



Wondreacties van hout : het ontstaan van thyllen en wondgom, in het bijzonder in verband met de iepenziekte

<https://hdl.handle.net/1874/299515>

WONDREAKSIES VAN HOUT

HET ONTSTAAN VAN THYLLEN EN WONGOM
IN HET BIEZONDER IN VERBAND
MET DE IEPENZIEKTE

S. BROEKHUIZEN Jr.

recht

L. o. P.
Gr. h.

WONDREAKSIES VAN HOUT

HET ONTSTAAN VAN THYLLEN EN WONDGOM
IN HET BIEZONDER IN VERBAND
MET DE IEPENZIEKTE

WONDERKISTEN VAN HOUT

DE WONDERKISTEN VAN HOUT

DE WONDERKISTEN VAN HOUT

DE WONDERKISTEN VAN HOUT

DE WONDERKISTEN VAN HOUT

DE WONDERKISTEN VAN HOUT

DE WONDERKISTEN VAN HOUT

A. qu 192 1929

WONDREACTIES VAN HOUT

HET ONTSTAAN VAN THYLLEN EN
WONDGOM, IN HET BIZONDER IN
VERBAND MET DE IEPENZIEKTE

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. H. Th. OBBINK, HOOGLEERAAR IN DE
FACULTEIT DER GODGELEERDHEID,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-
KUNDE TE VERDEDIGEN, OP DINSDAG
2 JULI 1929, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

SIMON BROEKHUIZEN

GEBOREN TE LEIDEN

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

LEIDEN — Drukkerij „LUCTOR ET EMERGO” — 1929

RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT



1758 7209

AAN MIJN OUDERS

Gaarne wil ik, bij het voltooiën van dit proefschrift, een woord van hartelijke dank richten tot allen, die invloed uitoefenden op mijn universitaire opleiding.

In de eerste plaats tot U, hooggeleerde Westerdijk en hooggeachte Promotrix. De warme belangstelling, die gij ten alle tijde in mijn werk getoond hebt, en de prettige sfeer, die op Uw laboratorium heerst, hebben mijn „Baarnse tijd” tot de prettigste periode van mijn studietijd gemaakt. Dat ik een tijd lang Uw assistent mocht zijn, zal ik steeds als een bijzonder voorrecht blijven beschouwen.

Hooggeleerde Janse, het onderwijs, dat ik van U mocht ontvangen, heb ik zeer gewaardeerd. Vooral Uw praktika en Uw kritiese opmerkingen zijn mij van veel nut geweest.

Hooggeleerde van Kampen, voor Uw heldere kolleges en de belangstelling, die gij steeds in mijn werk hebt getoond, zeg ik U hartelijk dank.

Zeergeleerde Goethart, met bijzondere waardering zal ik steeds aan Uw kolleges, praktika en excursies terugdenken. Vooral aan de jaren, dat ik Uw assistent ben geweest, heb ik zeer veel te danken. Niet licht zal ik de aangename uren vergeten, welke ik in Uw werkkamer heb doorgebracht.

Hooggeleerde Droogleever Fortuyn, Uw heldere kolleges over histologische en genetiese problemen heb ik steeds met belangstelling gevolgd.

Hooggeleerde van Oort, en Zeergeleerde Boschma, Kamerling, van der Klaauw en Stiasny, gij allen hebt er door Uw kolleges en praktika zeer veel toe bijgedragen om mijn blik op verschillende terreinen der Biologie te verruimen.

Zeergeachte van Luijk, een bijzonder woord van dank tot U voor de steun, die ik steeds van U mocht ondervinden. Uw grote kennis op phytopathologies gebied en Uw hulpvaardigheid zullen mij steeds bijblijven.

Zeer erkentelijk ben ik het Bestuur van de stichting „*Willie Commelin Scholten*” voor de gastvrijheid, welke ik in het Laboratorium voor Plantenziekten te Baarn heb genoten.

Ten slotte een woord van oprechte dank aan U allen, die het door Uw financiële steun mogelijk gemaakt hebt, dat ik mijn studie met dit proefschrift heb kunnen voltooien. Het vertrouwen, dat gij mij hierbij geschonken hebt, zal ik steeds op prijs blijven stellen.

INLEIDING.

Er zijn in de laatste jaren tal van publikaties verschenen in verband met de berucht geworden „iepenziekte”. Na de onderzoekingen van Buisman (1928—'29) valt er echter aan de veroorzaker van deze ziekte, n l. de schimmel *Graphium ulmi* Schwarz, niet meer te twifelen.

Één van de meest kenmerkende verschijnselen, die bij deze ziekte optreden, is nu, dat de vaten van het splint der iepen verstopt worden door thyllen en gomproppen, waardoor de waterstroom geheel onderbroken kan worden.

Nu rijst echter de vraag, welke de oorzaken van een dergelijke sterke thyllenvorming kunnen zijn. Wordt deze thyllenvorming bij de iep alléén door *Graphium ulmi* veroorzaakt en niet door andere parasieten? Is het ook mogelijk, dat de iep thyllen vormt als reactie op de invloed van andere prikkelende oorzaken? En is het ten slotte alleen een eigenschap van de iep, om met zo'n sterke thyllenvorming op een infectie te reageren, terwijl andere bomen deze eigenschap misschien zouden missen?

Het beantwoorden van deze vragen is in hoofdzaak de aanleiding geweest tot het volgend onderzoek.

Echter bleek mij bij het doorwerken van de literatuur betreffende het thyllen-vraagstuk, dat, vooral wat de aethiologie der thyllen betreft, de meningen der verschillende onderzoekers uiteenlopen. Daarom ben ik in enige hoofdstukken nog nader ingegaan op de vraag, door welke factoren de thyllen-vorming in het algemeen veroorzaakt kan worden.

