weken tot resultaat, dat de wonden met twee wallen callus ¹⁾ waren afgesloten. We zien, dat de celwanden in phloeem, bastparenchym en kleine mergstralen vlak boven en vlak onder de wond een weinig gezwollen en boven de wond sterker vergomd zijn dan eronder. Ook de inhoud van deze cellen was veelal tot gom geworden. Binnen deze aangetaste zône had het cambium vlak onder de wond ± 10 celrijen, vlak boven de wond 15—20 celrijen wondbast gevormd, waarvan de cellen der jongste 4—6 rijen zeer groot waren en onregelmatig gerangschikt echter geen differentiatie tot bastvezels toonden. Op vele plaatsen vinden wij in de cellen van deze wondbast een vergomde inhoud. De vergomming zoowel van de celwanden als van de protoplasten was vlak boven de wond intensiever dan vlak eronder.

Op 1 cm afstand boven en onder de wonden was er geen wondbast meer tusschen phloeem en cambium.

De celwanden van het phloeem en bastparenchym waren op $2\frac{1}{2}$ cm afstand nog uiterst gering verdikt, de meeste celwanden en de inhoud van enkele begeleidende- en bastparenchymcellen waren vergomd. Het cambium had op deze afstand eveneens eenige wanden en protoplastgom. In enkele parenchymcellen waren kristalsterren van Ca-oxalaat.

Proef: Aan een lindetak werden op 8-5-1931 vier tangentiaal-sneden gemaakt, zooals dat voor het infecteeren met schimmels gebruikelijk was, op ± 10 cm boven elkaar.

Resultaat: Na $7\frac{1}{2}$ week bleek weer, dat de wonden door twee wallen callus waren afgesloten. Verder, dat vlak boven en onder de wonden de celwanden van de, tijdens de verwonding, functioneerende bundels van phloeem met bastparenchym en van de aangrenzende kleine mergstralen eenigszins verdikt waren en geel vergomd. Sporadisch was er een vergomde celinhoud, hier en daar in een parenchymcel een kristalster of enkelvoudig prismatisch kristal van Ca-oxalaat. De regelmatige afwisseling van phloeem- en bastvezelbundels was verstoord, het cambium had n.l. kort na de verwonding grootendeels phloeem en bastparenchym gevormd, in plaats van een ring bastvezelbundels, zoodat de phloeemring ter plaatse in radiale richting driemaal zoo breed was als normaal.

¹⁾ Zie noot onderaan pag. 23.

Onder een der vier wonden en boven drie der vier wonden waren eveneens eenige oudere bundels phloem met bastparenchym door het vergommingsproces aangetast.

De na de verwonding gevormde bundels phloem met bastparenchym hadden in afnemende sterkte vergomde celwanden. En ook de cambiumcellen hadden een weinig vergomde wanden.

Op $1\frac{1}{2}$ cm afstand onder en $2\frac{1}{2}$ cm boven de wonden waren er nog sporen van wandgom, vooral in en in de omgeving van de kleine mergstralen.

b. Infecties

Proef: Op 22 Dec. 1930 werden takken van ± 2 M hooge lindeboomen, volgens dezelfde methode als bij de beuk beschreven, met elk der volgende schimmels geïnfecteerd:

- 1° *Pleurotus ostreatus* Jacq. 3 maal
- 2° *Polyporus squamosus* Huds 3 maal
- 3° *Nectria cinnabarina* Fr. 3 maal
- 4° *Collybia velutipes* Curt. 3 maal
- 5° *Pyrenochaeta spec.* 3 maal

en ter contrôle drie niet geïnfecteerde tangentialsneden.

Resultaat ad 1: Na $4\frac{1}{2}$ maand werden de drie infecties met *Pleurotus ostreatus* nagezien en bleek, dat phloem en bastparenchym zeer zwak gereageerd hadden. Alleen vlak boven en vlak onder de infectieplaatsen was eenige wand- en protoplastgom in deze cellen aanwezig, terwijl de wanden wellicht uiterst gering verdikt waren.

Resultaat ad 2: Hetzelfde resultaat leverden na dit tijdsverloop de drie infecties op met *Polyporus squamosus*.

Boven een van deze infecties waren aan de buitenkant van de tak over $5\frac{1}{2}$ —6 cm eenige bruingrauwe vlekken met een licht centrum en een bruine omranding. Op dwarsdoorsnede was macroscopisch slechts de allerbuitenste rand van de tak verkleurd en had dit geen invloed uitgeoefend op de secundaire bastelementen, zooals eveneens uit het microscopische beeld bleek.

Resultaten ad 3, 4, 5 en contrôle: Geheel anders was het resultaat na 7 maanden van de overige infecties. Ter hoogte van de infectieplaatsen, resp. van de tangentialsneden bij de contrôle-

takken, was de tak een weinig dikker. De wonden waren gedeel-



Figuur 11.

Tilia europaea. Vlak onder de plaats, waar de tak in het voorjaar geïnfecteerd is met *Nectria cinnabarina*. Na 7 maanden. Dw. dsn. 560 \times .

wb. wondbast, bv. bastvezel, bp. bastparenchym, bc. begeleidende cel, zp. zeefplaat.

Tilia europaea. Just below the place of infection. The branch had been infected in winter with *Nectria cinnabarina*. After 7 months. Tr. sec. \times 560.

wb. traumatic tissue, bv. phloem fiber, bp. phloem parenchyma, bc. companion cell, zp. sieve plate.

telijk afgesloten door twee vanaf de, langs de lengteas der tak verloopende, zijranden van de wond naar elkaar toegroeiende wallen callus. Deze twee wallen hadden echter in het midden nog een deel van de houtcylinder vrij gelaten en buitenom de wallen was de tak over een kleine oppervlakte donkerbruin gekleurd.

Bij microscopisch onderzoek bleek nu, dat er geen verschil bestond tusschen de invloed van de tangentialsneden, die geïnfecteerd waren met hetzij *Nectria cinnabarina*, hetzij *Collybia velutipes*, hetzij *Pyrenochaeta spec.* en de invloed der contrôlewonden, de niet geïnfecteerde tangentialsneden.

In al deze gevallen waren vlak boven en in gelijke mate vlak onder (fig. 11) de al of niet geïnfecteerde wonden de celwanden zoowel van de, ten tijde der infectie, functioneerende als van de oudere bundels phloem met bastparenchym, gezwollen en geel vergomd. Ook de inhoud van de meeste phloemelementen en bastparenchymcellen was door vergomming geel van kleur geworden.

Binnen deze aangetaste ring lag een 25—30 celrijen breede zône wondbast, wb, waarvan het oudste deel bestond uit groote parenchymateuze cellen. Op $\pm \frac{1}{3}$ van deze wondbastring treedt er eenige differentiatie op. We zien hier eenige groote sklerenchymcellen met nog een betrekkelijk wijd lumen. Naar het cambium toe komen deze cellen veelvuldiger voor en naderen in vorm steeds meer de typische lindebastvezel met de zeer dikke wand en het uiterst nauwe lumen.

Verspreid over de geheele wondbastring vinden wij in parenchymateuze cellen kristalsterren of enkelvoudige prismatische kristallen van Ca-oxalaat. Ook vinden wij in de jongste 5—10 celrijen wondbast enkele zeefvaten met begeleidende cellen, die echter evenals het geheele parenchymateuze deel van de wondbast en de centraal hiervan gelegen rijen dunwandige cambiumcellen geel vergomde celwanden hebben. Bovendien is de inhoud van de wondbast- en cambiumcellen in gom veranderd.

Op een afstand van $1\frac{1}{2}$ cm boven en onder de wonden is er geen spoor van wondbast meer te bekennen. Het cambium heeft in het voorjaar nieuwe bastvezels, nieuw phloem en bastparenchym gevormd, geheel gelijk aan de nieuwvormingen in een gezonde tak. In het oudere phloem en bastparenchym vinden wij slechts op enkele plaatsen een zwakke, zich vanuit de celhoeken uitbreidende

celwandvergomming en een enkele prop protoplastgom, ook op eenige zeefplaten.

Proef: Op 8-5-1931 heb ik eveneens lindetakken geïnfecteerd met *Nectria cinnabarina*, *Polyporus squamosus*, *Pyrenochaeta spec.* en *Collybia velutipes*, welke infecties echter niet gelukt zijn.

c. Injecties

Proef: Op gelijke wijze, als voor de beuk beschreven, werden op 28-5-1931 met elk der volgende vloeistoffen twee lindetakken tweezijdig geïnjecteerd:

HCl, pH = 3.6; HCl, pH = 6.1; oxaalzuur, pH = 3.6; oxaalzuur, pH = 6.1; NaOH, pH = 8.6; NaOH, pH = 7.3 en ter controle water, pH = 7.0.

Resultaat: Na 8 maanden zien we de prikwonden van al deze injecties afgesloten met twee wallen callus, die gericht zijn volgens de lengte-as van de tak en van de zijkanten der wonden naar elkaar waren toegegroeid.

De totale breedte van de secundaire bast vlak boven en vlak onder de injectiewond was in radiale richting steeds iets breder dan elders, door een grooter aantal afwisselende bundels bastvezels en bundels phloeem met bastparenchym.

Steeds was duidelijk de phloeem- en bastparenchymzône terug te vinden, welke functioneerde ten tijde der injectie (fig. 12, iph). Bij de controle-injecties was vlak boven en onder de wonden alleen deze phloeemring aangetast en wel in zooverre, dat phloeem, bastparenchym en kleine mergstralen een weinig gezwollen wanden hadden. Zoowel de wanden als de inhoud van deze cellen waren licht groen-geel vergomd.

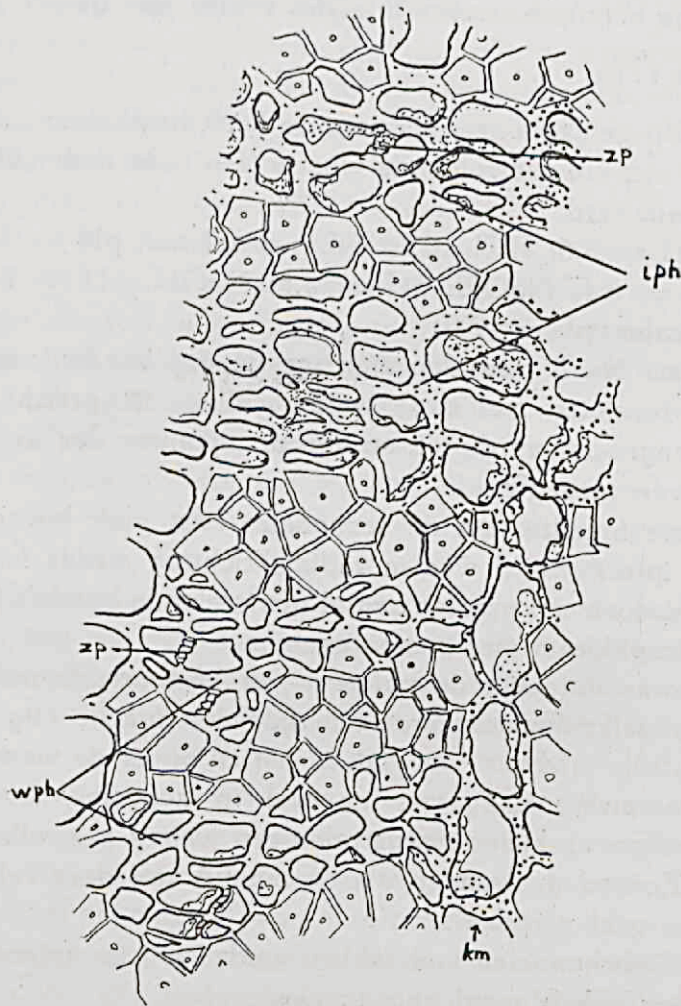
Ook in onbehandelde lindetakken vinden wij in oudere phloeembundels een enkele maal gom in een zeefvat.

Tusschen deze aangetaste zône en het cambium lagen bij de met water geïnjecteerde takken nog vier ringen met geheel normale bundels phloeem met bastparenchym, afgewisseld door groepen bastvezels.

Op 2 cm afstand boven en onder deze injectieplaatsen was alle secundaire bastweefsel geheel normaal.

Vlak onder en boven de prikwonden, die geïnjecteerd waren met oxaalzuur, pH = 3.6, HCl, pH = 3.6 of NaOH, pH = 8.6, waren

het phloem en bastparenchym, die ten tijde dezer injecties functioneerden, en de kleine mergstralen sterker aangetast dan bij de controle-injecties. De celwanden waren eveneens een weinig gezwol-



Figuur 12.

Tilia europaea. Vlak onder de plaats, waar de tak in de winter geïnjectieerd is met oxaalzuur $\text{pH} = 6.1$. Na 8 maanden. Dw. dsn. $\times 560$.

wph. weinig aangetast phloem, zp. zeefplaat, iph. sterk aangetast phloem, hetgeen functioneerde ten tijde der injectie, km. kleine mergstraal.

Tilia europaea. Just below the place of injection. The branch had been injected in the spring with oxalic acid $\text{pH} = 6.1$. After 8 months. Tr. sec. $\times 560$.

wph. slightly affected phloem, zp. sieve plate, iph. badly affected phloem, which still functioned at the time of the injection, km. small medullary ray.

len, echter meer vergomd. Er waren ook meer cellumina met gele protoplastgom. Bovendien waren de volgende drie, tusschen deze betrekkelijk sterk aangetaste phloeemring en het cambium gelegen ringen met bundels phloeem en bastparenchym in meerdere of mindere mate aangetast, hadden eenigszins verdikte en zacht geel vergomde celwanden benevens eenige protoplastgom in de cellumina. Dit was ook het geval met het cambium zelf.

De aantastingen van het phloeem en bastparenchym resp. door de oxaalzuur- en de NaOH-injecties kwamen vrijwel overeen, waren echter iets geprononceerder dan door de HCl-injecties.

Hoewel het hier zeer geringe verschillen gold, kon ik toch constateeren, dat de vergomming van celwanden en protoplasten boven de injectieplaatsen een weinig sterker was dan eronder.

De laatste sporen van wand- en protoplastgom vond ik op 2 cm afstand boven en onder de injectiewonden.

De veranderingen van het phloeem en bastparenchym vlak boven en onder de plaatsen, waar de tak geïnjicieerd was met HCl, pH = 6.1; oxaalzuur, pH = 6.1 (fig. 12) of NaOH, pH = 7.3 waren slechts een weinig sterker dan bij de controle-injecties, echter zwakker dan de hierboven beschreven reacties.

De celwanden waren iets gezwollen en licht-geel vergomd, ook de inhoud van de meeste bastparenchym- en begeleidende cellen was vergomd. Bij de takken, die geïnjicieerd waren met HCl, pH = 6.1 of NaOH, pH = 7.3, evenals bij de met water geïnjicieerde takken waren de drie volgende ringen met, door bastvezelgroepen afgewisselde, bundels phloeem met bastparenchym normaal. In de met oxaalzuur, pH = 6.1, geïnjicieerde takken daarentegen waren deze bundels phloeem met bastparenchym, wph, nog uiterst gering aangetast, welke aantasting bestond uit een geringe vergomming van celwand en celinhoud.

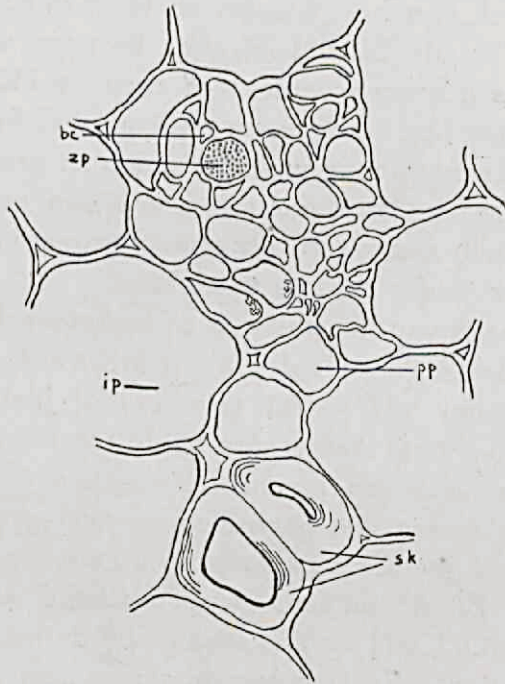
Op $1\frac{1}{2}$ cm afstand van al deze injectieplaatsen vinden wij nog sporadisch een vergomd stukje celwand of een propje protoplastgom.

Er moet hier weer even herinnerd worden aan het feit, dat de moleculaire concentratie der verschillende injectievloeistoffen van gelijke zuurgraad verschillend is.

Bij geen van deze injecties was aan de bastvezels eenige verandering waar te nemen.