In verband echter met de eerstgenoemde vragen heb ik mij alleen bepaald tot de thyllen-vorming bij bomen.

Aangezien thyllen-vorming steeds min of meer gepaard gaat met gomvorming en er anderzijds verschillende planten zijn, die

alléén wondgom als reaksie-produkt blijken te vormen; ten slotte ook omdat de meningen over het ontstaan van de gom in de vaten nog zeer verdeeld zijn, heb ik tot slot nog enkele waarnemingen vermeld met betrekking tot deze gomvorming.

Het materiaal, waarmee ik gewerkt heb, is vrijwel geheel afkomstig uit de tuin van het „Phytopathologisch Laboratorium-Willy Commelin Scholten" te Baarn. Hout van iepen, die door *Polyporus squamosus* Huds. waren aangetast, kreeg ik echter door bemiddeling van de heer J. Jonker, chef van de Plantsoendienst te Leiden, die ik hiervoor nog gaarne dank zeg.

HOOFDSTUK I.

Het voorkomen, ontstaan en de funksie der thyllen.

(Literatuuroverzicht.)

§ 1. Eerste beschrijving; naam.

De eerste vermelding van thyllen vinden we bij Malpighi in zijn werk „Anatomia plantarum”, dat in 1675 verscheen. Hierin komt n.l. een afbeelding voor van een doorsnede van eikenhout, waarin de vaten gedeeltelik met iets gevuld zijn en die Malpighi beschreef als: „.... vesiculae trachearum substantia excitatae”.

Eerst in 1842 verscheen van de hand van Schleiden een meer uitvoerige beschrijving van deze vaatverstoppingen. Hij schrijft n.l.: „.... aber zuweilen dringt im Alter abnormer Weise Flüssigkeit, und zwar bildungsfähige, in dieselbe (die Gefässe) ein, und es entstehen in der Höhle des Gefässes Zellen. Sie sind lange bekannt in den alten porösen Gefässen der *Eiche* und der *Ulme*; ich fand sie häufig in den Spiralgefässen alter Scitamineenstämme z. B. bei *Canna* und *Hedychium*. Hier entstehen die Zellen, wie mir scheint, nicht eigentlich in der Gefässzelle, sondern von der benachbarten Zelle dehnt sich ein Theil der Wand blasenförmig aus und drängt sich zwischen die Spiralwindungen in die Gefässzelle hinein. In der Blase, die sich abschnürt (?) entstehen dann neue Zellen”.

Kort hierop werd het eerste nauwkeurige onderzoek op dit gebied gepubliceerd door een „Ungenannte”¹⁾ (1845). Deze kwam tot de konklusie, dat in bepaalde gevallen de vaten gevuld kunnen zijn met blaasvormige uitstulpingen van de aan-

¹⁾ Later bleek eerst, dat deze „Ungenannte” een zekere Frl. Hermine von Reichenbach was. Het onderzoek en de publikatie waren op aanraden van Prof. Unger door haar onder zijn leiding geschied. Daar het in die tijd echter nog vrijwel niet voorkwam, dat een vrouw dergelijke arbeid verrichtte, geschiedde de publikatie onder dit pseudoniem.

grenzende parenchymcellen. De wand van deze parenchymcellen zou zich door de stippels uitstulpen in het lumen van de vaten. Het bleek ook, dat dit verschijnsel bij meerdere planten voorkwam en voor sommige zelfs een typies kenmerk vormde. Voor deze uitstulpingen werd nu door de „Ungenannte” de naam *thyllen* ingevoerd (afgeleid van het griekse „θύλλis”, wat zak of buidel betekent). Aan deze thyllen schreef zij verder als funksie toe een bepaalde rol in de zetmeelvoeding, daar zij in vele gevallen de thyllen met zetmeel gevuld vond. Dit bleek later evenwel slechts in enkele gevallen juist te zijn.

Van belang is echter, dat dit artikel het begin is geweest van een ganse reeks onderzoekingen, die het „thyllenprobleem” tot opheldering poogden te brengen. Want al spoedig bleek, dat de meningen over het ontstaan, de funksie en de oorzaken der thyllen nog al sterk verdeeld waren. In hoeverre de onderzoekingen tot een bepaald inzicht hebben geleid, zal uit het volgende blijken.

§ 2. Het ontstaan en de vorm der thyllen.

In 1867 verscheen een artikel van Böhm, waarin deze de opvatting van de „Ungenannte” over het ontstaan der thyllen bekritiseerde. In zijn preparaten zag hij in de vaten bruine bolletjes, die hij hield voor korrelige protoplasmabolletjes. Deze nu zouden volgens hem uitgroeien tot thyllen; indien n.l. de inhoud van de aangrenzende parenchymcellen in de vaten terecht komt, zou dit protoplasma zich met een cellulose-wand bekleden en tot thyllen worden. Ook in een artikel, dat hij in 1879 publiceerde, staat Böhm nog op dit standpunt. Een grondige anatomiese studie van Unger (1867) bevestigde echter volkomen de mening van de „Ungenannte”. Hieruit blijkt duidelijk: „.... dasz die Füllzelle nichts anderes als der durch den Tüpfel-„canal in das Gefäß prolabirte Theil der Aussackung der das-„selbe begrenzenden Nachbarzelle ist — natürlich.... von der „in gleichem Masse erweiterten primären Gefäßhaut umkleidet”. Tot dezelfde konklusie kwamen ook Reess (1868) en Molisch (1888). De laatste wijst er nog spesiaal op, dat de wand van de thylle dus overeenkomt met de uitgegroeide primaire wand van de hofstippel en dus voor een deel uit de vaatmembraan en ten dele uit de parenchymcel-membraan bestaat. In de thyllen wordt meestal protoplasma en soms ook een kern aangetroffen. Volgens Haberlandt (1887) zou de kern van een cel op die plaats liggen, waar de sterkste groei plaats heeft. In dit verband zou dan ook dáár waar de kern van de parenchymcel ligt, de stippel membraan zich uitstulpen en de thylle-anlage worden gevormd. Bij de uitgroeierende thylle zou dan de kern in de

thylle overgaan (als ze tenminste door de opening van de stippel heen kan, wat niet altijd het geval is) en zo nog invloed op de groei uitoefenen.