§ 3. *Solanum Lycopersicum*

In een gezonde tomatenstengel vinden wij op dwarsdoorsnede binnen, (fig. 13), en buiten, (fig. 14), de xyleemring (intraxylair en extraxylair) celgroepen, die bestaan uit zeefvaten, begeleidende cellen en enkele parenchymcellen.



Figuur 13.

Solanum Lycopersicum. Normale stengel, intraxylaire phloemstreng.

Dw. dsn. 448 \times .

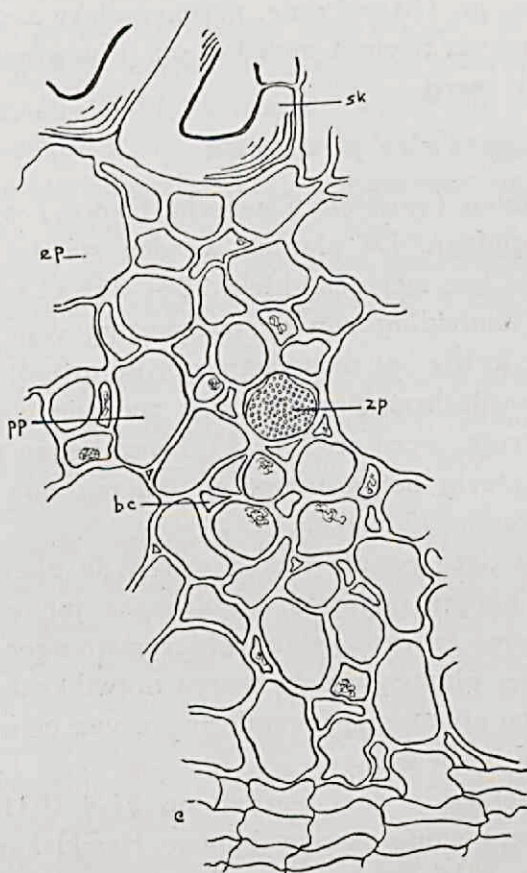
sk. skerenchymvezel, ip. intraxylairparenchym, pp. phloemparenchym,
zp. zeefplaat, bc. begeleidende cel.

Solanum Lycopersicum. Normal stalk, internal phloem group. Tr. sec. \times 448.

sk. phloem fiber, ip. cell of the perimedullary zone, pp. phloem parenchyma,
zp. sieve plate, bc. companion cell.

Tot phloemstrengen worden, in overeenstemming met de opvatting van Qu an j e r (Qu an j e r (47) noot onderaan blz. 50) gerekend de zich binnen en buiten de xyleemring bevindende groepen van zeefvaten met begeleidende cellen. Alle phloemstrengen tezamen worden als het phloem aangegeven. De zich binnen deze

phloemstrengen bevindende parenchymcellen worden eerst bij een meer gevorderd stadium van phloemnecrose aangetast en zullen



Figuur 14.

Solanum Lycopersicum. Normale stengel, extraxylaire phloemstreng.
Dw. dsn. 448 \times .

c. cambium, bc. begeleidende cel, zp. zeefplaat, pp. phloemparenchym,
ep. extraxylairparenchym, sk. sklerenchymvezel.

Solanum Lycopersicum. Normal stalk, external phloem group. Tr. sec. \times 448.

c. cambium, bc. companion cell, zp. sieve plate, pp. phloem parenchyma,
cp. parenchyma between the outer phloem groups, sk. phloem fiber.

steeds afzonderlijk als phloemparenchym, pp, genoemd worden. Zoowel buiten het extraxylaire phloem als binnen het intraxylaire phloem vinden wij sklerenchymvezels, sk. Tusschen de extraxylaire phloemstrengen ligt van de xyleemring tot de sklerenchym-

vezels veel parenchym, dat ik extraxylairparenchym, ep, zal noemen. Het parenchym tusschen de intraxylaire phloeemstrengen en tusschen het intraxylaire phloeem en de xyleemring noem ik intraxylairparenchym, ip, (Markkrone, perimedullary zone). Binnen dit intraxylairparenchym bevindt zich het uit groote parenchymatische cellen bestaande merg.

a. Physiologische proeven

Ook met tomaten (variëteit: Deensche Export) werden verschillende proeven gedaan. De planten werden steeds in bloempotten gekweekt, in een kas met gemiddeld 20°—25° C temp.

Proef: Naar aanleiding van de overweging van Fernandes (21), dat bij de koffie het dichtslaan van de grond, met als gevolg een verstoord voedseltransport, oorzaak zou zijn van het optreden van phloeemnecrose, werd op 20-1-1931 van negen tomatenplanten de grond zeer stevig aangestampt en iederen dag opnieuw aangestampt, gedurende 12 weken.

Resultaat: Na deze twaalf weken waren de planten van 15 cm tot 50—60 cm hoogte gegroeid, en droegen jonge vruchten.

Hoewel de intra- en extraxylaire phloeemstrengen in verhouding tot de grootte der planten weinig waren ontwikkeld, waren er toch hoegenaamd geen abnormale veranderingen van celwand of inhoud in dit weefsel te bespeuren.

Proef: Met hetzelfde doel werden op 21-4-1931 vijf tomatenplanten in de zeer zuurstofarme, blauwe Eemklei gepoot.

Resultaat: Na 14½ week waren de planten slechts weinig gegroeid en zagen er schraal uit met geelachtige bladeren.

Noch intraxylaire, noch extraxylaire phloeemstrengen hadden eenigerlei abnormale verandering ondergaan. Beide waren weinig ontwikkeld. We zien echter een grootere hoeveelheid zetmeelkorrels in de zetmeelscheede en in de cellen van intra- en extraxylairparenchym.

Proef: Gedurende 10 weken, van 16-4-1931 tot 24-6-1931 werden vier tomatenplanten zeer droog gehouden. Slechts af en toe werd een weinig water gegeven, juist genoeg om de planten niet door droogte te laten sterven.

Resultaat: Na deze 10 weken waren de planten slechts half zoo groot, de stengels even dik als van normaal behandelde planten.

In de centrale stengelholte waren op kleine afstanden horizontale vliezen van mergcellen.¹⁾

In de dwarsdoorsneden der stengels toonden de intraxylaire phloemstrengen in het geheel geen afwijkingen. De merg- en intraxylairparenchymcellen waren vol met zetmeelkorrels.

In de extraxylaire phloemstrengen waren de celwanden in de onmiddellijke nabijheid van de sklerenchymvezels, dus van het oudste deel van de phloemstreng, eenigermate gezwollen en zijn enkele cellumina vernauwd.

Proef: Zoo werd op 24-2-1931 van zes tomatenplanten de hoofdstengel in het midden, over een hoogte van 1 cm, met raffiaband stevig afgebonden.

Resultaat: Na vijf weken waren de planten goed gegroeid, de stengels waren aanzienlijk dikker geworden, behalve in het afgebonden stuk. Hierboven begonnen de planten luchtwortels te vormen.

Bij microscopisch onderzoek bleek nu, dat bij één der planten vlak onder, echter in sterker mate vlak boven het afgebonden stuk de celwanden, alleen van het geheele extraxylaire phloem, eenigermate gezwollen waren, waardoor de begrenzing der cellumina iets meer was afgerond. De celwanden van de phloemstrengen in het afgebonden stuk waren niet gewijzigd, slechts hadden hier de verschillende stengelweefsels zich na het afbinden niet verder in radiale richting kunnen ontwikkelen.

Bij een tweede plant was geen spoor van celwandverdikking te vinden.

Van een derde plant was de stengel vlak onder het afgebonden stuk afgeknakt.

Aan de drie andere planten was na 3½ maand evenmin een zwelling der celwanden in de phloemstrengen te constateeren.

b. Verwondingen

Proef: T-sneden aan tomatenstengels (zooals voor beuk beschreven) hadden na 14 weken geen anatomische veranderingen in de phloemstrengen veroorzaakt.

Proef: Ook werd aan zeven tomatenstengels een tangential-

¹⁾ Küster (33) pag. 41: Ook bij etiolement van *Solanum tuberosum* ontstaat er geen centrale stengelholte, de stengels blijven massief.

sneede gemaakt tot op de xyleemring (zooals de tangenciaalsneede bij het infecteeren van beuken beschreven).

Resultaat: Van een van deze planten waren na 12 weken, van de zes overige planten zelfs na 16 weken, de phloeemstrengen nog geheel gelijk aan die van een onverwonde stengel.

c. Infecties

Proef: De hoofdstengels van 12 tomatenplanten (± 15 cm hoog) werden geïnfecteerd met *Diplodina Lycopersici* Hollós, door een weinig mycelium en sporen (uit een cultuur op tomatenstengel) te brengen in een verticaal sneedje dat ± 1 cm hoog en $\pm \frac{1}{2}$ cm diep was.

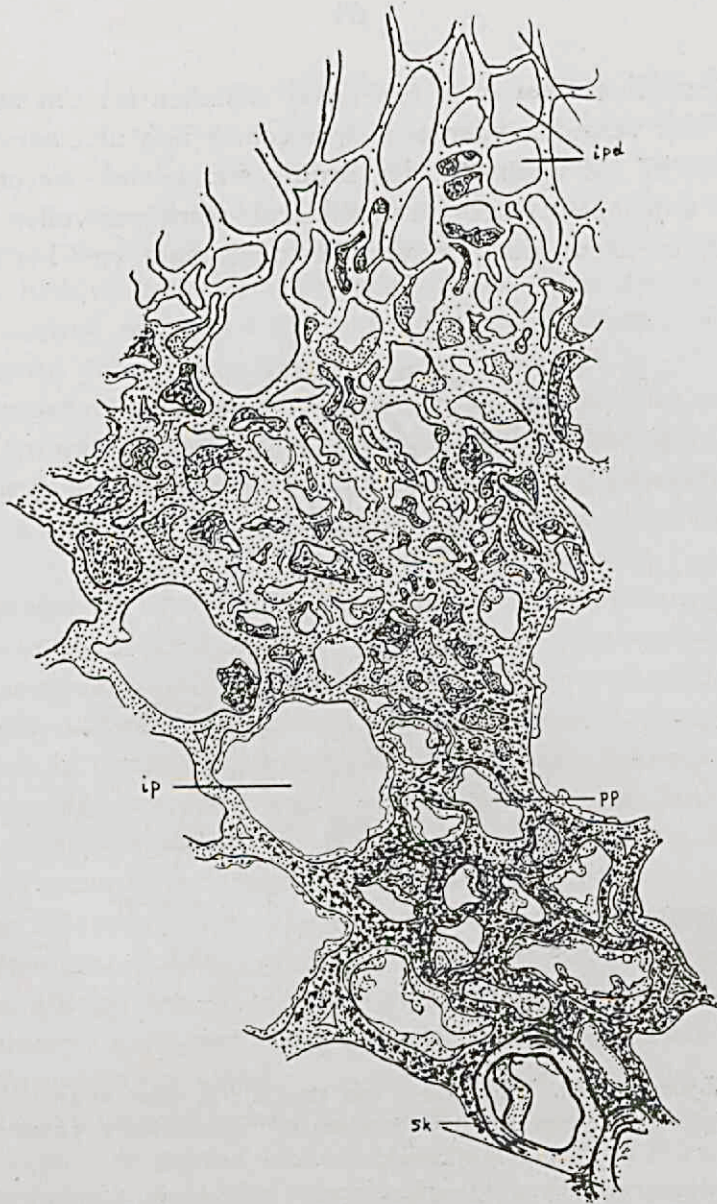
Ter contrôle werd aan de hoofdstengels van vier andere tomatenplanten een verticaal sneedje aangebracht, dat niet geïnfecteerd werd.

Resultaat: Een der infecties had na $11\frac{1}{2}$ week aan de zijde der infectieplaats een bruine, dorre, $3\frac{1}{2}$ cm hoge vlek veroorzaakt, die tot in het centrum van de stengel doorliep.

In het middelste deel van deze vlek (fig. 15) bleken het intraxylaire phloeem en het phloeemparenchym, pp, sterk aangetast te zijn. De celwanden vooral van het phloeem hadden zich zeer sterk verdikt, waren geel bruin van kleur geworden door een vergommingsproces, de celvorm was zeer grillig en ook de inhoud der cellen was geheel vergomd en donker geel-bruin. Op sommige plaatsen waren de cellumina bijna geheel door de gezwollen, vergomde celwanden opgevuld. Ook de celwanden der intraxylaire sklerenchymvezels, sk, mergcellen en eenige intraxylairparenchymcellen, ip, evenals de in dwarsdoorsnede eventueel aanwezige celinhoud waren vergomd. Door de sterke celwandverdichtingen in de phloeemstrengen werden een aantal hieraan grenzende cellen van het intraxylairparenchym in een ovale vorm getrokken. In deze ovale cellen traden dan nieuwe wanden op, loodrecht op de lengteas der cel geplaatst, en deelden aldus de ovale cellen in twee of drie kleinere cellen (ipd).

Alle weefsel buiten de houtring gelegen, was in het midden van de bruine vlek een vergomde, doode celmassa geworden.

Naast de bruine stengelvlek waren in de extraxylaire phloeemstrengen slechts de wanden der aan de sklerenchymvezels grenzende



Figuur 15.

Solanum Lycopersicum. Middenin een stengelvlek, door kunstmatige infectie met *Diplodina Lycopersici* teweeggebracht. Intraxylaire phloemstreng. Na 11½ week.
Dw. dsn. 448 ×.

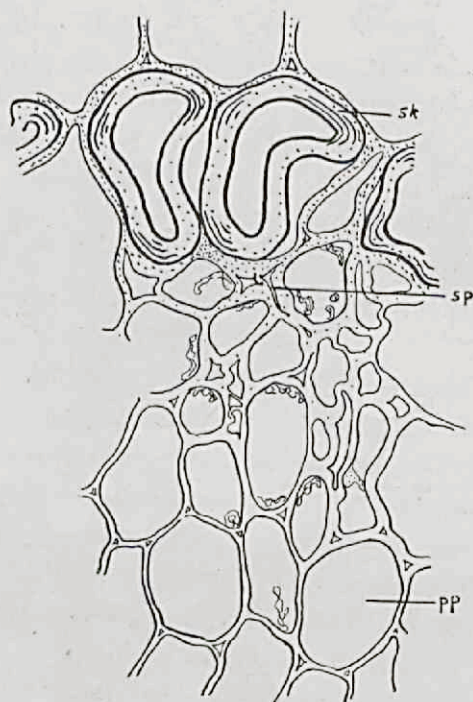
sk. sklerenchymvezel, ip. intraxylairparenchym, pp. phloemparenchym,
ipd. intraxylairparenchym, waarin nieuwe wanden zijn gevormd.

Solanum Lycopersicum. In the center of a discoloured spot on the stalk, caused by artificial infection with *Diplodina Lycopersici*. Internal phloem group.
After 11½ weeks. Tr. sec. × 448.

sk. phloem fiber, ip. cell of the perimedullary zone, pp. phloem parenchyma,
ipd. cell of the perimedullary zone, in which new walls have been formed.

cellen gezwollen en was er een enkel cellumen tot een spleet vernauwd. Het vergommingsproces was echter nog niet aangevangen.

Dichter bij de uiteinden der bruine stengelvlek waren de celwanden van het extraxylaire phloem sterk gezwollen en bruin vergomd, eveneens doch in veel geringer mate van het phloem-



Figuur 16.

Solanum Lycopersicum. Vlak onder een stengelvlek, door kunstmatige infectie met *Diplodina Lycopersici* teweeggebracht. Extraxylaire phloemstreng.

Na $11\frac{1}{2}$ week. Dw. dsn. 448 \times .

pp. phloemparenchym, sp. spleetvormige celrest, sk. sklerenchymvezel.

Solanum Lycopersicum. Just below a discoloured spot on the stalk, caused by artificial infection with *Diplodina Lycopersici*. External phloem group.

After $11\frac{1}{2}$ weeks. Tr. sec. \times 448.

pp. phloem parenchyma, sp. narrowed cell, sk. phloem fiber.

parenchym, extraxylairparenchym en van de cambiumcellen. Zoo was ook de inhoud van al deze cellen in gom veranderd.

De celwandzwellen en de vergomming waren steeds het sterkst in de omgeving van de buiten dit phloem liggende sklerenchymvezels, welke vezels eveneens bruin getinte wanden hadden.

Vlak onder (fig. 16) en vlak boven deze dorre vlek kwamen de veranderingen overeen. De wanden van de bastsklerenchymvezels, sk, benevens de cellulosewanden van de direct hieraan grenzende parenchym- en endodermiscellen waren geel vergomd. De phloeemelementen, die onmiddellijk aan deze sklerenchymvezels grensden, hadden zeer sterk verdikte en zeer licht geel vergomde wanden, terwijl de lumina van deze cellen spleetvormig vernauwd en grillig van vorm waren (sp).

De celwanden van het overige deel der extraxylaïre phloemstrengen waren in centripetale richting in afnemende mate verdikt en vergomd. Steeds trad eerst een zwelling der celwanden op en daarna pas ving het vergommingsproces van celwand en celinhoud aan.

Beschouwen we thans het weefsel binnen de cambiumring, waarvan de veranderingen vlak onder de stengelvlek eveneens overeen kwamen met de veranderingen vlak boven deze stengelvlek. De wanden der oudste houtvaten waren donker bruin vergomd en in de omgevende intraxylairparenchymcellen hadden deelingen plaats gehad door het optreden van, concentrisch aan het houtvat geplaatste cellulose-wanden. De geel-bruine celwandkleur nam bij deze, in concentrische ringen geplaatste cellen naar de buitenste ringen toe tot licht geel af. In deze vergommende xyleemvaten heb ik mycelium waargenomen, ook op 1 cm afstand boven en onder de bruine stengelvlek. De intraxylaïre sklerenchymvezels en op vele plaatsen ook de merg- en intraxylairparenchymcellen hadden een weinig vergomde wanden.

De intraxylaïre phloemstrengen werden steeds in centrifugale richting vanuit de meer centraal gelegen en aan of bijna aan de phloemstrengen grenzende en vergommende sklerenchymvezels aangetast. De celwanden verdikten zich dan en de cellumina vernauwd, gevolgd door vergomming van celwand en -inhoud. De cellumina werden tot nauwe grillige spleten en verdwenen tenslotte geheel tusschen de zoo sterk gezwollen wanden. Ook de celwanden van phloem- en intraxylairparenchym, evenals van het merg begonnen te vergommen.

Uit de verschillende microscopische doorsneden bleek, dat op de plaats van het geïnfecteerde sneedje de schimmelinflowd tot in het centrum der stengel was doorgedrongen en zich van hier in cen-

trifugale richting uitbreidde over het merg met de sklerenchymvezels, de intraxylaire phloemstrengen en het intraxylairparenchym. In verticale richting vindt de voortzetting van de schadelijke invloed blijkbaar plaats door de oudste houtvaten en de sklerenchymvezels, van waaruit dan in horizontale richting het omgevende weefsel wordt aangetast.

Op 1 cm afstand boven en onder de vlek hadden nog slechts de wanden van eenige houtvaten en sklerenchymvezels een geringe bruine kleur, terwijl bovendien nog een geringe celwandverdikking in de aan deze sklerenchymvezels grenzende phloemelementen was opgetreden.

Een behandeling der preparaten met phloroglucine en HCl gaf geen roodkleuring van celwand- en protoplastgom.

Van de 12 infecties leverden er drie na 11½ week een resultaat als boven beschreven, van twee andere was de reactie iets minder ver gevorderd, van een zesde was de reactie nog iets minder, terwijl de reactie op de overige zes infecties gering was, d.w.z. de dorre vlek was slechts weinig grooter dan het infectiesneedje en de phloemelementen in de onmiddellijke omgeving waren zeer weinig aangetast.

Proef: Nog vier andere tomatenplanten werden op boven beschreven wijze geïnfecteerd met *Diplodina Lycopersici*.

Resultaat: Na 4 weken kwamen de resultaten en het verloop van de meer of minder ver gevorderde reactie der weefsels geheel met de hierboven gegeven beschrijving overeen.

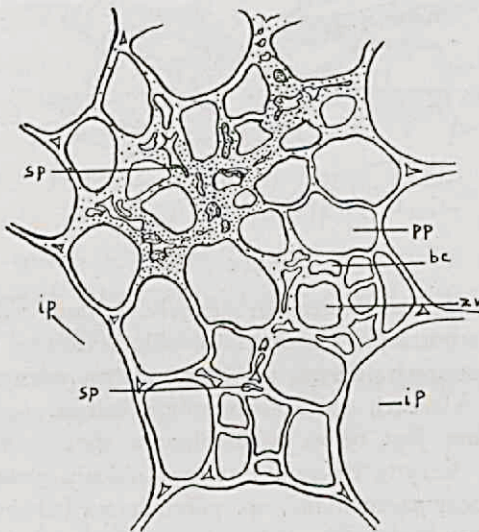
Resultaat contrôle: Bij twee der vier contrôleplanten bleken na 4½ week, bij twee andere planten na 8 weken, de verschillende stengelweefsels boven en onder het verticale sneedje geenszins af te wijken van de overeenkomstige weefsels in een onbehandelde plant. Dus moeten de boven beschreven veranderingen teweeggebracht zijn door *Diplodina Lycopersici*.

Proef: Infecties met *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary aan hoofdstengels van tomatenplanten, zooals voor *Diplodina Lycopersici* beschreven, zijn niet gelukt. Evenmin pogingen om de planten te infecteeren door de grond met cultures van de schimmel te mengen.

Natuurlijke infectie: Aan de hoofdstengel van een ± 60 cm hooge, onbehandelde tomatenplant was op zekere dag een beige-

bruine, dorre vlek te zien, die 4 cm hoog en $\frac{1}{2}$ cm breed was. De geheele plant zag er schraal uit, de bladeren waren klein en geelachtig, de hoofdstengel dun, (diameter $\frac{1}{2}$ cm). In het midden van deze vlek was een eveneens aangetaste rest van een bladsteel, van waaruit waarschijnlijk de hoofdstengel was aangetast.

Door isolaties bleek de vlek veroorzaakt te zijn door *Botrytis spec.*, *cinerea*-groep.



Figuur 17.

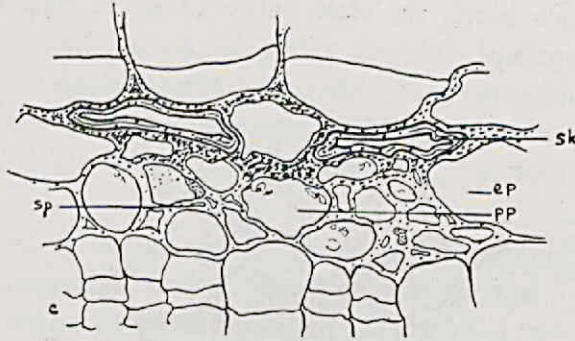
Solanum Lycopersicum. Vlak onder een stengelvlek, door natuurlijke infectie van *Botrytis cinerea* veroorzaakt. Intraxylaire phloeemstreng. Dw. dsn. 448 \times .
 sp. spleetvormige celrest, zv. zeefvat, bc. begeleidende cel, pp. phloeemparenchym, ip. intraxylairparenchym.

Solanum Lycopersicum. Just below a discoloured spot on the stalk, caused by natural infection of *Botrytis cinerea*. Internal phloem group. Tr. sc. \times 448.
 sp. narrowed cell, zv. sieve tube, bc. companion cell, pp. phloem parenchyma.
 ip. cell of the perimedullary zone.

Op dwarsdoorsnede ter plaatse van deze vlek was al het weefsel buiten de houtring tangentiaal gerekt en tot een zeer smalle, totaal vergomde ring gereduceerd. De afzonderlijke elementen waren niet als zoodanig te herkennen.

Hetzelfde geldt voor het intraxylairparenchym met de daarin besloten liggende intraxylaire phloeemstrengen. Sudan III (Straßburger, Koernicke, (64) pag. 133) kleurt in geringe mate de

hier aanwezige protoplastgom en vergommende celwanden, hetgeen wijst op een gehalte aan vetten (verg. v. B r e h m e r und R o c h l i n, lit. overzicht pag. 11). De vergommende weefsels binnen en buiten het hout kleuren geenszins rood met phloroglucine en HCl.



Figuur 18.

Solanum Lycopersicum. Vlak onder een stengelvlek, door natuurlijke infectie van *Botrytis cinerea* veroorzaakt. Extraxylaire phloeemstreng. Dw. dsn. 448 \times .
c. cambium, pp. phloeemparenchym, ep. extraxylairparenchym, sk. sklerenchymvezel, sp. spleetvormige celrest.

Solanum Lycopersicum. Just below a discoloured spot on the stalk, caused by natural infection of *Botrytis cinerea*. External phloem group. Tr. sec. \times 448.
c. cambium, pp. phloem parenchyma, ep. parenchyma between the outer phloem groups, sk. phloem fiber, sp. narrowed cell.

De invloed van de infectie bleek vlak onder (fig. 17 en 18) en vlak boven de vlek geheel overeenkomstig de invloed der kunstmatige infecties met *Diplodina Lycopersici*. Ook hier weer zien wij een zwelling der wanden in het phloeem, gevolgd door de vergomming van de wanden en inhoud, zich vanaf één zijde over de geheele phloeemstreng voortzetten. Eerst later wordt het aangrenzende parenchym (pp, ip, ep) in het degeneratieproces opgenomen. Buiten de houtring waren weer steeds eerst de wanden der sklerenchymvezels, sk, vergomd en vielen samen, zoodat van het lumen slechts een grillige spleet resteerde (fig. 18, sp). Hierbij waren dan veelal in de omgevende parenchym- en endodermiscellen nieuwe wanden opgetreden, die eenigszins concentrisch aan de wanden der sklerenchymvezels geplaatst waren (overeenkomstig de celdeelingen in de parenchymcellen rondom de aangetaste houtvaten, bij de infecties met *Diplodina Lycopersici* beschreven, pag.

65). Vanuit de vergommende sklerenchymvezels (fig. 18, sk) worden de extraxylaire phloemstrengen in centripetale richting aangetast.

Verschillend van de infecties met *Diplodina Lycopersici* is de voortgang van de invloed binnen het xyleem. Bij deze *Botrytis*-infectie vergommen namelijk niet eerst de intraxylaire sklerenchymvezels, van waaruit de phloemstrengen in centrifugale richting worden aangetast, doch het degeneratieproces breidt zich in tangentiële richting gelijkmatig uit over het geheele, phloemstrengen bevattende, intraxylairparenchym.

De weefsels waren op 1 cm afstand boven en onder de vlek weer geheel normaal.

Een natuurlijke infectie door *Botrytis spec.* aan een tweede tomatenplant leidde tot dezelfde resultaten.

Dit is dus een reden te meer om aan te nemen dat bij de kunstmatige infecties met *Diplodina Lycopersici* de veranderingen in de cellen geheel te wijten waren aan de invloed van de schimmel en geenszins aan de aangebrachte verwonding, noodig voor dit kunstmatig infecteeren.

d. Injecties

Proef: Teneinde de invloed van deze schimmel iets nader te onderzoeken heb ik de hoofdstengels van vier \pm 30 cm hoge tomatenplanten geïnjectieerd met gesteriliseerde vloeibare mout, waarin stofwisselingsproducten van *Diplodina Lycopersici*, verkregen volgens de bij de beuk beschreven methode (pag. 41). Het geïnjectieerde filtraat had ook in dit geval een pH = 5.0. Twee andere tomatenplanten werden ter controle op gelijke wijze geïnjectieerd met gesteriliseerde vloeibare mout (pH = 4.5).

Resultaat: Na 15½ week waren weliswaar bij de planten met geïnjectieerde stofwisselingsproducten veel minder chlorophyl- en zetmeelkorrels aanwezig dan bij de controleplanten, maar geen van de injecties had abnormale anatomische veranderingen in de verschillende stengelweefsels teweeggebracht.

Proef: De invloed van chemicaliën van verschillende zuurgraad werd op gelijke wijze nagegaan.

Zoo werden met elk der volgende vloeistoffen de hoofdstengels van twee \pm 30 cm hoge tomatenplanten geïnjectieerd:

NaOH, pH = 7.3; NaOH, pH = 8.6; HCl, pH = 6.1; HCl, pH = 3.6; en twee contrôleplanten met water, pH = 7.0.

Resultaat: Na negen weken zagen de planten, die geïnjectieerd waren met resp. NaOH, pH = 8.6 en HCl, pH = 3.6 er gelijk uit. De planten waren zeer schraal, de wortelstelsels zeer klein, de weinige bladeren geel, op dwarsdoorsnee de verschillende stengelweefsels in radiale richting zeer weinig ontwikkeld, en in de zetmeelscheede, in intra- en extraxylairparenchym en in de mergcellen enorme hoeveelheden zetmeel aanwezig.

De contrôleplanten waren normaal.

De planten, die geïnjectieerd waren met resp. NaOH, pH = 7.3 en HCl, pH = 6.1 kwamen weer onderling overeen en stonden, wat uitwendige ontwikkeling betreft, in tusschen de contrôleplanten en de planten die geïnjectieerd waren met resp. NaOH, pH = 8.6 en HCl, pH = 3.6.

Anatomisch bestond het verschil met deze contrôleplanten slechts uit een geringere ontwikkeling in radiale richting der verschillende stengelweefsels.

Proef: Op een kweekkerij te Veur (Z.H.) verzamelde ik mozaïkzieke tomatenbladeren. Deze werden, gemengd met glaszand, in een mortier fijngewreven. Deze massa werd met de hand uitgeknepen en gefiltreerd door een katoenen lapje. Het afgefilterde, virus bevattende sap werd met gedestilleerd water verdund in de verhouding 1 : 10 en kleine hoeveelheden hiervan met een injectiespuitje in de stengels, nabij de stengeltop, van 10 tomatenplanten gebracht ($\pm \frac{1}{10}$ cm³ per injectie).

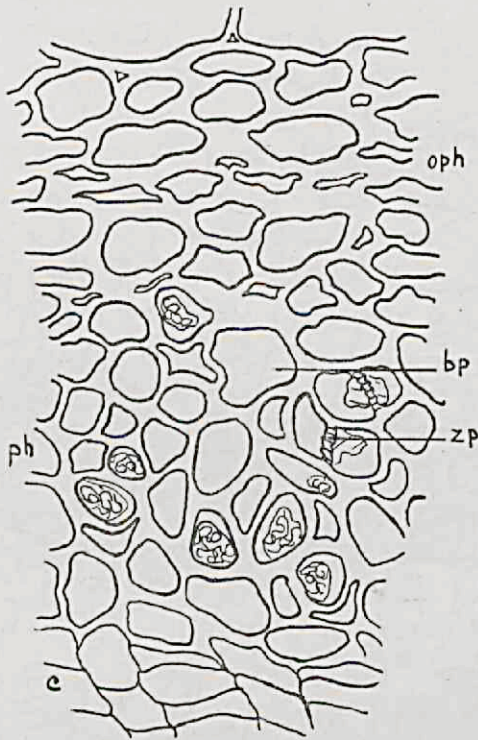
Resultaat: Na 10 dagen waren de eerste verschijnselen van mozaïk aan de bladeren zichtbaar en breidde de ziekte zich snel over de planten uit.

De cellen der phloeemstrengen echter toonden 8 weken na de injecties totaal geen afwijkingen, noch bovenaan, noch middenin, noch onderaan de geïnjectieerde hoofdstengels, noch in de stelen van sterk mozaïkzieke bladeren.

§ 4. *Phlox suffruticosa*

De planten van *Phlox suffruticosa* werden buiten en in de volle grond gekweekt.

Een dwarsdoorsnede van een stengel van een *Phlox*-plant toont (fig. 19), buitenom de houtcylinder, een cambium, c, dat uit groote, regelmatige, rechthoekig gevormde, dunwandige cellen bestaat. Daarbuiten ligt het 12—15 celrijen breede phloem, (zeefvaten en begeleidende cellen) en moeilijk hiervan te onderscheiden



Figuur 19.

Phlox suffruticosa. Normale stengel. Dw. dsn. 560 \times .

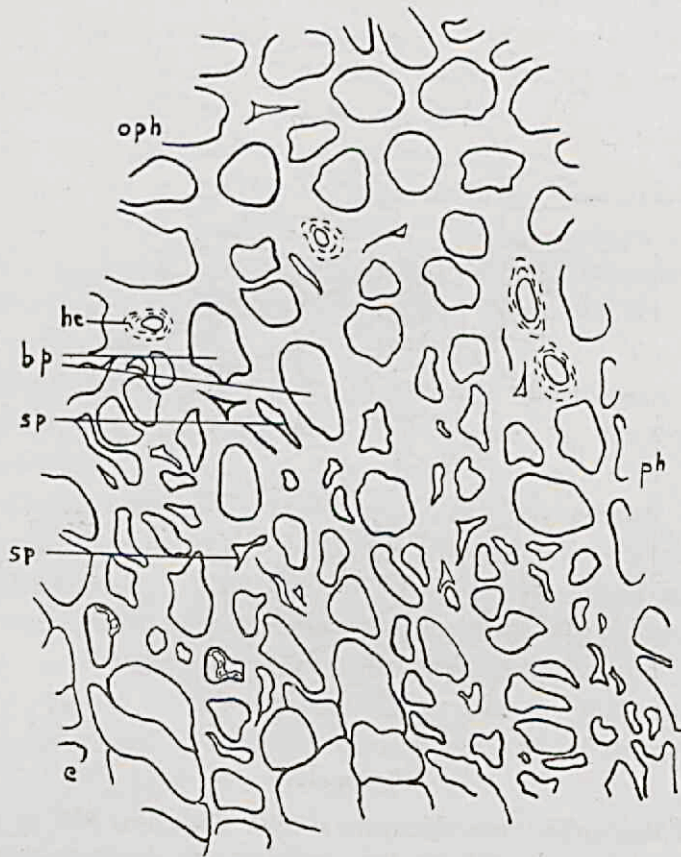
c. cambium, ph. phloem, zp. zeefplaat, bp. bastparenchym,
oph. geoblitereerd phloem.