De vorming van thyllen in de houtvaten is dus in ieder geval ook afhankelijk van het voorkomen van parenchymcellen. Nader is dit nog door Gerry (1914) bestudeerd. Na een uitgebreid anatomies onderzoek kwam deze auteur tot de konklusie, dat er inderdaad verband is tussen de ligging van het parenchymweefsel in de jaarring en de mate van thyllenvorming in de vaten.

Wat nu de *vorm der thyllen* betreft, valt op te merken, dat in een jong stadium de thyllen uit de aard der zaak rond zijn, terwijl als meerdere thyllen een vat opvullen, deze tegen elkaar zijn afgeplat en zodoende een volledige afsluiting van het vat teweeg brengen. (Zie fig. 1, blz. 9).

Oorspronkelijk was men van mening, dat de thyllen steeds ongedeeld zouden zijn. Inderdaad is dit ook in verreweg de meeste gevallen een feit. Toch zijn er enige onderzoekingen gepubliceerd, die erop wijzen, dat de thyllen soms ook gedeeld kunnen zijn. In de laatste jaren was het vooral Gertz (1916), die door zijn onderzoekingen bij Araceën het voorkomen van gesepteerde thyllen aantoonde. Van de andere publikaties op dit gebied noem ik slechts die van Mellink (1886), die meercellige thyllen bij *Nymphaea alba*, en Krieg (1908), die ze bij *Vitis* waarnam.

§ 3. Begrenzing van het begrip „thylle”.

Zoals uit het voorgaande blijkt, betroffen de eerste onderzoekingen over thyllen alleen die, welke voorkwamen in de vaten van verschillende houtige en kruidachtige planten. Uit latere onderzoekingen bleek echter, dat verschillende holten in het weefsel van de plant op een analoge wijze opgevuld kunnen worden door het uitgroeien van de aangrenzende parenchymcellen. Zo nam Leblois in 1887 reeds waar, dat verschillende cellen, die de harsgangen of -kanalen begrenzen, in het lumen van die kanalen uit kunnen groeien. Deze cellen kunnen zich bovendien delen, zodat in andere kanalen het hele lumen verstopt was. Hetzelfde nam van Tieghem waar in de harskanalen van de wortels van *Mammea* en *Dipterocarpaceën*. Mellink (1886) beschreef een dergelijke uitgroeijing van parenchymcellen in de luchtkanalen van stengels van *Nymphaea alba* en wel als gevolg van verwondingen van het weefsel. Hetzelfde werd door van Alten (1910) beschreven voor de luchtkanalen in de verwonde stengels van *Nuphar lutea*. In deze beide gevallen bleek duidelijk, dat deze thyllenachtige uitgroeijingen ge-

vormd werden als reactie op de verwonding van het weefsel, evenals bij afgesneden takken de thyllen in de vaten werden gevormd.

Door verschillende auteurs wordt verder het voorkomen vermeld van thylloïde uitgroeïngen in de sub-stomataire holten. Zo beschreef Gertz (1919) dit verschijnsel bij de stomata, die voorkomen aan de binnenzijde van het pericarp van *Paeonia* en Fr. Weber (1920) bij de bladeren van *Hakea suaveolens*.

Verder wil ik nog even een onderzoek van Tischler (1913) vermelden betreffende de parthenocarpie en de ontwikkeling der ovula bij *Ananassa sativa*. Hierbij „zeigte sich niemals „Endosperm-bildung. Dafür traten höchst eigentümliche Nucellar-sprossungen auf. Es fanden sich dabei typische „Haarbildungen“, „die dann zu blasenförmig angeschwollenen, thyllen-ähnlichen „Gebilden überführen konnten“.

Ten slotte werd nog door verschillende auteurs beschreven, dat de mijngangen, die door verschillende insecten-larven in de bladeren van verschillende planten worden veroorzaakt, dikwels door het omgevende parenchymweefsel weer worden opgevuld. De cellen van het palissadeweefsel of van het sponsparenchym groeien in de holten uit, doch in dit „vulweefsel“ werden geen chlorophyllkorrels aangetroffen. In dit verband noem ik o.a. de onderzoeken van Gertz (1918) en van Hering (1926).

De vraag is nu of men al deze uitgroeïngen van cellen, die in verschillende weefselholten worden gevormd, nog met de naam van „thyllen“ aanduiden kan. Enkele onderzoekers zijn inderdaad deze mening toegedaan. Lohse (1924) zegt: onder thyllen moet men verstaan alle uitgroeïngen van cellen in reeds bestaande holten in het weefsel. Men kan dan spreken van vaat-thyllen, stomataire thyllen, enz. Tot welke konklusies men echter komt, als deze opvatting onderschreven wordt, blijkt duidelijk uit een artikel van Daniel (1928).

Het betreft hier een onderzoek in verband met het enten van planten. Verschillende soorten van de geslachten *Solanum*, *Lycium* en *Physalis* werden geënt op tomaten. Het wondweefsel, dat tussen de wondvlakken gegroeid was om de verbinding tussen de plantendelen te herstellen, bestond uit parenchym, dat door het callus was gevormd. Dit weefsel bleek nu in de opengesneden vaten naar binnen te dringen en deze vaten op te vullen en af te sluiten. Volgens Daniel heeft men hier nu met een nieuwe vorm van thyllen te doen, die specifiek is voor geënte takken. Hoewel door het mikroskopiese beeld inderdaad de indruk gewekt wordt, dat de vaten hier met thyllen zijn gevuld, is het toch wel duidelijk, dat men de hier beschreven vaat-verstoppen onmogelijk als echte vaat-thyllen kan beschouwen. In navolging van andere auteurs, w.o. van Alten (1909),

Küster (1925) e.a., beschouw ik daarentegen als thyllen slechts die vormingen, die ontstaan *in de vaten* door uitgroeiing van de aangrenzende parenchymcellen, dóór de stippels heen. In alle andere gevallen kan men dan spreken van *thylloïde uitgroeiingen*, hoewel sommige onderzoekers (Gertz, van Alten) hier ook spreken van een aparte vorm van callusweefsel of callushypertrophieën.

Thyllen komen niet alleen voor in de vaten van de stam of van de stengels, maar ook in die der wortels. Een uitvoerige studie over wortel-thyllen werd geleverd door van Alten (1908). Van de 98 planten, die hij daarop onderzocht, vond hij bij 41 soorten thyllen in de vaten van de wortels. Bovendien constateerde hij, dat de thyllen hier in de jongste vaten optreden en niet eerst, als het hout reeds een bepaalde ouderdom heeft bereikt.

§ 4. Systematische waarde en verspreiding der thyllen.

Na de eerste onderzoekingen over het ontstaan der thyllen bleek al spoedig, dat bij zeer verschillende planten deze uitgroeiingen in de vaten voorkwamen. Molisch (1888) publiceerde bij zijn artikel reeds een lijst van 123 planten, waar thyllen in de vaten waren beschreven. Kort daarop verscheen in een artikel van Wieler (1892) een dergelijke lijst van 138 mono- en dicotyle planten, waar thyllen in de vaten voorkomen. Deze soorten zijn echter over de meest uiteenlopende families verspreid, zodat volgens deze onderzoekers aan het voorkomen van thyllen slechts een uiterst geringe systematische waarde toegekend kan worden. Bij deze opvatting sluiten zich ook andere onderzoekers aan: Solereder (1908), van Alten (1908), e.a. Ook Dorries (1910), die speciaal onderzocht of de thyllen, wat voorkomen of vorm betreft, ook systematische waarde hebben, kwam tot de konklusie, dat dit niet het geval is. Vormen, die scherp van elkaar gescheiden zijn, komen slechts zelden voor; meestal zijn er tal van overgangsvormen. Bovendien is ook niet iedere plant in staat om thyllen zonder wondprikkel te maken. Men kan dan tenslotte ook hoogstens zeggen, dat bij sommige families verschillende soorten de „neiging” tot gemakkelijke thyllenvorming vertonen. Als dergelijke families kunnen dan bijv. genoemd worden de: Scitamineae, Lauraceae, Juglandaceae, Salicaceae, Ulmaceae, Artocarpaceae, Euphorbiaceae, Vitaceae, Cucurbitaceae, Bignoniaceae en andere lianenfamilies. Ze ontbreken geheel en al bij de Ebenaceae, Aceraceae, Rosaceae en Mimosaceae, terwijl onder de Papilionaceae alléén bij Robinia thyllen worden gevormd.

In het hout van *Coniferen* komen weinig thyllen voor. Als ze

gevormd worden, geschiedt het door de mergstraalcellen, daar het houtparenchym hier gewoonlijk ontbreekt. Het eerst werden thyllen in de tracheiden van Coniferen beschreven door Conwentz (1889). Volgens Raatz (1892) zou deze thyllenvorming echter meestal van pathologische aard zijn. Slechts in één geval, n.l. bij een *Picea*-wortel kon hij thyllenvorming konstateren, zonder dat verwonding van het weefsel had plaats gehad. Tot een dergelijke opvatting komt ook Chrysler (1908), die thyllen waarnam in de tracheiden van het kernhout van verschillende *Pinus*-soorten. Hiervan kon hij echter nagaan, dat verwonding van het weefsel de oorzaak dezer thyllenvorming was geweest. Ten slotte beschreef ook Gerry (1914) thyllenvorming in het hout van verschillende Coniferen.

Bij recente *Varens* zijn geen thyllen waargenomen, hoewel sommige auteurs, n.l. Williamson en Weiss (1905) het voorkomen van thyllen beschrijven bij fossiele varens, vnl. bij *Rachiopteris*. In dit verband wil ik ten slotte nog even wijzen op onderzoekingen van Chrysler (1908). Hij vermeldt n.l. hoe bij vele varens is waargenomen, dat in de holten door protoxyleem-elementen cel-prolificaties konden worden veroorzaakt. Zelf nam hij dit bij *Pteris aquilina* waar. Hij wijst er echter nadrukkelijk op, dat dit geen echte thyllen zijn, hoewel ze er wel op lijken. Wellicht dat men bij de mededelingen van Weiss, e.a. over thyllen in de tracheiden van fossiele varens met dergelijke vormen te doen heeft.

§ 5. Oorzaken van thyllenvorming (Aethiologie).

In verband met het feit, dat onder zeer verschillende omstandigheden de vorming van thyllen in de planten kan worden waargenomen, heeft men zich reeds lang de vraag gesteld wat van deze thyllenvorming de oorzaak kon wezen. De konklusies waartoe men echter gekomen is, lopen tamelijk ver uiteen. Al spoedig bleek echter, dat men in hoofdzaak met twee soorten van thyllen te doen heeft. Bij verschillende planten toch konden steeds thyllen in de oudere vaten worden gevonden. Bij verschillende bomen is dit ook zeer duidelijk. In de oudere jaar-ringen zijn dan vrijwel alle vaten met thyllen opgevuld, terwijl de waterbeweging alleen in de jongere jaar-ringen plaats vindt. *Robinia Pseud-Acacia* is hier wel het meest bekende voorbeeld van. (Zie fig. 1, A, B en C). In deze gevallen maken de thyllen dus een konstant deel uit van het anatomiese beeld; ze komen normaal in de plant voor. Hiertegenover staan de thyllen, die pas na bijzondere omstandigheden in de vaten ontstaan, de zgn. *abnormale* thyllen. In de meeste gevallen is echter de aanleiding tot de vorming van deze thyllen gelegen in een verwon-

ding van het plantenweefsel. Men spreekt dan ook wel van *traumatische* thyllenvorming. Een speciaal geval hiervan is het optreden van *parasitaire* thyllenvorming, waarbij de thyllen ontstaan na de aantasting van het weefsel door schimmelsoorten.