Phlox suffruticosa. Normal stalk. Tr. sec. \times 560.

c. cambium, ph. phloem, zp. sieve plate, bp. phloem parenchyma,
oph. obliterated phloem.

bastparenchym, bp, waarvan de cellen een weinig grooter zijn dan de zeefvaten. De wanden van de 7—10 rijen, aan het cambium grenzende phloem en bastparenchym, ph en bp, hebben 2 à 3 maal de dikte van de wanden der cambiumcellen. De 4—6 overige celrijen van het phloem, oph, en bastparenchym bestaan uit tangentiaal gerichte ovale elementen, waarvan de wanden twee-

maal zoo dik zijn als van het jongere phloem en bastparenchym. Het lijkt mij waarschijnlijk, dat dit, vooral in de celhoeken zoo uitermate dikwandige phloem niet meer functioneert en dit zou volgens de opvatting van von Brehmer (8) als geoblitereerd te beschouwen zijn.



Figuur 20.

Phlox suffruticosa. Vlak boven een ringwond. Na $7\frac{1}{2}$ week. Dw. dsn. $560\times$.
c. cambium, sp. spleetvormige celrest, bp. bastparenchym, hc. cel met
verhoute celwand, oph. geoblitereerd phloem.

Phlox suffruticosa. Just above ringing the stalk. After $7\frac{1}{2}$ weeks. Tr. sec. $\times 560$.
c. cambium, sp. narrowed cell, bp. phloem parenchyma, hc. cell with
lignified wall, oph. obliterated phloem.

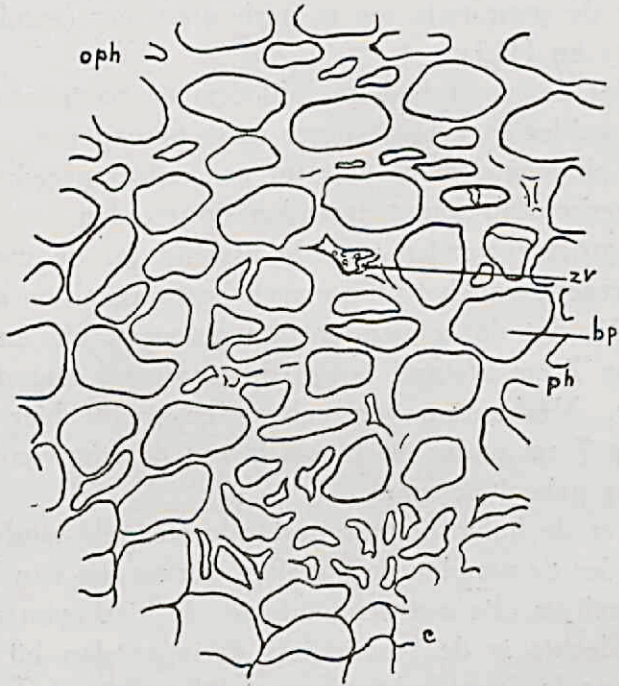
a. Verwondingen

Proef: Op 28-7-1931 werden drie stengels van deze *Phlox*-

planten geringd en drie andere stengels over de halve stengelomtrek geringd, ter hoogte van 1 cm.

Aan al deze stengels waren de bloemen in knop.

Resultaat: Na $7\frac{1}{2}$ week bleek, dat het phloem van de rondom geringde stengels sterk gereageerd had.



Figuur 21.

Phlox suffruticosa. 7 cM. boven een ringwond. Na $7\frac{1}{2}$ week. Dw. dsn. $560\times$.
 c. cambium, ph. phloem, bp. bastparenchym, zv. zeefvat,
 oph. geoblitereerd phloem.

Phlox suffruticosa. $2\frac{1}{5}$ inches above ringing the stalk. After $7\frac{1}{2}$ weeks.
 Tr. sec. $\times 560$.
 c. cambium, ph. phloem, bp. phloem parenchyma, zv. sieve tube,
 oph. obliterated phloem.

Vlak boven de wond (fig. 20) waren van de jongste 7—10 rijen phloem en bastparenchym, bp, de celwanden en wel in het bijzonder de celhoeken zeer verdikt. De wandzwellingen waren aan de phloemelementen buitengewoon veel geprononceerder dan aan de bastparenchymcellen en een aantal van deze phloemelementen was zelfs tot spleten, sp, gereduceerd of geheel verdwenen. De

hoekzwellingen waren echter nooit knolvormig zooals v o n B r e h m e r (8) beschrijft voor necrobiotisch aardappelleptom.

De verdikte celwandmassa's kleurden blauw met chloorzinkjodium.

Verspreid, zoowel in het jongere als in het oudere phloem- en bastparenchymweefsel begonnen van enkele cellen de wanden van binnen naar de peripherie toe te verhouten, hc, (roode kleur met phloroglucine en HCl).

Vlak onder de wond had het phloem en bastparenchym overeenkomstig, echter in veel geringer mate gereageerd. Slechts een heel enkele phloemelement was tot een spleet gereduceerd en er was geen verhouting van celwanden opgetreden.

Met het grooter worden van de afstand tot de wond nam de sterkte der reactie van het phloem en bastparenchym af. Zoo zien we in fig. 21, dat de celwanden van phloem, ph, en bastparenchym, bp, op 7 cm afstand boven de ringwond nog duidelijk gezwollen zijn. Verhouting van celwanden treedt hier echter niet meer op. Op 7 cm onder en 11 cm boven de ringwonden was het weefsel weer geheel normaal.

Bij de, over de halve omtrek geringde stengels vinden wij recht boven en onder de wonden na 8 weken een reactie van het phloem en bastparenchym, die overeenkomt met de hierboven gegeven beschrijving. Slechts is de reactie iets geringer dan bij de rondom geringde stengels, loopt echter over gelijke afstanden recht boven en onder de wonden door. Aan de niet geringde stengelhelft is een geringe zwelling van celwanden, iets sterker aan de phloemelementen dan aan de bastparenchymcellen te vinden.

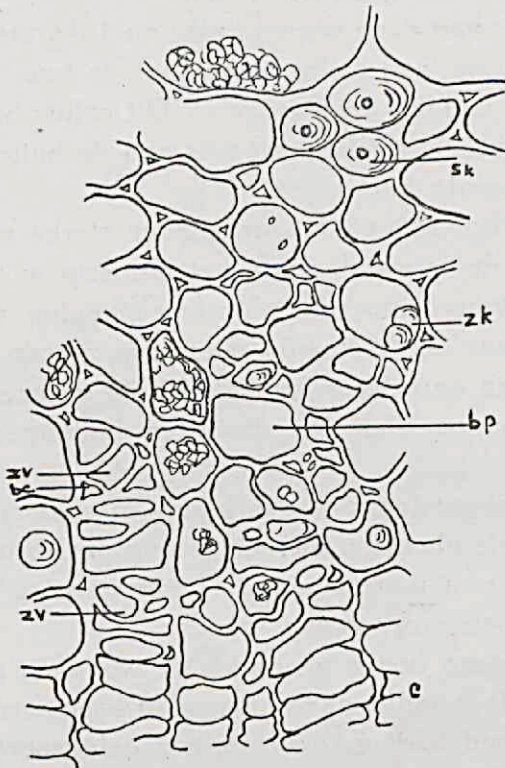
b. Infecties

Proef: Aan vijf *Phlox*-stengels werd in een klein verticaal sneedje een stukje uit een cultuur van *Phoma Phlogis Roum.* gebracht op 31-7-1931.

Resultaat: Na 8 weken vond ik bij deze vijf stengels, tot op eenige centimeters afstand van de infectieplaats, in de houtvaten mycelium en gom. In het phloem en bastparenchym echter was noch in dwars- noch in radiale doorsnede mycelium te zien, ook was hier generlei reactie van de cellen te bekennen.

§ 5. *Coffea arabica*

Ook enkele \pm 20 cm hooge zaailingen van *Coffea arabica* stonden tot mijn beschikking. De planten werden in een kas bij 20° — 25° C gekweekt.



Figuur 22.

Coffea arabica. Normale stam. Dw. dsn. $560 \times$.

c. cambium, zv. zeefvat, bc. begeleidende cel, bp. bastparenchym,
zk. zetmeelkorrel, sk. sklerenchymvezel.

Coffea arabica. Normal stem. Tr. sec. $\times 560$.

c. cambium, zv. sieve tube, bc. companion cell, bp. phloem parenchyma,
zk. starch grain, sk. phloem fiber.

Een dwarsdoorsnede van een gezond stammetje toont ons (fig. 22), dat buiten de houtcylinder en de cambiumring, c, een ongeveer 15 celrijen breed weefsel ligt, aan de buitenkant begrensd door sklerenchymvezels, sk. Dit weefsel bestaat uit bastparenchym, bp, en, veelal tot eenigszins radiale rijen gerangschikte, phloemelementen (zeefvaten, zv, en begeleidende cellen, bc). De

bastparenchymcellen zijn aan de peripherie van het weefsel groter.

a. Verwondingen

Proef: Twee stammetjes werden over een hoogte en een breedte van $\frac{1}{2}$ cm tot op het hout geringd.

Resultaat: Een van deze wonden was na $15\frac{1}{2}$ week geheel overdekt met een dunne laag callus, dat vanaf de twee verticale wondranden naar het midden gegroeid was. Dit callus bestond uit hout-elementen en parenchymcellen, en was aan de buitenkant begrensd door een dun laagje kurkcellen.

Vlak boven (fig. 23) en in iets minder sterke mate vlak onder de wond waren de celwanden van het phloem in zoo sterke mate gezwollen, dat van de meeste phloemelementen nog slechts een spleetvormig lumen, sp, resteerde. Deze aantasting was het sterkst in het oudste, aan de sklerenchymvezels, sk, grenzende phloem.

De bastparenchymcellen, bp, bevatten buitengewoon veel zetmeelkorrels, zk.

De verdikte celwanden kleurden blauw in chloorzink-jodium, behalve op de enkele plaatsen, die een weinig geel-bruin getint waren door een begin van vergomming. Deze geringe vergomming is boven de wond iets sterker dan eronder.

Op $\frac{1}{2}$ cm afstand boven en onder de wond en aan de stengelijde tegenover de wond is alle phloem en bastparenchym normaal.

De tweede wond had na 7 weken een gelijksoortige reactie van het phloem en bastparenchym veroorzaakt.

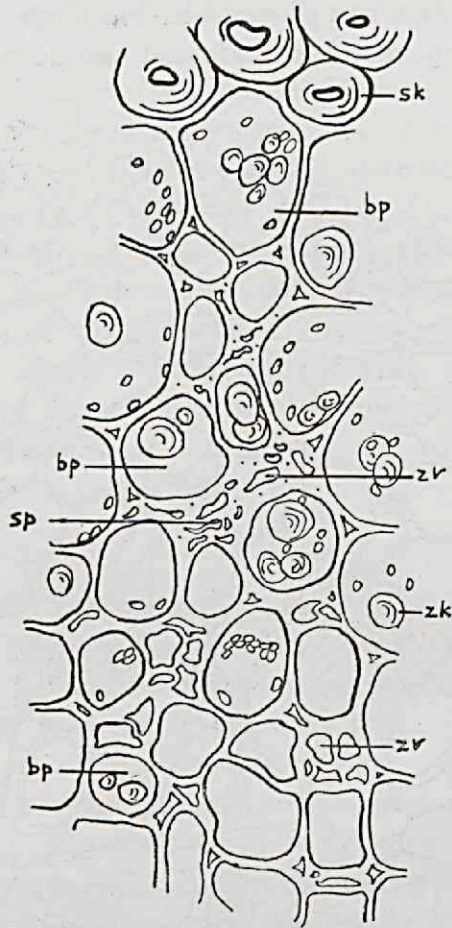
Proef: Aan het stammetje van een derde plant werd over $\frac{3}{4}$ van de omtrek de bast over een hoogte van $\frac{1}{2}$ cm tot op het hout weggesneden.

Resultaat: Na 21 weken had het phloem gereageerd overeenkomstig de hierboven gegeven beschrijving, echter centripetaal over een grootere breedte van de phloem- en bastparenchymring.

Een weinig wand- en protoplastgom was bovendien te vinden in de cambiumcellen en de jongste, hieraan grenzende elementen van phloem en bastparenchym, zelfs nog op 1 cm afstand boven en onder de wond.

De wandverdichtingen liepen door tot 1 cm afstand boven en onder de wond.

De verdikte celwandmassa kleurde zich ook in dit geval blauw



Figuur 23.

Coffea arabica. Vlak boven een eenzijdige ringwond. Na 15½ week.

Dw. dsn. 560 ×.

bp. bastparenchym, zv. zeefvat, zk. zetmeelkorrel, sp. spleetvormige celrest, sk. sklerenchymvezel.

Coffea arabica. Just above ringing one side of the stem.

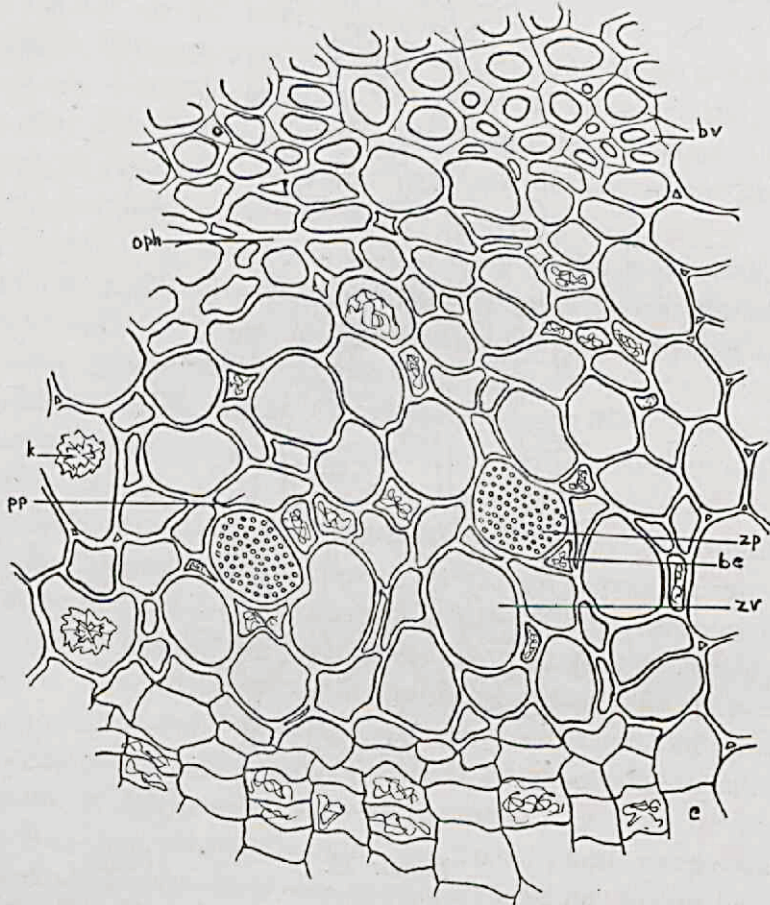
After 15½ weeks. Tr. sec. × 560.

bp. phloem parenchyma, zv. sieve tube, zk. starch grain, sp. narrowed cell, sk. phloem fiber.

met chloorzink-jodium, kleurde geenszins rood met de houtreactie van von Mäule (Dop et Gautié) (18).

§ 6. *Vitis gongyloides*

Maken wij een dwarscoupe van een hangende stengel van *Vitis gongyloides*, op ongeveer $\frac{1}{2}$ M afstand van de top. Wij zien dan,



Figuur 24.

Vitis gongyloides. Normale tak. Dw. dsn. 448 \times .

c. cambium, zv. zeefvat, bc. begeleidende cel, zp. zeefplaat, pp. phloemparenchym, k. kristal van Ca-oxalaat, oph. geoblitereerd phloem, bv. bastvezel.

Vitis gongyloides. Normal branch. Tr. sec. \times 448.

c. cambium, zv. sieve tube, bc. companion cell, zp. sieve plate, pp. phloem parenchyma, k. cristal of oxalic calcium, oph. obliterated phloem, bv. phloem fiber.

dat de vaatbundels grootendeels geconcentreerd zijn in de hoeken van de vierkante, gevleugelde stengel. Buiten het cambium (fig. 24, c) liggen de phloemstrengen, bestaande uit zeer wijde, meestal

ronde zeefvaten, zv, en kleine, vaak driehoekige begeleidende cellen, bc.

De zeefplaten, zp, zijn horizontaal geplaatst en hebben grove poriën. Tusschen de phloemelementen komen phloeemparenchymcellen, pp, voor, die nauwer zijn dan de zeefvaten en in dwarsdoorsnede een meer ovale, veelal eenigszins onregelmatige vorm hebben.

De phloemstrengen worden aan de peripherie begrensd door bundels bastvezels, bv.

In de parenchymcellen, die een phloemstreng plus bastvezelgroep begrenzen aan de twee radiale en aan de peripherie zijde, bevatten veelal groote stervormige kristallen van Ca-oxalaat, k. In het oudste gedeelte der phloemstreng komt op enkele plaatsen eenige wandverdicking en lumenvernauwing voor van begeleidende en phloeemparenchymcellen, hetgeen mij volgens de opvatting van von Brehmer (8) obliterations lijken.

a. Verwondingen

Proef: Op 26-1-1932 werd aan zes stengels van *Vitis gongyloides* een halve ringwond gemaakt. Hiertoe werd van twee aan elkaar grenzende kanten der vierkante stengel de bast tot op het hout weggesneden over een hoogte van 1 cm. De wonden waren ± 75 cm van de stengeltop verwijderd.

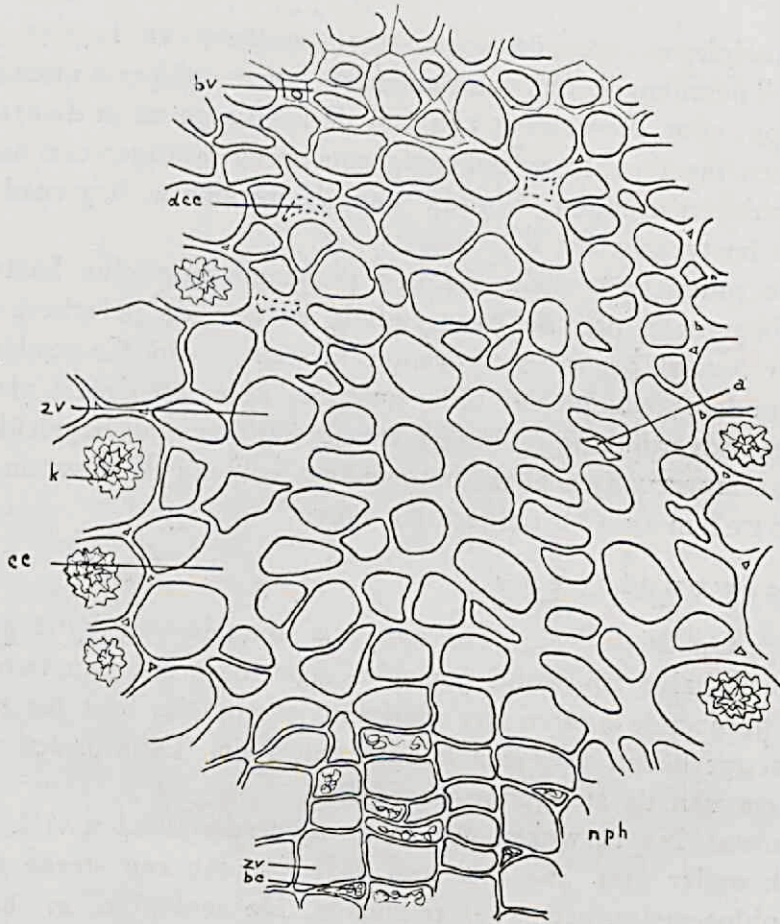
Resultaat: Na 12 weken was in de dwarsdoorsneden vlak boven en vlak onder (fig. 25) vier van deze wonden een sterke reactie in de phloemstrengen waar te nemen. De zeefvaten, zv, hadden niettegenstaande een zwelling der wanden de ronde vorm en een vrij wijd lumen behouden. De begeleidende cellen echter, evenals de phloeemparenchymcellen waren geheel met een sterk lichtbrekende stof opgevuld, cc.

Op enkele plaatsen vinden wij een vernauwd, nog niet opgevuld lumen begrensd door gezwollen celwanden, a.

Veelal is er in het midden van gezwollen wanden een klein stukje dat nog niet verdikt is en breidt de zwelling zich blijkbaar vanaf de celhoeken over de wanden uit.

In de lichtbrekende stof, die de lumina vult en een blauwe kleur aanneemt in chloorzink-jodium, vinden wij geen spleten als resten van cellumina. Steeds wordt het geheele lumen opgevuld. In het beginstadium der reactie is deze stof in de doorsneden nog

weinig lichtbrekend, eenigszins doorschijnend, dcc, om tenslotte



Figuur 25.

Vitis gongyloides. Vlak onder een eenzijdige ringwond. Na 12 weken.

Dw. dsn. 448 \times .

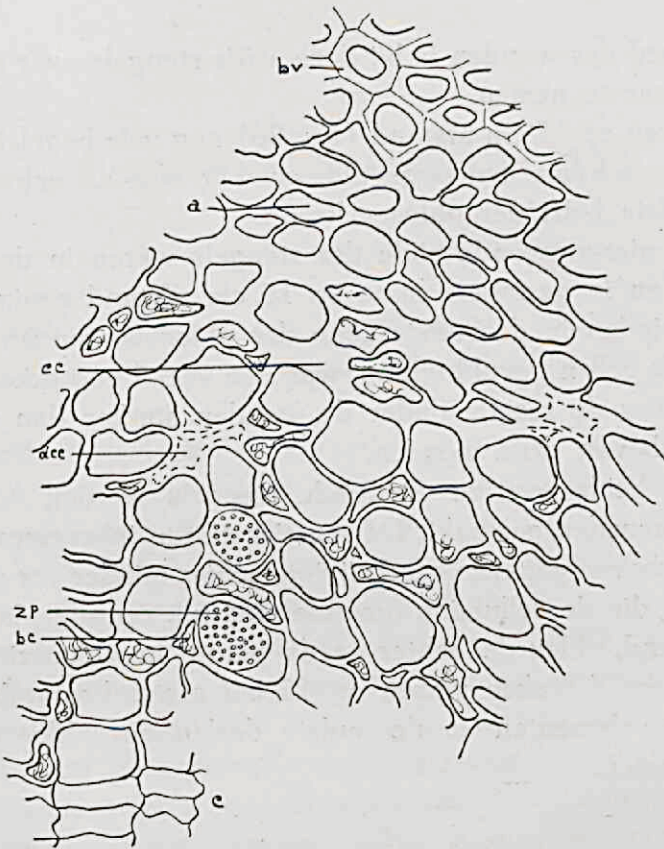
zv. zeefvat, bc. begeleidende cel, nph. nieuw phloeem, cc. plaats, waar cellen met sterk lichtbrekende stof zijn opgevuld, dcc. cel met weinig lichtbrekende stof opgevuld, bv. bastvezel, a. eenigszins samengedrukte cel waarvan de wanden gezwollen zijn behalve in het midden, k. kristal van Ca-ocalaat.

Vitis gongyloides. Just below ringing one side of the branch.

After 12 weeks. Tr.sec. \times 448.

sv. sieve tube, bc. companion cell, nph. new phloem, cc. place where cells have been filled up with a light-refracting substance, dcc. cell filled up with a slightly light-refracting substance, bv. phloem fiber, a. slightly compressed cell, the wall of which has been swollen except in the middle of the wall, k. cristal of oxalic calcium.

eenzelfde lichtbreking te geven als de celwanden. Deze celwanden



Figuur 26.

Vitis gonyloides. 15 cM. onder een eenzijdige ringwond. Na 12 weken.

Dw. dsn. 448 \times .

c. cambium, bc. begeleidende cel, zp. zeefplaat, dcc. cel met weinig lichtbrekende stof opgevuld, cc. plaats, waar cellen met sterk lichtbrekende stof zijn opgevuld, a. eenigszins samengedrukte cel waarvan de wanden gezwollen zijn behalve in het midden, bv. bastvezel.

Vitis gonyloides. 6 inches below ringing one side of the branch.

After 12 weeks. Tr. sec. \times 448.

c. cambium, bc. companion cell, zp. sieve plate, dcc. cell filled up with a slightly light-refracting substance, cc. place, where cells have been filled up with a light-refracting substance, a. slightly compressed cell, the wall of which has been swollen except in the middle of the wall, bv. phloem fiber.

worden reeds bij de aanvang der reactie eenigermate samengedrukt, a, door de omgevende cellen, krijgen daardoor een grillige vorm

en het cellumen wordt vernauwd. Na deze 12 weken had het cambium weer eenig nieuw phloem, nph, en phloeemparenchym gevormd.

De invloed der wonden is bij deze *Vitis*-stengels over een groote afstand waar te nemen.

Zoo waren op 15 cm afstand (fig. 26) nog vele begeleidende- en phloeemparenchymcellen opgevuld, cc. Dit was nu echter beperkt tot de oudste helft der phloemstreng.

Aan de niet-verwonde zijde der stengels waren in de nabijheid der wond en in geringere mate op 15 cm afstand eenige gevulde cellen te vinden in de oudste zône der phloemstrengen. De stof, waarmee de cellen gevuld waren, was dan veelal nog doorschijnend.

Steeds was de reactie onder de wonden sterker dan op gelijke afstanden boven deze wonden.

Van de beide overige verwonde stengels werden reeds na 5 weken doorsneden gemaakt. De reacties waren in overeenstemming met de hierboven gegeven beschrijving, echter minder ver gevorderd.

De stof, die de cellumina opvulde was n.l. op alle plaatsen nog doorschijnend, kleurde echter reeds blauw in chloorzink-jodium. Ook na deze 5 weken waren op 15 cm afstand van de wonden necrotische elementen in de oudste deelen der phloemstrengen waar te nemen.

BESPREKING DER RESULTATEN

§ 1. *Zwelling van celwanden*

Als eerste reactie van het functioneerend phloeem en de bastparenchymcellen zien we steeds dat de celwanden beginnen te zwellen.

Dit geldt zoowel voor de verwondingen aan *Fagus*, *Tilia*, *Phlox*, *Coffea* en *Vitis gongyloides*, als voor infecties bij *Fagus*, *Tilia* en *Solanum Lycopersicum*, injecties met chemicaliën bij *Fagus* en *Tilia* en met stofwisselingsproducten van *Nectria galligena* of *Myxosporium carneum*, eveneens bij *Fagus*.

Bij verwonding van beuketakken (pag. 15—27) worden deze phloeemelementen en tenslotte ook eenige bastparenchymcellen bovendien zeer spoedig in tangenciale richting gerekt. De cellen lijken bij deze zoogenaamde weefselrekking in radiale richting te worden samengedrukt waardoor de radiale celwanden zich gaan plooiën en de lumenbegrenzing grillig wordt. Dit verschijnsel van weefselrekking, al of niet gepaard gaande met eenige zwelling der celwanden, komt in gezonde beukeboomen en in stengels van *Phlox*-planten ook steeds voor, maar is dan beperkt tot het oudere, niet meer functioneerend phloeem en bastparenchym. Dit oudere gerekte weefsel kunnen wij naar de opvatting van von Brehmer (8) als geoblitereerd beschouwen.

In beuketakken is weefselrekking in het jongere phloeem en bastparenchym het eerste stadium van necrose, hetgeen een pathologisch afstervingsproces is, waarbij de celwanden zwellen, de cel-lumina tenslotte dichtvallen en zoowel in celwand als celinhoud chemische veranderingen plaats vinden.

Deze chemische veranderingen bestaan veelal uit vergomming, waarbij dan de gele kleur van de celwand of celinhoud zeer opvallend is, of bij de celwanden uit verhouting.

Deze necrotische weefselrekking komt in het jongere weefsel steeds het eerst en het sterkst voor in het phloem. De hier tusschen liggende bastparenchymcellen worden veel later, enkele in het geheel niet, in het proces opgenomen.

Bij verwondingen van beuketakken voeren de celwandverdickingen (die over de geheele celwand tegelijk beginnen) tezamen met de tangentiale weefselrekking van functioneerende zeefvaten, begeleidende cellen en enkele bastparenchymcellen tot een celwandmassa waarin, bij dwarsdoorsneden, de lumina der phloeemelementen slechts als tangentiaal gerichte, grillig gevormde, grootere of kleinere spleten zijn terug te vinden of geheel zijn verdwenen. De lumina der bastparenchymcellen, die gewoonlijk veel minder gerekt zijn, vernauwen tot een ovale vorm.

Lindetakken daarentegen reageeren in voorjaar en zomer op verwondingen (pag. 46—52) ('s winters is de reactie overeenkomstig doch uiterst gering en blijft hier buiten beschouwing) zeer snel met de vorming van groote hoeveelheden wondbast. Dit is wellicht oorzaak dat de zwelling der wanden van de, tijdens het verwonden functioneerende phloeemelementen (want dit zijn de phloeembundels, die het krachtigst reageeren) nooit zoo intens is, dat de cellumina tot spleten worden gereduceerd. Ditzelfde geldt voor de bastparenchymcellen. Steeds blijft van de phloeemelementen en bastparenchymcellen in lindetakken een vrij groot lumen behouden. Bij de lindetakken evenals dit bij de beuketakken het geval is, beginnen deze zwellingen niet in de hoeken der cellen doch min of meer gelijkmatig over de geheele celwand.

Ook verwonding van de stam van jonge koffieplantjes (pag. 76) is oorzaak, dat de wanden der phloeemelementen in de omgeving van deze wonden zoozeer zwellen, dat de lumina samenvallen en hiervan slechts spleten resteeren. Eveneens worden de wanden der omgevende parenchymcellen eerst later door het zwellingsproces eenigszins aangetast.

Maken wij nu echter wonden aan stengels van *Phlox*-planten (pag. 72—74) dan zien wij, evenals bij de vorige planten, dat in de eerste plaats van de jonge phloeemelementen en pas later van de omliggende bastparenchymcellen de wanden zwellen. Afwijkend van de reacties in beuken, linden en tomatenplanten is echter het feit, dat in de *Phlox*-stengels de wanden eerst in de hoeken der

cellen in sterke mate zwellen. Deze zwelling breidt zich dan langzaam uit over de celwand en de cellumina vernauwen tenslotte tot spleten. Veelal zien wij in dwarsdoorsneden, dat er in het midden van sterk verbrede celwanden nog een klein stukje zeer dunne celwand over is.

Ook bij de necrose in de phloemstrengen van verwonde stengels van *Vitis gongyloides* (pag. 79) treedt in de wanden van phloem en phloemparenchym een zwelling op, die zich vanuit de hoeken naar het midden der celwanden voortzet.

Door de druk der omliggende cellen zijn de wanden der begeleidende cellen en phloemparenchymcellen reeds eenigermate samengedrukt, de lumina zijn dientengevolge vernauwd en grillig begrensd.

Al spoedig na het begin der reactie echter wordt het geheele lumen van deze samengedrukte cellen gevuld met een lichtbrekende stof, die zich blauw kleurt in chloorzink-jodium.

De lichtbreking van deze stof is in de aanvang gering, later geheel gelijk aan die van de celwanden. In het stadium, dat de, het cellumen opvullende stof nog slechts weinig lichtbrekend, eenigszins doorschijnend is, zien we deze massa begrensd door de ondoorschijnende celwand, die nu echter weer de normale dikte heeft. Of deze lichtbrekende stof gevormd wordt door de celwand of door de celinhoud werd niet nagegaan.

Afwijkend van de reacties in de overige bewerkte planten is bovendien het feit, dat de phloemparenchymcellen zoo sterk worden aangetast, terwijl de zeefvaten een vrij wijd, rond lumen behouden.

Infecteeren we beuketakken door een klein stukje van een schimmelcultuur in een tangentiaalsnede te brengen (pag. 29—41) dan treedt er een necrose op in phloem en bastparenchym, die begint met het zwellen der celwanden. De weefselrekking treedt nu op de achtergrond en de zwelling gaat gepaard met en wordt versterkt door een zeer sterke vergomming (zie onder vergomming) van de celwanden en celinhoud. Door deze, zoozeer op de voorgrond tredende vergomming worden eveneens de lumina der phloemelementen en van een deel der bastparenchymcellen zeer sterk vernauwd, worden tenslotte tot spleten of verdwijnen geheel. Deze zwelling is bij de geïnfecteerde wonden dan ook sterker en

zet zich over een grooter afstand voort dan bij gelijksoortige, niet geïnfecteerde wonden.