In sommige gevallen is het natuurlijk zeer moeilijk uit te maken of men met abnormale dan wel met normale thyllenvorming te doen heeft. Vooral als men de aanleiding tot de thyllenvorming niet meer kan controleren, is dit ondoenlijk. Een methode van beoordeling als door Gerry (1914) toegepast werd, moet m.i.

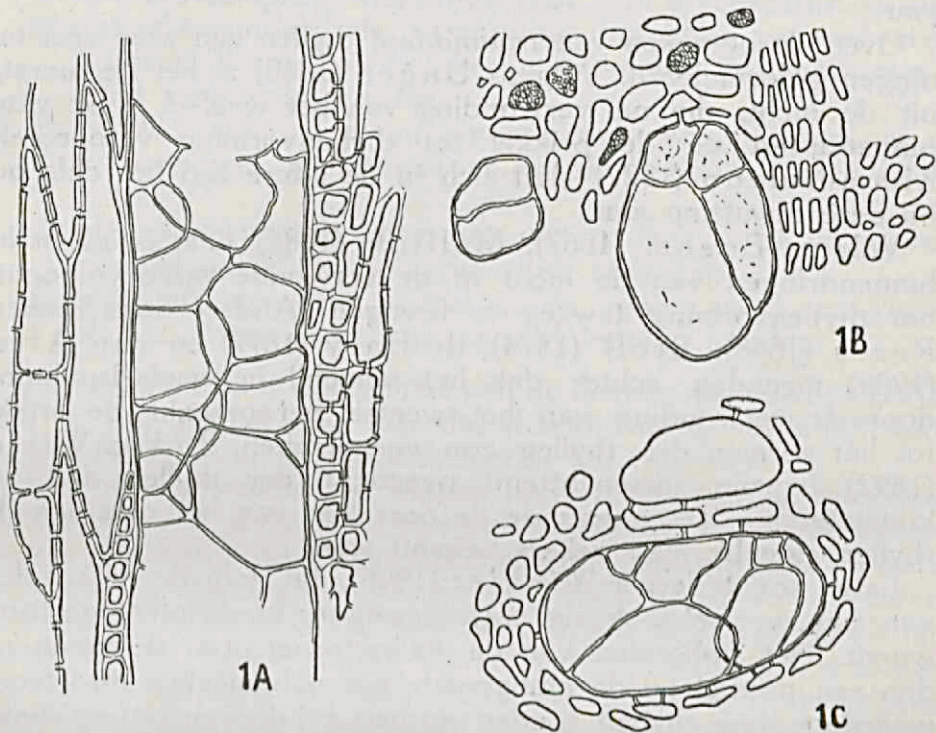


Fig. 1. Normale thyllenvorming in het meerjarig hout van *Robinia Pseud-Acacia* L. A: lg. ds.; B en C: dw. ds. (Vergr.: 320 maal).

dan ook afgekeurd worden. Volgens Gerry waren thyllen in hout, dat hij onderzocht, normaal als „.... their development „throughout the vessels was very uniform instead of being sporadic or irregular, as in the case of tyloses associated with „wounds....” Als men echter de grote variatie in de vorm der thyllen in aanmerking neemt, is het reeds duidelijk, dat een dergelijke beoordeling niet steeds juist kan zijn.

Wat nu betreft de oorzaak van de *normale* thyllenvorming, meent Winkler (1906), dat het verminderen en ten slotte het ophouden van de waterstroom in de oudere vaten hiervan de

oorzaak is. Een mening, waarbij zich ook van Alten (1909) aansluit. Volgens Lohse (1924) echter is dit niet geheel juist. Door het ophouden van de waterstroom in de oudere vaten ontstaan er korrelatieve spanningsverschillen in het omringende weefsel en hierdoor zouden dan verschillende cellen van het parenchym in de vaten uitgroeien. De ouderdom, waarop deze thyllen gevormd worden, is voor verschillende planten natuurlijk niet gelijk. Volgens Molisch (1888) worden ze bij *Rhus*, *Morus* en *Juglans* reeds na 1 tot 3 jaar gevormd, bij *Quercus alba* eerst na ± 10 jaar, bij *Ulmus campestris* tussen het 2e en 10e jaar.

Over de oorzaken van *traumatische* thyllen zijn zeer veel meningen geformuleerd. Volgens Unger (1868) is het de zuurstof uit de lucht, die na verwonding van het weefsel in de vaten binnendringt en de prikkel tot thyllenvorming veroorzaakt. Zimmermann (1922) sluit zich in de latere tijd ten dele ook bij deze opvatting aan.

Volgens Boehm (1867), Mellink (1886) e. a. is alleen het binnendringen van de lucht in de verwonde vaten voldoende om thyllenvorming teweeg te brengen. Andere onderzoekers, Reess (1868), Stoll (1874), de Bary (1877) en van Alten (1909) meenden echter dat het verschil in weefselspanning, door de verwonding van het weefsel veroorzaakt, de prikkel tot het vormen der thyllen zou veroorzaken. Zo kon Wieler (1892) in zijn samenvattend overzicht der thyllen dan ook konstaten, dat aangaande de oorzaken van het ontstaan der thyllen eigenlijk niets zekers bekend was.

Later konkludeerde Winkler (1906), dat door de verwonding van het weefsel ook de waterbeweging in de plant gestoord wordt. Het ophouden van de waterstroom door de vaten zou dan een prikkel op de omliggende parenchymcellen uitoefenen, waardoor deze thyllen zouden vormen. Bij deze opvatting sluiten zich ook latere onderzoekers aan: Gertz (1916), Zimmermann (1922).

Volgens Lohse (1924) ten slotte treedt de waterbeweging in de plant op als een remmende faktor bij de vorming van thyllen.

Houdt de waterstroom in de vaten op, dan worden hierdoor nog geen thyllen veroorzaakt, maar andere oorzaken kunnen dan tot uiting komen. Deze mening vat hij dan aldus samen: „Die Thyllen verdanken ihr Dasein stets korrelativen Spannungsunterschieden, deren sichtbaren Ausgleich sie darstellen. Das „Ausbleiben ausgleichenden Wachstums beweist nichts gegen das „Vorhanden sein eines inneren Spannungsunterschiedes, sondern „ist oft durch Widerstände bedingt, welche den Ausgleich ver- „hindern oder verzögern”.

§ 6. De funksie der thyllen.

Ten slotte nog iets over de funksie, die de thyllen in het weefsel vervullen. Ook hier heerst een tamelijk grote verscheidenheid van opvatting. De funksie van de *normale* thyllen is speciaal door van Alten (1908 en 1909) omschreven. Hij meent, dat hierbij van eenzijdigheid of veralgemening geen sprake mag zijn. De thyllen kunnen een zeer verschillende funksie vervullen en wel:

- 1^o. als voorraadplaats van zetmeel (zie ook v. Reichenbach);
- 2^o. meest secundair, als verstoppings-inrichting van de vaten, speciaal als deze in het kernhout komen te liggen en met gom aangevuld worden;
- 3^o. bij de voeding: ze ontnemen soms voedingszouten aan de waterstroom of kunnen er opgeloste koolhydraten in afzetten;
- 4^o. als stijginrichting voor het water, daar ze de vaten vernauwen en aldus de capillariteit verhogen;
- 5^o. als waterreservoir, vooral in de oudere vaten, aangezien ze het water als een spons vast kunnen houden.

Hierbij sluit zich ook geheel aan de mening van Gertz (1916) die in zijn artikel ongeveer dezelfde opvatting verdedigt. Ook Molz (1909) e. a. sluiten zich hierbij ten dele aan.

Wat nu de *traumatische thyllen* betreft, nemen vele onderzoekers aan, dat door het verstopt raken der vaten het weefsel tegen schadelijke invloeden, het binnendringen van lucht en water zou worden beschermd. (Boehm, Praël, Molisch). Volgens Conwentz (1889) is het doel der thyllen de organen, die niet meer kunnen funksioneren, van het gezonde weefsel af te sluiten. Volgens van Alten (1909) ten slotte is de hoofdfunksie hier, dat de thyllen het uitdrogen van de vaatwand verhinderen, waardoor het vat buiten funksie zou raken. Secundair werken ze dan als verstoppings- en beschuttingsinrichting.

Ten slotte verschenen over het *praktiese nut* van de thyllen in de houtvaten nog mededelingen van Gerry (1914) en Pfeiffer (1927). Hieruit blijkt, dat de thyllenvorming toch ook van invloed is op de duurzaamheid van het hout, hoewel dat natuurlijk noch de enige, noch de belangrijkste faktor is. Hoe meer thyllen echter in de vaten voorkomen, des te steviger is de houtsoort en (zoals door Gerry werd nagegaan) des te minder is het hout doordringbaar voor stoffen als kreosoot en water.

HOOFDSTUK II.

Thyllenvorming als gevolg van mechaniese verwondingen.

§ 1. Literatuur.

Na de eerste artikelen, waarin vrnl. het ontstaan van de thyllen werd behandeld, was Böhm (1879) de eerste onderzoeker, die naging of ook langs kunstmatige weg de vorming van thyllen kon worden veroorzaakt. Hiertoe sneed hij van verschillende bomen takken af en onderzocht na verloop van enige tijd het houtweefsel van de takstompen beneden de snijwond. Ook onderzocht hij verschillende weide-planten.

Het bleek nu, dat in zeer veel gevallen, de vaten beneden de wond met thyllen waren opgevuld. Het verwonden van een plant was dus van invloed op de vorming van thyllen, en Böhm meende nu, dat het binnendringen van de lucht in de vaten wel de direkte oorzaak was.

Zijn mededelingen werden aanvankelijk niet geloofd. Rees, de Bary, e. a. hielden er een andere mening op na (zie blz. 10). Maar Molisch (1888) deed de proeven van Böhm op uitgebreider schaal na en moest ze volkomen bevestigen. Molisch sneed één-jarige takken van verschillende planten, zowel buiten als in de kas. De takstompjes werden na 4—6 weken onderzocht, waarbij de vaten met thyllen en gom bleken opgevuld. De rijkste thyllenvorming vond hij op $\frac{1}{2}$ —1—2 cM. onder de wondvlakte.

Wat nu echter presies de oorzaak van de thyllenvorming was, kon hij niet zeggen. Hij schrijft alleen, dat z. i. de thyllen ontstaan onder invloed van een wondprikkel, die van cel tot cel verder geleid zou worden, maar die hij nog niet nader weet te verklaren.

Krieg (1908) bracht na verloop van twintig jaar de invloed van mechaniese verwondingen eerst weer ter sprake in zijn artikel „Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige”. Bij zijn ringproeven bleken ook thyllen in de vaten gevormd te worden. „Diese Thyllenbildung”, zo zegt

hij, „ist ein Bestätigung der von Molisch und Praël aufgestellten Behauptung, dass Verletzungen des Holzkörpers beschleunigend und vermehrend auf die Thyllenbildung einwirken“.