In sommige gevallen, zooals bij de zomerinfecties met *Pleurotus ostreatus* en *Nectria galligena* (pag. 37 en 39) evenals bij de winterinjecties met HCl, pH = 1.0 (pag. 42) reageert het phloem op verschillende plaatsen, dus complexgewijze, met een sterker wandverdikking en lumenvernauwing dan elders. Dit verschijnsel komt nergens bij verwondingen aan beuketakken voor. In het phloem gaat de aanwezigheid van mycelium steeds samen met een zwelling der celwanden. Dit is voor mij een reden om een complexgewijze optredende sterker wandzwelling der phloemelementen toe te schrijven aan een meer of minder sterke plaatselijke ophooping resp. van mycelium en injectievloeistof.

Het beeld der phloemnecrose in lindetakken, veroorzaakt door de takken te infecteeren met verschillende schimmels (pag. 52—55) is niet afwijkend van het beeld der necrose, die door een niet geïnfecteerde tangentiaalsnede wordt teweeggebracht.

Geheel anders is de gevoeligheid van het phloem in tomatenplanten. Verwondingen (pag. 61) oefenen hoegenaamd geen invloed uit op de wanden der phloemelementen. Zijn deze tomatenplanten echter door een schimmel geïnfecteerd (langs natuurlijke of kunstmatige weg) (pag. 62—69), dan zien wij sterke necrose in het, door de schimmel aangetaste phloem en tenslotte ook een degeneratie in het omliggende parenchym optreden.

Terwijl bij beuke- en lindetakken door verschillende invloeden de phloemnecrose steeds de jongste weefsels het eerst en het sterkst aantast, vinden wij bij *Vitis gongyloides*, tomaten- en koffieplanten de eerste symptomen in de oudste deelen van het phloem.

De wanden der aan de sklerenchymvezels grenzende phloemelementen, zoowel van de intraxylaire als van de extraxylaire phloemstrengen in tomatenstengels, zwellen sterk op. De door deze gezwollen wanden begrensde lumina vernauwen tot spleten en verdwijnen tenslotte geheel in de celwandmassa. Steeds verder breidt de zwelling der celwanden zich uit over de aangetaste phloemstreng, steeds meer cellumina worden in het degeneratieproces opgenomen en vernauwen tot spleten.

Het beeld van deze phloemnecrose in de tomatenstengel toont

veel overeenkomst met het door Q u a n j e r (47) beschreven beeld der phloemnecrose in stengels van bladrolzieke aardappelplanten.

Tenslotte zwellen ook de wanden der aangrenzende parenchymcellen eenigszins onder invloed van vergomming (zie bij vergomming), echter in minder sterke mate dan de phloemelementen. De lumina der parenchymcellen vernauwen eenigszins door een rekking, die de phloemnecrose in het weefsel veroorzaakt, vernauwen echter nooit tot spleten zooals de cellen van het phloem.

Naar aanleiding van de publicatie van B r o e k h u y z e n (10) heb ik takken van beuken en linden geïnjectieerd resp. met oxaalzuur, zoutzuur en natriumhydroxyde van verschillende zuurgraden (pag. 42—46 en 55—57), teneinde na te gaan welke invloed de zuurgraad van een geïnjecteerde vloeistof heeft op de reactie van het phloem. Bovendien injecteerde ik beuketakken met vloeibare mout, waarin stofwisselingsproducten van *Myxosporium carneum* of *Nectria galligena* (pag. 41—42). Onder invloed van elk dezer injecties beginnen de wanden der phloemelementen te zwellen. De tangentiale weefselrekking, die bij verwonding van beuketakken steeds optreedt, blijft nu achterwege.

B r o e k h u y z e n (zie literatuuroverzicht) vindt weinig verschil in reactie van de houtvaten bij injecties van een zuur bij verschillende zuurgraden. Slechts de afstand der reactie is bij een grootere H-ionen concentratie iets grooter. Het phloem daarentegen toont bij injectie met vloeistoffen van verschillende zuurgraad zoowel met oxaalzuur als met zoutzuur als met natriumhydroxyde een duidelijk verschil in reactie. Injectieeren we een vloeistof met een zeer groote H-ionen of OH-ionen concentratie dan is de wandzwellling der phloemelementen, vooral in beuketakken, buitengewoon veel sterker dan na injectie van een vloeistof met een geringere H-ionen of OH-ionen concentratie. Zoutzuur met een $\text{pH} = 1.0$ veroorzaakt in het phloem van beuketakken zelfs veranderingen, zwellingen zoowel als vergommingen, die vrijwel overeenkomen met de reacties op schimmels (pag. 45).

De afstanden waarover de invloeden van de verschillende injectievloeistoffen doorloopen, wijken onderling echter niet veel af (2—3 cm boven en onder de injectieplaatsen).

In beuketakken geïnjecteerde stofwisselingsproducten van *Myxosporium carneum* of *Nectria galligena* veroorzaken eveneens

eenige zwelling van de celwanden in het phloem. Deze zwelling is buitengewoon veel minder dan onder invloed van een schimmel, de cellen behouden steeds een vrij groot lumen.

Injecties met chemicaliën van verschillende zuurgraad of met stofwisselingsproducten van *Diplodina Lycopersici* (pag. 69—70) konden geen celwandzwelling in het phloem van tomatenstengels teweegbrengen. Evenmin bracht sap van fijngewreven, mozaïk-zieke bladeren van tomatenplanten veranderingen teweeg in het phloem van tomatenplanten, welke met dit, virus bevattende sap waren geïnjecteerd (pag. 70).

Werden beuketakken geringd over de heele of over de halve takomtrek (pag. 15—20 en 24—27) dan valt op dat de, bij de verwondingen zoo sterk op de voorgrond tredende celwandverdickingen steeds veel sterker zijn onder dan boven de wond. Deze wandzwellingen waren na ± 10 weken slechts tot één of enkele centimeters boven en onder de wonden te vinden, na 1 jaar tot 1 à 2 decimeter. Wanneer het takgedeelte boven de wond echter afgestorven is (pag. 21—23) wordt in dit stuk het beeld natuurlijk geheel anders door de bijzonder sterke vergomming en degeneratie van het weefsel.

In beuketakken geïnjecteerde chemicaliën brengen in de winter (pag. 42—45) en eveneens, doch in geringer mate, in de zomer (pag. 45—46) een zwelling der phloemwanden teweeg, die steeds onder de injectieplaatsen in een verder gevorderd stadium is dan erboven.

Aan de zijde der beuketakken tegenover de zijde, waar een al- of niet geïnfecteerde wond gemaakt is, vinden wij slechts een tangentiale rekking van het phloem en indien de wonden geïnfecteerd zijn bovendien een geringe zwelling der celwanden. Dit toont weer duidelijk aan dat bij verwonding de tangentiale rekking van het phloem het eerste symptoom van necrose is.

Overeenkomstig hiermee vinden wij in stengels van *Vitis gongyloides* (pag. 82) de reactie der celwanden onder de wonden in een verder gevorderd stadium dan erboven. Ook aan de niet-verwonde zijde der stengels is een begin van reactie in het oudste gedeelte der phloemstrengen te constateeren.

Bij de lindetakken treedt er geen verschil in zwelling der celwanden op boven en onder verwondingen, infectie- of injectieplaatsen.

Bij geringde stengels van *Phlox*-planten daarentegen zijn de wanden der phloeemelementen sterker gezwollen boven de wond en zijn daar meer phloeemelementen tot spleten gereduceerd dan eronder (pag. 74).

Eveneens bij verwonde stammetjes van koffieplanten (pag. 76—77) is steeds de wandzwellung der phloeemelementen boven de wond in een verder gevorderd stadium dan eronder, hoewel het verschil hier uitermate gering is. De invloed der wond is slechts over een zeer kleine afstand (± 1 cM.) boven en onder de wond waar te nemen. Aan de niet-verwonde zijde van het stammetje is geen reactie in het phloem teweeggebracht.

De celwandverdichtingen in de phloemstrengen van tomatenplanten onder invloed van kunstmatige infecties toonen geen verschillen onder en boven de infectieplaatsen.

Vergelijken we nu de celwandverdichtingsreacties van beuke- en lindetakken op de verschillende invloeden in winter en voorjaar of zomer:

Worden beuketakken eind April geringd (pag. 25—27) in plaats van eind October (pag. 15—19), dus aan het begin in plaats van aan het einde der vegetatieperiode, dan vormt het cambium een grootere hoeveelheid nieuw weefsel, dat eerst weinig, later meer gedifferentieerd is. De celwandverdichtingen blijven dan ook achter bij het winterproces.

Terwijl in beuketakken, die in de winter geïnfecteerd zijn, de celwandverdichtingen in het phloem vlak boven en vlak onder de infectieplaatsen, (pag. 29—36) veelal ongeveer gelijk zijn, maar indien verschillend, boven de infectiewonden een weinig sterker zijn dan eronder (behalve bij *Nectria galligena*) is de reactie in de zomer anders. Worden n.l. beuketakken begin Mei geïnfecteerd, dan vinden wij de sterkste wandverdikking in het phloem steeds onder de infectieplaatsen (pag. 36). Deze wandverdikking onder de infectiewonden is in de zomer sterker dan in de winter.

Bij niet geïnfecteerde wonden blijven weliswaar de wandverdichtingen in de zomer achter bij de verdichtingen in de winter, maar er is nog een ander feit waarmee rekening moet worden gehouden. In de zomer n.l. breidt de schimmel zich in verticale richting sneller uit over het phloem (5—7 cm onder en 2—4 cm boven de infectieplaatsen) dan in de winter (1—5 cm) en wel in het bij-

zonder onder de infectiewond. In de winter is er weinig of geen verschil in de afstanden waarover de schimmel zich respectievelijk boven en onder de infectieplaatsen voortzet.

Deze bijzonder snelle uitbreiding der schimmel juist onder de infectieplaats staat wellicht in verband met de sterke voedselstroom, die in de zomer van boven naar beneden plaats vindt.

Een complexgewijze sterkere celwandzwellling in het phloem (zie pag. 86) schreef ik toe aan een plaatselijke ophooping van mycelium, respectievelijk injectievloeistof.

Evenzoo lijkt mij ook deze, speciaal onder de wonden der zomerinfecties, zoo sterke celwandzwellling te worden teweeggebracht door een krachtiger myceliumgroei onder deze infectieplaatsen.

Het injicieeren van chemicaliën in beuketakken veroorzaakte in de zomer, (evenals het verwonden, zie pag. 89), een buitengewoon veel geringere zwellling der phloemwanden dan in de winter, alhoewel zelfs het tijdsverloop tusschen de injecties en het contrôleeren der opgetreden veranderingen in de zomer ongeveer vijf weken langer was dan in de winter (pag. 46).

Bij lindetakken zijn de verschillen der reacties in winter en zomer nog veel opvallender. De reactie der phloemelementen is in de winter zoo gering, dat noch verwondingen (pag. 47—48), noch infecties (pag. 52) een zwellling der celwanden kon teweegbrengen, die van eenige beteekenis was. Treedt nu echter de vegetatieperiode in (pag. 48—50 en 52—55) of verwonden of injicieeren wij pas begin Mei (pag. 50—52 en 55—57) dan wordt er wel degelijk boven en onder de behandelde plaatsen der takken een zwellling der celwanden in het phloem veroorzaakt.

Bij al deze reacties der verschillende, bewerkte planten, behalve *Vitis gongyloides*, op schadelijke invloeden zijn na eenige weken of enkele maanden de celwanden van phloem en bastparenchym slechts tot één of enkele centimeters boven en onder de wonden, infectie- of injectieplaatsen gezwollen. De wanden der phloemelementen zijn over een grooter afstand gezwollen dan de wanden der bastparenchymcellen. De tangentiale weefselrekking in het phloem van verwonde beuketakken zet zich steeds over eenige centimeters meer voort dan de zwellling der wanden.

Slechts 5 weken na het verwonden van stengels van *Vitis gongyloides* (pag. 82) echter was er nog een reactie der celwanden in

de phloemstrengen op 15 cm afstand boven en onder de wonden waar te nemen.

§ 2. Vergomming en andere reacties van celwand en celinhoud

De vergomming van de wanden en inhoud der phloemelementen is een proces, dat nauw verbonden is met de hierboven besproken wandverdichtingen van phloemelementen en eveneens behoort tot de phloemnecrose.

In de hierboven besproken gevallen van wandverdichting, door de verschillende invloeden veroorzaakt, wordt de zwelling na korter of langer tijd gevolgd door een vergommingsproces van de wanden en inhoud dezer phloemelementen en veelal eveneens van de omliggende parenchymcellen (uitgezonderd bij *Phlox suffruticosa* en *Vitis gongyloides*).

Bij de beuketakken vergommen de celwanden en de protoplasten boven de ringwonden (pag. 15—27), infectie- of injectieplaatsen (pag. 29—41 en 41—46) steeds in sterker mate en is de kleur van de gom intensiever dan eronder. Eveneens is het vergommingsproces sterker in de nabijheid der mergstralen.

In het bijzonder heeft het infecteeren van beuketakken met schimmels een bevorderende invloed op de gomvorming in wand en inhoud der aangetaste cellen. En hoewel bij deze infecties de verdichting der celwanden als zoodanig minder op de voorgrond treedt dan bij verwondingen, worden toch de cellumina zeer vernauwd en verdwijnen zelfs in vele gevallen. Dit is te wijten aan de sterke vergomming, die de celwanden sterker doet zwellen en aan de sterk vergommende protoplasten, die de resterende lumina opvullen. Tenslotte is in dwarsdoorsneden dan slechts de plaats van een opgevuld cellumen in de vergomde massa te herkennen aan de donkerder kleur der protoplastgom, die overigens geheel aansluit bij de vergomde celwanden (pag. 40).

Wordt het zwellen der celwanden grootendeels door het vergommingsproces teweeggebracht, dan is het beeld eenigszins afwijkend van de wandverdichtingen die voorafgaan aan vergomming. De wandzwelling die dan grootendeels door het vergommingsproces wordt teweeggebracht is n.l. onregelmatiger. De wanden vertoonen

in vele gevallen in de dwarsdoorsneden zelfs grootere of kleinere knobbelvormige uitsteekseltjes in het cellumen, waarvan de een iets meer, de ander iets minder intensief bruin-geel gekleurd is. Een duidelijk voorbeeld hiervan vond ik in de reactie van het phloem en bastparenchym op de infectie met *Asterosporium Hoffmanni* (pag. 33).

De tangentiale weefselrekking, die gelijktijdig met de zelfstandige wandverdichtingen (zooals deze bij verwondingen zoo duidelijk voorkomen) optreedt en zelfs eraan voorafgaat, blijft dan ook grootendeels bij de reactie op infecties achterwege.

Na het injicieeren van beuketakken met stofwisselingsproducten van *Myxosporium carneum* of *Nectria galligena* (pag. 41—42) valt, evenals bij de infecties, de vergomming van de celwanden en -inhoud in het reactiebeeld sterker op dan de zwelling der wanden. De graad dezer vergomming blijft ver achter bij de vergomming, welke teweeggebracht wordt door het infecteeren der takken met de schimmel zelf. Toch is de reactie zeer zeker sterker dan na het injicieeren met vloeibare mout (contrôle). De zuurgraad der resp. ingespoten vloeistoffen verschilt zeer weinig en bovendien is de contrôlevloeistof een weinig zuurder. Dit verschil in zuurgraad kan dan ook niet verantwoordelijk gesteld worden voor de sterkere vergomming der celwanden onder invloed der geïnjecteerde stofwisselingsproducten.

Was daarentegen de hoeveelheid der ingespoten vloeistof met stofwisselingsproducten grooter geweest of was de vloeistof eenige malen na elkaar ingespoten, dan was de schadelijke invloed meer continu geweest, hetgeen dan meer overeengekomen zou zijn met de invloed van een geïnfecteerde schimmel, althans indien werkelijk de stofwisselingsproducten de reactie op een schimmelinfectie veroorzaken. Wellicht had in dat geval de reactie van phloem en bastparenchym ook quantitatief meer gelijkenis vertoond met de reactie op een schimmelinfectie.

Is de respectievelijke H-ionen en OH-ionen concentratie van een geïnjecteerd, organisch of anorganisch zuur of van een base (pag. 42—46) grooter, dan is ook steeds de invloed op het phloem en bastparenchym schadelijker. De vergomming van de wanden en inhoud dezer cellen bereikt een verder gevorderd stadium. Zoowel in beuke- als in lindetakken (pag. 55—57) is deze vergomming

het sterkst in het phloeem en bastparenchym, dat het jongste was tijdens de infectie.

Zoo is ook dit vergommingsproces boven de injectieplaatsen sterker dan eronder.

Oxaalzuur had steeds een grootere invloed dan zoutzuur van gelijke zuurgraad. Bij de beuken stond de invloed der geïnjicieerde natriumhydroxyde in tusschen deze twee zuren, was bij de linden echter vrijwel gelijk aan de invloed der oxaalzuurinjectie.

De zwelling der celwanden van phloeem en bastparenchym, waarmee lindetakken reageeren zoowel op verwondingen (pag. 46—52) als op infecties met schimmels, (pag. 52—55) als op injecties met chemicaliën (pag. 55—57) wordt voor een groot deel veroorzaakt, doordat deze wanden vergommen. De zwelling is dan meestal evenals bij overeenkomstige celwandzwellingen in beuketakken (zie pag. 91) eenigszins onregelmatig.

Het feit, dat de wandzwelling en de vergomming van wanden en inhoud der phlooelementen en bastparenchymcellen in lindetakken gedurende de zomer zoo bijzonder veel geprononceerder zijn dan in de winter, zal dan toe te schrijven zijn aan de zooveel krachtiger vergomming gedurende deze zomermaanden.

Deze verschillen in het vergommingsproces resp. in de zomer en in de winter zijn dus overeenstemmend voor lindetakken en beuketakken, wanneer het de reactie op infecties geldt. In beuketakken begint dit vergommen steeds gelijktijdig over de geheele celwand. In lindetakken daarentegen vangt het vergommingsproces steeds aan in de hoeken der celwanden en breidt zich dan langzamerhand over de celwand uit.

Tenslotte vergomt bovendien de inhoud der cellen, gewoonlijk eerst van de bastparenchym- en begeleidende cellen en eindelijk vinden we ook dikke proppen bruin-oranje gom op de zeefplaten.

Gelijk dit in de beuketakken het geval is, zijn ook in de lindetakken de wandgom en de protoplastgom duidelijk gescheiden, tenzij het aangetaste weefsel in een zeer ver gevorderde staat van vergomming verkeert.

Boven en onder verwondingen, injectie- of infectieplaatsen aan lindetakken waren er geen verschillen te constateeren in de graad van zwelling der celwanden. Evenmin zien wij boven en onder

deze plaatsen kwalitatieve of kwantitatieve verschillen optreden in de vergomming van de wanden of inhoud der cellen.

Een krachtiger reactie op een schadelijke invloed uit zich in deze lindetakken niet zoozeer door een sterker zwelling en vergomming aan phloeemelementen en bastparenchymcellen, als wel door het feit, dat dan de door het cambium gevormde nieuwe groepen van deze cellen eveneens, doch in afnemende mate door celwandverdicking en door het vergommingsproces worden aangetast.

Bij een minder schadelijke invloed zijn deze nieuwvormingen weinig of niet aan zwelling en vergomming onderhevig.

Steeds is, evenals de wandzwelling, ook de vergomming van celwanden en -inhoud in beuke- en lindetakken het krachtigst in het ten tijde van het aanbrengen der schadelijke invloeden jongste, functioneerende phloem- en bastparenchymweefsel.

Omtrent de reacties in de verschillende jaargetijden kon ik vaststellen, dat bij de beuken het vergommingsproces onder invloed van schimmelinfecties in de zomer een verder stadium bereikt en de wand- en protoplastgom intensiever bruin-oranje van kleur is dan na een ongeveer gelijk tijdsverloop in de winter (pag. 37 en 39).

De vergomming van celwand en -inhoud in het phloem en bastparenchym van lindetakken, evenals de celwandverdickingen, is nooit zoo sterk als in deze weefsels van beuketakken. De oorzaak hiervan acht ik het feit, dat het cambium van lindetakken, in geval het functioneerend phloem vroegtijdig degenereert, zeer veel nieuw weefsel vormt, hetzij phloem, hetzij weinig gedifferentieerde wondbast gevolgd door phloem.

Evenals in de beuketakken is de vergomming ook in lindetakken het sterkst in de omgeving der mergstralen.

Noch de wandgom, noch de protoplastgom in het phloem en bastparenchym van linde- of beuketakken kleurde met de toegepaste kleurreacties (pag. 27, 28, 49).

De wandvergomming, zijnde een proces dat bij de beuken na eenige tijd op de wandzwelling volgt, vinden wij dus over een korter afstand boven en onder de wonden, infectie- of injectieplaatsen dan de wandverdickingen. De aanwezigheid van protoplastgom vinden wij over iets grooter afstand dan de wandzwellingen der phloeemelementen. Tenslotte vinden wij slechts doode,

niet vergomde protoplasten (pag. 32), hetgeen ik bij de beschrijving der resultaten niet steeds heb aangegeven. In de bastparenchymcellen treedt eerder doode protoplast of protoplastgom op dan in de phloemelementen.

Aan de zijden der beuketakken tegenover de zijden, waar een al of niet geïnfecteerde wond gemaakt was, werd slechts eenige protoplastgom in de bastparenchymcellen gevonden, hetgeen overeenkomt met het feit, dat met het grooter worden der afstand boven en onder de wonden tenslotte geen wandgom maar slechts protoplastgom in de bastparenchymcellen aanwezig is.

Evenzoo gaat in het phloem en bastparenchym van lindetakken eenige zwelling der celwanden aan de vergomming vooraf, maar komt weinig of niet hiervan gescheiden voor door de zeer geringe graad van zwelling en het overheerschende vergommingsproces.

Wij zien de reacties op de respectievelijke schadelijke invloeden in lindetakken slechts over enkele centimeters afstand boven en onder de wonden, infectie- of injectieplaatsen doorloopen, welke reactieafstand kleiner is dan in beuketakken.

In de lindetakken vinden wij de aanwezigheid van eenige protoplastgom, die samengaat met de in de celwandhoeken aanvangende wandvergomming, als de laatste zichtbare symptomen der reacties.

Worden de phloemstrengen van tomatenplanten door necrose aangetast onder invloed van kunstmatige (pag. 62—66) of natuurlijke infectie (pag. 66—69) dan begint, evenals dit het geval was bij verwonde beuketakken, de reactie met een zeer sterke zwelling der celwanden waardoor de lumina tot spleten vernauwen. Eerst daarna treedt een vergomming op van celwand en celinhoud. En is deze vergomming dientengevolge over een kleinere afstand aanwezig dan de wandzwellingen.

De sterke celwandverdikkingen in de phloemstrengen zijn in vele gevallen oorzaak dat er rekkingen in het omgevende weefsel ontstaan. De omliggende parenchymcellen worden in een ovale vorm getrokken. Deze ovale cellen worden dan gedeeld in twee of drie kleinere cellen door het optreden van nieuwe wanden, die loodrecht staan op de grootste lengteas van de ovale cellen (pag. 62).

Slechts bij een krachtige aantasting der phloemstrengen beginnen ook de wanden en protoplasten der omliggende parenchym-

cellen te vergommen, hetgeen eenige zwelling der betreffende celwanden veroorzaakt.

De wandzwelling der phloemstrengen vangt steeds aan onder invloed der aangrenzende sklerenchymvezels. De vezels hebben dan zelf lichtgeel gekleurde, vergommende wanden.

De tenslotte donkerbruin vergommende bastvezels, evenals eventueel aangetaste vergommende houtvaten, veroorzaken veelal eveneens een rekking in het omgevende parenchymweefsel. Ook deze parenchymcellen vormen nieuwe wanden, waardoor ringen van kleinere cellen ontstaan, die ongeveer concentrisch geplaatst zijn aan de aangetaste bastvezel of het betreffende houtvat (pag. 68 en 65).

Door verwonding van *Phlox*-stengels (pag. 72—74) was na twee maanden geen vergomming van celwand of inhoud in phloem en bastparenchym opgetreden.

In verwonde stammetjes van *Coffea arabica* was na 15½ week slechts het allereerste begin van vergomming in de sterkst verdikte phloemwanden waar te nemen. Deze vergomming was weer boven de wond een weinig sterker dan eronder. Na 21 weken was bovendien eenige wand- en protoplastgom tot op 1 cm afstand van de wond aanwezig in het jongste phloem- en bastparenchymweefsel (pag. 76—77). De wanden van deze phloemelementen waren minder gezwollen dan van het oudere phloem en de gomvorming is wellicht te wijten aan het feit, dat de wanden en de inhoud der cambiumcellen vergomd waren.

In het phloem en bastparenchym van beuketakken kan in zeer sterk gezwollen celwanden, die nog niet door het vergommingsproces zijn aangetast, verhouting optreden (pag. 20, 22, 23, 24, 34, 38, 42). De verhouting komt veelvuldiger voor na verwonding dan na schadelijke invloeden als infecties of injecties, waarbij immers het vergommingsproces zoo snel en krachtig te werk gaat. Veelal ook treedt eenige verhouting op in de celwanden van het oudere, meestal tangentiaal gerekte phloem.

Evenzoo zagen wij in verwonde *Phlox*-stengels, dat temidden van zeer sterk verdikte celwanden in het phloem op enkele plaatsen een celwand rondom een vrij wijd gebleven lumen begon te verhouten (pag. 74). De verhouting vond plaats vanaf het cel-lumen naar de periferie der wand. Hoewel het niet met zekerheid

was uit te maken wegens het sporadisch voorkomen van dit verhoutingsproces, lijkt het mij waarschijnlijk, dat het hier de wanden van bastparenchymcellen geldt. Deze cellen behouden n.l. het langst een vrij wijd lumen temidden van de zoozeer gezwollen phloemcelwanden.

Overigens kleuren verdikte, niet vergomde of verhoude celwanden in de verschillende bewerkte planten zich steeds blauw met chloorzink-jodium.

De inhoud der bastparenchymcellen van beuke- en lindetakken kan onder invloed van verwondingen nog in zooverre veranderen, dat er kristalsterren of monoprismatische kristallen van calciumoxalaat ontstaan, welke kristallen ook wel voorkomen in de cellen der wondbast.

In stengels van tomatenplanten komen in de zetmeelscheede en de cellen van intra- en extraxylairparenchym buitengewoon groote hoeveelheden zetmeelkorrels voor onder invloed van slechte ventilatie der grond (pag. 60) of wel door droogte (pag. 60), of injecties met chemicaliën (pag. 70). Injicieeren we de stengels met vloeibare mout waarin stofwisselingsproducten van *Diplodina Lycopersici* dan vermindert daarentegen deze voorraad zetmeelkorrels juist uitermate (pag. 69).

§ 3. Wondbast

Zoowel in verwonde takken van beuken als van linden vormt het cambium nieuw weefsel, wondbast (pag. 15—27 en 46—52), dat afwijkt van de normale nieuwvormingen. Het bestaat uit meer of minder groote parenchymateuze cellen waarvan de wanden en de inhoud vergomd zijn en de lumina op sommige plaatsen kristallen van calciumoxalaat bevatten. Indien er in deze wondbast eenige differentiatie tot phloemelementen en bastparenchymcellen of bastvezels optreedt dan is dit uitsluitend in de allerjongste celrijen.

In de beuketakken is de wondbastring uiterst smal, 4—5 celrijen en bereikt eerst na een jaar een breedte van ± 10 celrijen. In de lindetakken daarentegen is de wondbastring veel breder en varieert van 10—30 celrijen. Indien er in de wondbast van linde- of beuketakken een verschil optreedt boven en onder de wond, dan

is steeds de wondbastring boven de wond in dwarsdoorsnede breeder dan eronder.

Bij een geringe verwonding van lindetakken zooals twee ringsneden (pag. 48—49) of een tangentiaalsnede (pag. 51) vormt het cambium geen wondbast maar een extra ring phloeem met bastparenchym in plaats van een ring bastvezels. Of wel de regelmatige afwisseling wordt zelfs niet verstoord en het cambium vormt slechts een grooter aantal afwisselende ringen bastvezels en phloeem met bastparenchym (pag. 55).

Als reactie op een schimmelaantasting van het phloeem in een beuketak tijdens de vegetatieperiode (pag. 38 en 40) is het mogelijk dat er na eenige tijd een nieuw meristeem ontstaat, dat van het cambium naar de peripherie der tak verloopt. Dit meristeem vormt 3—4 rijen kurkcellen aan de zijde van het sterk aangetaste phloeem en vormt een wondweefsel bestaande uit houtelementen en parenchymateuze cellen aan de zijde van het nog slechts weinig aangetaste phloeem. Door deze afsluiting zal zeer zeker de schimmel zich moeilijker over een grooter afstand in horizontale en verticale richting in het phloeem en bastparenchym uitbreiden.

DISCUSSION

This paper contains the results of anatomical investigations on the pathological changes in sieve tubes, brought about by different influences. The changes are centred in the term phloem necrosis.

In phloem necrosis two processes can be distinguished:

firstly the swelling of the cell walls:

secondly the chemical changes in the cell walls (gummosis or lignification) and in the cell contents (gummosis).

The swelling of the cell walls occurs:

1. after ringing or other wounding, in *Fagus*, *Tilia*, *Phlox*, *Coffea* and *Vitis gongyloides*;
2. after infection with a fungus, in *Fagus*, *Tilia* and *Solanum Lycopersicum*;
3. after an injection with a chemical solution in *Fagus* and *Tilia*;
4. after an injection with metabolism products of *Nectria cinnabarina* or *Myxosporium carneum* in *Fagus*.

Previous to the swelling of the cell walls in wounded branches of *Fagus*, there occurs a tangential stretching of the sieve tubes and companion cells. This stretching is also to be found in the phloem of normal branches of *Fagus* and *Phlox*, in which case however it is limited to the older zone of the phloem, that is the obliterated phloem.

The swelling of the cell walls begins:

1. at the same time in all parts of the cell wall, in *Fagus*, *Tilia*, *Solanum Lycopersicum* and *Coffea*;
2. in the corners of the cells, in *Phlox* and *Vitis*.

In each of the plants that have been treated, except in *Vitis*, the sieve tubes and companion cells are sooner affected by necrosis than the cells of the phloem parenchyma.

The swollen cell walls can fill up the greater part of the cavities, except in *Vitis*. In most cases only longitudinal fissures remain,

although occasionally a cavity is found to have been filled up altogether.

In wounded branches of *Vitis*, the cavities of the sieve tubes have been very slightly narrowed. After a slight compression of the cells of the phloem parenchyma between the sieve tubes of a phloem group and of the companion cells however, the cavities are filled up with a light-refracting substance. This substance, in a transverse section is transparent at first, and afterwards takes the same light-refraction as the cell walls themselves, and assumes a blue colour in $ClZnJ$.

The swelling of the cell walls is stronger below a wound than above it, in *Fagus* and *Vitis*; though in *Phlox* and *Coffea*, it is just the reverse. In *Tilia* I did not find any difference at all.

Wounding of *Fagus* causes greater swelling of the cell walls of the phloem than infection with a fungus, while as in *Tilia* the changes in these two cases are identical.

Branches of *Fagus*, injected with chemicals or wounded in winter, have greater swelling of the cell walls than those, that have been treated in summer. In the case of *Tilia* however this difference is not found.

The injection of a strong acid, such as HCl , $pH = 1.0$ into branches of *Fagus* causes a phloem necrosis similar to the necrosis caused by infection with *Pleurotus ostreatus*. An injected chemical solution into *Tilia* on the other hand, affects, the phloem far less than infection with a fungus or wounding.

After injection with a strong acid or alkali or infection with a fungus some parts of the phloem in branches of *Fagus* swell more than others, which fact may have been caused by an accumulation of chemical solution resp. mycelium.

The swelling of the cell walls in branches of *Fagus*, infected with a fungus, is stronger in summer than in winter, in contrast to the swelling of cell walls in the phloem of branches, that have been wounded. This swelling is greater above than below a place of infection in winter, while the reverse holds true in summer. This fact may also be explained by an accumulation of mycelium in the spots with strongly swollen cell walls. No difference however could be found above and below a place of injection.

Injecting of oxalic acid, $pH = 3,6$ or $pH = 6,1$ causes stronger

necrosis in the phloem of *Fagus* and *Tilia* than injection with NaOH, pH = 8,6 or pH = 7,3 and this, in turn, causes stronger necrosis than HCl, pH = 3,6 or pH = 6,1.

Neither injection with chemicals, nor with virus, extracted from leaves of *Solanum Lycopersicum* with mosaic disease, into stalks of *Solanum Lycopersicum* did cause phloem necrosis. Nor is the phloem affected by the wounding of the stalk.

After natural as well as after artificial infection of the stalk of *Solanum Lycopersicum* with a fungus, the walls of the sieve tubes and companion cells of the inner and outer phloem groups have swollen, which swelling is stronger near a phloem fiber than at some distance of it. The swelling is followed by gummosis of the cell contents and of the swollen walls, which gummosis is also intenser near a phloem fiber. In extreme cases the phloem parenchyma is affected as well.

In *Coffea* the walls of the sieve tubes and companion cells swell up after ringing one side of the stem so that only longitudinal fissures of the cavities remain.