Hij wijst er dan op, dat door zijn ringproeven de mening van Böhm, e. a. is weerlegd, n.l. dat thyllen zouden ontstaan in vaten, waarin lucht van normale spanning is binnengedrongen en dat ze daar door eenzijdige druk in zouden uitgroeien. De vaten, waar bij de proeven van Krieg ook thyllen in ontstonden, waren niet doorgesneden, zodat er geen buitenlucht in kon dringen. Hij besluit dus ook, dat een van de wond uitgaande prikkel de oorzaak van de thyllenvorming is.

In de laatste tijd zijn er op dit gebied nog proeven gedaan door Zimmermann (1922) en wel bij *Peponium usambarense*. Al deze proeven hebben betrekking op afgesneden stengels en hierbij bleek ook, dat thyllenvorming plaats heeft in alle vaten onder de wondvlakte. Dit neemt naar beneden af, doch het kan zich toch over een betrekkelijk grote afstand voortzetten (tot 20, 30 en 60 cM. naar beneden). De thyllenvorming zette zich ook voort in niet verwonde vaten van oudere internodia en in vaten, die zich pas later ontwikkelden.

Bij deze thyllenvorming kon Zimmermann twee maxima onderscheiden. Het meest en het snelst werden de thyllen gevormd in en bij die stengelknoop, die zich beneden de wondvlakte bevond. Een tweede, maar minder groot maximum was er vlak onder de snijwond. Bij het bespreken van de oorzaken, die in laatste instantie het uitgroeien der thyllen veroorzaken, gaat hij dan verschillende mogelijkheden na, maar laat ten slotte in het midden of het toetreden van zuurstof in de vaten of wel het onderbroken worden van de waterstroom in de plant de eigenlijke oorzaak is.

§ 2. Eigen onderzoek.

Naar aanleiding van de hierboven besproken onderzoekingen begon ik in de loop van Februarië 1928 met het aanbrengen van mechaniese verwondingen bij verschillende bomen, om zodoende een voorlopige indruk te krijgen van de reaksies die hierdoor bij de planten zouden optreden.

De mechaniese verwondingen, die werden toegebracht, laten zich als volgt onderscheiden:

- a. *snoeiwonden*: hierbij werd gewoon een deel van de tak weggesneden, en het overblijvende deel later beneden de wondvlakte onderzocht. Bij *internodiale snoeiwonden* werd een gedeelte uit een tak overlangs weggesneden.
- b. *prikwonden*: hierbij werd met een prepareernaald een kring van gaatjes geprikt rondom een tak en ten slotte:

c. *snijwonden*, waarbij met een mesje de tak over een korte afstand werd gekerfd.

De bomen en heesters, die werden onderzocht behoren tot de volgende genera: *Acer*, *Aesculus*, *Deutzia*, *Fagus*, *Populus*, *Quercus*, *Robinia*, *Salix*, *Tilia* en *Ulmus*. (Dit geldt eveneens voor het materiaal, waarmee ook alle hier volgende proeven zijn verricht).

De eerste proevenreeks in het voorjaar leverde echter een volkomen negatief resultaat op. Bij geen der verwonde takken was een reactie waar te nemen; geen enkel vat was door de vorming van thyllen of wondgom beneden de wondvlakte afgesloten. Dit verschijnsel kan ons echter niet verwonderen, als we bedenken, dat de vorming van thyllen toch ook een groei-proces is, terwijl de proeven begonnen werden in een tijd, dat de sapstroom in de plant nog minimaal was en er van groei-verschijnselen geen sprake kon zijn. Tijdens het ontluiken der bomen moest hierin echter verandering komen en was het te verwachten, dat dit tot uiting zou komen in het reageren op de verwondingen. De proeven werden daarom nog gedurende enige maanden voortgezet.

Het resultaat hiervan laat zich in de tabellen II A en B samenvatten, terwijl tabel I het resultaat van de eerste proevenreeksen weergeeft.

Duidelijk blijkt hieruit, dat de resultaten der vroegere proeven op dit gebied volkomen bevestigd worden. Bovendien, hoe intensiever de sapstroom is, des te sneller lopen de jonge loten uit en des te sneller wordt er ook op de verwondingen gereageerd. (Fig. 3 A en B, zie blz. 17).

Naast thyllen wordt ook in de meeste gevallen wondgom gevormd, (waarover later meer). Slechts wil ik er hier de aandacht op vestigen, dat er houtachtige gewassen zijn, die onder geen voorwaarde thyllen vormen (o. a. *Acer*, *Aesculus*) en waar dus het afsluiten van de wond geheel geschiedt door de gevormde wondgom. Dan vermeld ik hier ook nog even het feit, dat ik kon konstateren dat de snijvlakken der takken van *Fagus* na kortere of langere tijd geheel zwart werden. Bij mikroskopisch onderzoek bleken deze snijvlakken bedekt te zijn met een dun laagje van een donkerbruine, korrelige substantie (looistofachtig?), die blijkbaar ontstaat uit de afgestorven inhoud der verwonde cellen en waardoor de wondvlakte vrijwel geheel van de buitenlucht wordt afgesloten.

Ten slotte wil ik nog enkele opmerkingen maken over de *oorzaak* van de thyllenvorming in boven besproken gevallen.

Zoals we uit de literatuur reeds gezien hebben, worden als oorzaak van de thyllenvorming aangevoerd:

Tabel I.