In ringed stalks of *Phlox* the walls of the sieve tubes and companion cells swell a good deal, those of the phloem parenchyma only slightly. In many spots only longitudinal fissures remain of the cavities of these sieve tubes and companion cells.

With regard to *Fagûs*, *Tilia*, *Solanum Lycopersicum* and *Coffea* gummosis affects the swollen walls of the phloem. Gummosis of the contents of cells with swollen walls occurs sooner than of the cell walls themselves.

There is far more gummosis of the cell walls and cell contents in the phloem of *Fagus*, but less swelling of the walls after infection with a fungus or injection with a chemical solution or with metabolism products of a fungus than after wounding. In *Tilia* gummosis is also found to be stronger after injection of a strong acid or alkali than after slight wounding; though the phloem necrosis caused by wounding one side of the branch or by infecting such a wound with a fungus, does not differ.

Contrary to the swelling of the cell walls the gummosis is stronger in summer than it is in winter, in *Fagus* and *Tilia*.

Wounding, infection with a fungus or injection with chemicals affects the phloem in branches of *Tilia* in winter far less than in

summer, which may be explained by the fact that the phloem necrosis in *Tilia* is mostly caused by gummosis.

In case of *Fagus* the gummosis is greater above than below

1. a wound,
2. a place of infection with a fungus,
3. a place of injection with chemicals,
4. a place of injection with metabolism products of a fungus.

With *Tilia* this difference is not found in each of the first three cases, nor with *Solanum Lycopersicum* in the second case.

In *Coffea* the gummosis above a wound is intenser than below it.

Injection with metabolism products of *Nectria cinnabarina* or of *Myxosporium carneum* into branches of *Fagus* causes but little phloem necrosis which is however of the same character as the necrosis caused by infection with a fungus. The cell walls are only slightly swollen, little gummosis of the walls and cell contents is to be found. No phloem necrosis occurs after an injection of metabolism products of *Diplodina Lycopersici* into stalks of *Solanum Lycopersicum*.

In each of the cases when gummosis of the cell wall and cell contents has been stated, they had not mingled, except in extreme cases.

No gummosis has been found in the phloem of ringed stalks of *Phlox* and *Vitis*.

The walls with a strong swelling in the phloem of *Fagus* show a lignine reaction in several spots. Lignified walls are also found in the phloem of *Phlox* between cells with strongly swollen walls. The lignified cells in *Phlox* are very much alike those of the phloem parenchyma.

The necrosis is more intensive in the younger parts of the phloem in *Fagus* and *Tilia*; in *Vitis*, *Solanum Lycopersicum* and *Coffea* on the other hand it is stronger in the older parts.

After three to five months it is stated, that phloem necrosis does not cover more than a few inches above and below:

1. a wound, place of infection or of injection, in *Fagus* and *Tilia*;
2. a place of infection, in *Solanum Lycopersicum*;
3. a wound, in *Coffea*.

In *Fagus* the influence of ringing the branch is found to cover a distance of 4—8 inches below the wound after one year, whereas above the wound the branch has died.

The phloem of *Phlox* and *Vitis* shows a strong reaction after wounding. Seven weeks after ringing a stem of *Phlox* phloem necrosis is found up to 3 inches below and 4 inches above the wound while as twelve weeks after ringing one side of a branch of *Vitis* necrosis is found from 6—8 inches above and below the wound.

The naturally or artificially induced phloem necrosis in *Solanum Lycopersicum* is very similar to the phloem necrosis in potato plants suffering from leaf-roll.

Wounded branches of *Fagus* form but little parenchymatous traumatic tissue between the affected phloem and the cambium; on the other hand wounded or infected branches of *Tilia* form a great deal of such tissue.

LITERATUUR

1. ARCHER, W. ANDREW
1924 The morphological Development of *Asterosporium* H. *Mycologia* Vol. XII No. 5.
2. ARTSCHWAGER, ERNST F.
1918 Anatomy of the potato plant, with special reference to the ontogeny of the vascular system. *Journal of Agric. Research* Vol. XIV No. 6.
3. _____
1923 Occurrence and significance of the phloem necrosis in the Irish potato. *Journal of Agric. Research* Vol. XXIV No. 3.
4. BARY, A. DE
1877 Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. pag. 557. *Handbuch der Physiologische Botanik* W. Hofmeister. Bnd. III.
5. BEYERINCK, M. W.
1900 Further Researches on the Formation of Indigo from the Woad (*Isatis tinctoria*). *Proceedings v. d. Kon. Acad. v. Wetensch.* Vol. III pag. 115.
6. BLIESENICK, HERMANN
1891 Ueber die Obliteration der Siebröhren. *Diss. Berlin.*
7. BOODLE, L. A.
1902 On Lignification in the Phloem of *Helianthus annuus*. *Annals of Botany*. Vol. XVI.
8. BREHMER, VON
1923 Die anatomischen und microchemischen Veränderungen des Kartoffelleptoms. *Report of the Int. Conf. of Phytopathology and Econ. Entomology*, Holland.
9. BREMER, v. und ROCHLIN, EMILIA
1931 Histologische und microchemische Untersuchungen über pathologische Gewebeänderungen viruskranker Kartoffelstauden. *Phytopathologische Zeitschrift*. Bnd. III. H. 5.
10. BROEKHUYSEN, S.
1929 Wondreacties van hout. *Diss. Utrecht.*
11. BÜSGEN, M.
1897 Bau und Leben unserer Waldbäume.
12. CALDWELL, J.
1931 The Physiology of virusdiseases in Plants. *Review of applied Mycology* Vol. X. P. 2.
13. CARNSNER and STAHL, E. and C. F.
1924 Studies on Curly-Top Disease of the Sugar Beet. *Journal of Agric. Research* Vol. XXVIII No. 4.
14. CURTIS, OTIS, F.
1920 The upward translocation of foods in woody plants. *American Journal of Botany* Vol. VII pag. 101.

15. CURTIS, OTIS F.
1923 The effect of ringing a stem on the upward transfer of nitrogen and ash constituents. *American Journal of Botany* Vol. X pag. 361.
16. CURTIS and MACDANIELS, OTIS F. and L. H.
1930 The effect of spiral ringing on solute translocation and the structure of the regenerated tissues of the apple. *Cornell Univ., Agric. Exp. Station. Memoir* 133.
17. DIEDICKE, H.
1915 *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Pilze VII, Sphaeropsideae, Melanconieae.*
18. DOP et GAUTIÉ, P. et A.
1909 *Manuel de Technique Botanique.*
19. FERNANDES, D. S.
1925 Voorloopige mededeelingen over den stand van het onderzoek naar de oorzaken van de instervingsziekte bij de cacao. *Mededeelingen v. h. Dep. v. Landb., Nijverh. en Handel in Suriname* No. 20.
20. FERNANDES en VAN DIJK, D. S. en J. W.
1926 Instervingsziekte van de cacao. *Landbouwproefstation Suriname. Meded. No. 1.*
21. FERNANDES, D. S.
1928 Voorloopige mededeeling over de oorzaak van de zeefvatenziekte bij Liberiakoffie en haar bestrijding. *Landbouwproefstation Suriname Meded. No. 2.*
22. HARTIG, TH.
1845 Künstliche Erzeugung neuer Holz- und Rindeschichten unter Glasverband. *Forst- und Jagdzeitung.* pag. 221.
23. _____
1852 *Vollständige Naturgeschichte der Forstlichen Culturpflanzen Deutschlands.*
24. _____
1854 Ueber die Querwände in den Siebröhre. *Bot. Zeitung von v. Mohl. u. v. Schlechtendal.* pag. 51.
25. _____
1862 Folgen des Druckes einer Spirale auf die Saftbewegung im Baste. *Ebenda* pag. 82.
26. _____
1863 Ringelversuche an der Linde. *Ebenda* pag. 286.
27. _____
1863 Funktion des Siebfasergewebes bei der Saftbewegung. *Ebenda* pag. 287.
28. _____
1878 *Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen.*
29. HÖHNEL, FRANZ VON
1915 Beiträge zur Mycologie. Ueber die Gattung *Myxosporium* Link. *Zeitschrift f. Gärungsphysiologie* Bnd. V H. 3.
30. JANSE, J. M.
1914 Les sections annulaires de l'écorce et le suc descendant. *Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg.* Vol. XXVIII.
31. KASTENS, EMMA
1924 Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. *Mitteilungen a. d. Institut für allgem. Bot. in Hamburg* Bnd. 6. H. 1.
32. KLEMM, PAUL
1895 Desorganisationserscheinungen der Zelle. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 28 pag. 627.

33. KÜSTER, ERNST
1925 Pathologische Pflanzenanatomic.
34. _____
1929 Pathologie der Pflanzenzelle. Protoplasma Monographien Bnd. III.
35. KUIYPER, J.
1913 Overzicht van de koffieziekten in Suriname. Dep. v. Landb. Suriname. Bull. 31.
36. LOREY, v.
1903 Handbuch der Forstwissenschaft. Bnd. I.
37. LÜDTKE, MAX.
1931 Neuere Ergebnisse der Zellwandforschung. Phytopathologische Zeitschrift. Bnd. III H. 4.
38. MARSHALL, RUSH P.
1931 The relation of season of wounding and shellacking to callus-formation in tree wounds. U. S. Dep. of agric. Washington D. C. Techn. Bull. No. 246.
39. MCKINNEY, H. H.
1927 Factors effecting certain properties of a mosaic virus. Quantitative and purification methods in virusstudies. Journal of agric. Research Vol. 35. No. 1.
40. MICHAELIS, LEONOR
1922 Die Wasserstoffionenkonzentration. Teil I. Die Theoretischen Grundlagen.
41. MOELLER, J.
1875 Ueber die Entstehung des Akacien-Gummi. Sitzungsbericht der Wiener Akademie.
42. _____
1882 Anatomie des Baumrindes.
43. MÜNCH, ERNST
1926 Dynamik der Saftströmungen. Ber. d. D. bot. Ges. 44.
44. _____
1930 Die Stoffbewegungen in der Pflanzen.
45. NEGER, F. W.
1919 Die Krankheiten unserer Waldbäume und wichtigsten Gartengehölze.
46. OUDEMANS, C. A. J. A.
1862 Das Hornprosenchym Wigands. Bot. Zeitung. XX pag. 43.
47. QUANJER, H. M.
1913 Die Nekrose des Phloëms der Kartoffelpflanze, die Ursache der Blattrollkrankheit. Mededeelingen van de R. H. L. T. B. S. Wageningen. D. 6 pag. 41.
48. _____
1916 Aard, verspreiding en bestrijding van phloeemnecrose (bladrol) en verwante ziekten. l.c. D. X.
49. _____
1919 De mozaïkziekte van de Solanaceae, hare verwantschap met de phloeemnecrose en hare beteekenis voor de aardappelcultuur. l.c. D. XVII.
50. _____
1923 General Remarks on Potato Diseases of the Curl Type. Report of the Int. Conf. of Phytopathology and Econ. Entomology. Holland.
51. RAUENHOFF, N. W. P.
1860 De anatomische samenstelling der schors van Robinia Pseudo-Acacia L., in hare opvolgende ontwikkelings-toestanden. Ned. Kruidk. Archief V, pag. 23.

52. ROCHLIN, EMILIA
1930 Zur Anatomie der mosaikkranken Kartoffelpflanzen. *Phytopathologische Zeitschrift* Bnd. II H. 5.
53. RUMBOLD, CAROLINE
1920 The injection of chemicals into Chestnut trees. *Am. Journal of Botany*. VII.
54. SCHANDER und BIELERT
1928 Necrose und andere Degenerationserscheinungen im Phloem der Kartoffelpflanzen. *Arb. a. d. Biol. R. Anst. f. Land- und Forstwiss. Berlin-Dahlem*. Bnd. 15. H. 5.
55. SCHILLING, ERNST
1912 Zur Kenntnis des „Hagelflachses“ I. *Faserforschung* Bnd. I. H. 2. pag. 102.
56. SCHWEIZER, Gg.
1926 Zur Blattrollkrankheit der Kartoffelpflanze. *Ber. d. D. bot. Ges.* 44. pag. 551.
57. SOLEREDER, HANS
1899 *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*.
58. SORAUER, PAUL
1903 Zur anatomischen Analyse der durch saure Gase beschädigten Pflanze. *Ber. d. D. bot. Ges.* XXI, pag. 526.
59. STAHEL, GEROLD
1917 De zeefvatenziekte (Phloeemnecrose) van de Liberiakoffie in Suriname (koffiewortelziekte). *Dep. v. Landbouw Suriname* No. 12.
60. _____
1920 De zeefvatenziekte (Phloeemnecrose) van de Liberiakoffie in Suriname. *Dep. v. Landbouw Suriname*. Bull. 40.
61. _____
1930 Zeefvatenziekte. *Dep. Landbouwproefstation in Suriname*. Verslag over de jaren: 1928—1930.
62. STAHEL en BUNZLI, GEROLD
1930 Nieuwe onderzoekingen over de zeefvatenziekte van de koffie in Suriname. *De Ind. Mercur*. 53e jaarg. no. 42. 15 Oct.
63. STAHEL, GEROLD
1931 Zur Kenntnis der Siebröhrenkrankheit (Phloeemnekrose) des Kaffeebaumes in Surinam. *Phytopathologische Zeitschrift* Bnd. IV H. 1.
64. STRASBURGER, KOERNICKE
1923 *Das Botanische Practicum*.
65. TSCHIRCH, A.
1889 *Angewandte Pflanzenanatomie*. pag. 342—352.
66. VALETON, TH.
1891 Bijdrage tot de kennis der Serehziekte. *Proefstation, Oost-Java*.
67. VAN VLIET, J. Y.
1931 *Esschenkankers en hun bouw*. Diss. Utrecht.
68. VÖCHTING
1900 Zur Physiologie der Knollengewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 45.
69. WEEVERS, TH.
1928 Ringwondproeven en hun beteekenis voor het stofvervoer in de plant. *Vakblad voor Biologen*. No. 7. Maart.
70. WEEVERS en WESTENBERG, TH. en J.
1931 Versuche z. Prüfung d. Münchschen Theorie d. Stoffbewegungen in d. Pflanze. *Proceedings Kon. Acad. v. Wetensch.* XXXIV No. 8.

71. WENT, F. A. F. C.
1893 De Serehziekte. Mededeelingen v. h. Proefstation „West-Java”.
Overgedrukt uit het Archief voor de Java Suikerindustrie
1893, afl. 14—15.
72. WIGAND, A.
1863 Ueber die Desorganisation der Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss.
Bot. Bnd. III.
73. WILHELM, KARL
1880 Beiträge zur Kenntnis des Siebröhrenapparates Dicotyler Pflanze.
74. WOLLENWEBER, H. W.
1928 Ueber Fruchtformen der krebserregenden Nectriaceen. Zeitschr.
f. Parasitenkunde Bnd. I H. 1.
75. Ziekten en Beschadigingen van Tomaten.
1929 Verslagen en Mededeelingen v. d. Plantenziektkundige Dienst
te Wageningen No. 26, pag. 14 en 27.

STELLINGEN

I.

In de phytopathologie moet necrose als pathologisch proces gescheiden worden van de ouderdomsverschijnselen: necrobiose en obliteratie.

von Brehmer, Report Int. Conf. Phytopath. and Econ. Entom. Holland 1923, pag. 79.

II.

Uit de proeven van A. J. Riker en Régina S. Riker blijkt, dat de „chocolate-spot disease” van *Vicia faba* niet door *Bacillus lathyri* Manns maar door *Pseudomonas seminum* Cayley wordt veroorzaakt.

Ann. Appl. Biol. Vol. XIX No. 1 1932.

III.

De door Elze voorgestelde indeeling der virussoorten volgens de betrekking tusschen deze virussoorten en de insecten, welke haar overbrengen, is niet wenschelijk.

Phytopathology Vol. 21 1931.

IV.

De opvatting van Montfort, dat veenwater vergiftig is voor planten, is onjuist.

Hiltzer. Beih. Bot. Centralbl. 1932
Bnd. XLIX H. 2, pag. 467.

V.

Het is wenschelijk de halophyten noch tot de xerophyten noch tot de mesophyten te rekenen, maar als een aparte groep te beschouwen.

van Langendonck Bot. Jaarb. 1931,

VI.

De resultaten van Probst vormen een bezwaar tegen de verklaring van het constante zuurstofverbruik per tijdseenheid tusschen 16% en 5% initiaaldruk bij *Planorbis corneus* door de werking van haemoglobine.

Ned. Vereen. Physiol. en Pharm.
vergadering 18 Juni 1932.

VII.

Voor een zoo zuiver mogelijke oplossing van wetenschappelijke vraagstukken is het noodig, dat deze zoowel door de mannelijke als door de vrouwelijke geest belicht worden.