Naam van de Plant.	Datum van verwonding.	Aard der verwonding.	Datum van onderzoek.	Vorming van thyllen.	Vorming van g o m.
<i>Acer</i>	22-2-'28	prikwond	6-3-'28	geen.	weinig.
	"	"	"	"	"
<i>Deutzia</i>	"	prikwond	"	"	
	"	"	"	"	
<i>Fagus</i>	"	prikwond	"	"	geen.
	2-2-'28	snoeiwond	10-2-'28	"	"
	"	"	14-2-'28	"	"
<i>Populus</i>	22-2-'28	prikwond	6-3-'28	"	"
	"	"	"	"	"
<i>Quercus</i>	"	prikwond	"	"	"
	2-2-'28	snoeiwond	27-2-'28	op enkele plaatsen.	"
	9-2-'28	"	10-3-'28	geen.	"
				in vele vaten, onder de wond.	weinig.
<i>Salix</i>	22-2-'28	prikwond	6-3-'28	geen.	weinig.
	"	"	"	"	veel.
<i>Ulmus</i>	3-2-'28	prikwond	7-2-'28	"	weinig.
	9-2-'28	"	2-6-'28	veel.	veel.
	22-2-'28	"	6-3-'28	geen.	weinig.
	22-2-'28	"	"	"	
	30-1-'28	snoeiwond	7-2-'28	geen.	vrij veel, naar beneden afnemend.
	"	"	8-2-'28	"	weinig.
	"	"	22-2-'28	"	
	9-2-'28	snoeiwond internodiaal	22-2-'28	geen.	lichte bruinkleuring der celwanden.
	"	"	10-5-'28	vele vaten met thyllen.	weinig.
	9-2-'28	snijwond	24-4-'28	veel thyllen.	zeer veel gom, ook in het merg.
	"	"	2-6-'28	alleen om de wond.	enige gomvorming.
	"	"	"	"	" "
<i>Ulmus.</i>	21-2-'28	prikwond	28-2-'28	geen.	in vele vaten.
afgesneden tak-	22-2-'28	"	6-3-'28	in enkele vaten.	weinig.
ken, in v.d. Crone-	15-1-'28	snoeiwond	15-2-'28	vooral in buit. grote vaten.	matig.
oplossing.	15-2-'28	"	21-2-'28	in 1 vat enige thyllen.	geen.
	"	"	"	begin in enkele vaten.	zeer weinig.
Van de takken,	"	"	27-2-'28	vrij veel.	matig.
die op 15-2 in het	"	"	24-2-'28	thyllen in alle vaten.	vrij veel.
lab. werden gezet,	"	"	18-7-'28	geen (diam. tak 2 mM. vaten zeer nauw)	veel gom in sommige vaten.
begonnen de knop-	24-2-'28	"	18-7-'28	in alle vaten.	vrij veel.
pen op 24-2 reeds					
uit te schuiven.					

Tabel II A.

Ulmus.				Quercus.				Fagus.			
Snoei-wond.	Datum v. onderz.	thyllen.	gom.	Snoei-wond.	Datum v. onderz.	thyllen.	gom.	Snoei-wond.	Datum v. onderz.	thyllen.	gom.
2—III	28—III	—	+	7—V	31—V	+	+	3—III	30—III	—	+
9—III	5—IV	+	+	8—V	23—V	—	—	22—III	24—IV	—	++
26—III	27—IV	+	++	11—V	25—V	+	+	3—IV	8—V	+	+
3—IV	10—V	++	++	26—V	2—VI	++	+	23—IV	30—IV	+	+
23—IV	21—V	++	++	26—V	11—VI	++	—	23—IV	22—V	++	++
11—V	25—V	+++	++	30—V	6—VI	++	+	7—V	31—V	++	+
26—V	11—VI	+++	++	30—V	6—VI	++	+	30—V	7—VI	+	++
30—V	6—VI	+++	+	4—VI	12—VI	++	—	30—V	7—VI	++	+
5—VI	13—VI	+++	+++	4—VI	12—VI	++	—	1—VI	15—VI	++	++
5—VI	17—VII	+++	++	4—VI	17—VII	++	++	4—VI	12—VI	+++	+

— = geen thyllen of gom.

+ = weinig " " "

++ = matig veel thyllen of gom.

+++ = zeer veel " " "

Tabel IIB.

Robinia.				Tilia.				Acer.			
Snoei-wond.	Datum v. onderz.	thyllen.	gom.	Snoei-wond.	Datum v. onderz.	thyllen.	gom.	Snoei-wond.	Datum v. onderz.	thyllen.	gom.
3—III	31—III	+++	++	3—III	29—III	—	+	3—III	29—III	—	+
8—III	4—IV	++	++	22—III	24—IV	—	++	8—III	4—IV	—	+
26—III	17—IV	+++	+++	5—IV	13—IV	—	++	22—III	26—IV	—	+
5—IV	9—V	+++	++	23—IV	22—V	+	++	26—III	26—IV	—	+
23—IV	30—IV	++	++	3—V	22—V	+	+++	3—IV	26—IV	—	+
23—IV	22—V	+++	+	8—V	23—V	—	+	5—IV	4—V	—	+
25—IV	22—V	+++	++	26—V	2—VI	++	++	23—IV	30—IV	—	+
11—V	25—V	+++	++	26—V	12—VI	+++	+++	23—IV	21—V	—	+
7—V	31—V	+	++	30—V	7—VI	++	++	25—IV	21—V	—	+
26—V	2—VI	+	+	4—VI	12—VII	+	+++	3—V	21—V	—	+

— = geen thyllen of gom.

+ = weinig " "

++ = matig veel thyllen of gom.

+++ = zeer veel " "

- 1^o. het binnendringen van lucht in de vaten (Böhm, Reess)
- 2^o. het binnendringen van zuurstof in de vaten (Zimmermann e. a.)
- 3^o. verschil van spanningen; de thyllen groeien uit in de richting van de minste weerstand (Reess, Stoll, v. Alten.)
- 4^o. het ophouden van de sapstroom als zodanig (Winkler, Gertz, v. Alten.)
- 5^o. invloed van de wond, dus wondprikkel (Molisch, Unger, Mellink, Praël, Krieg.)

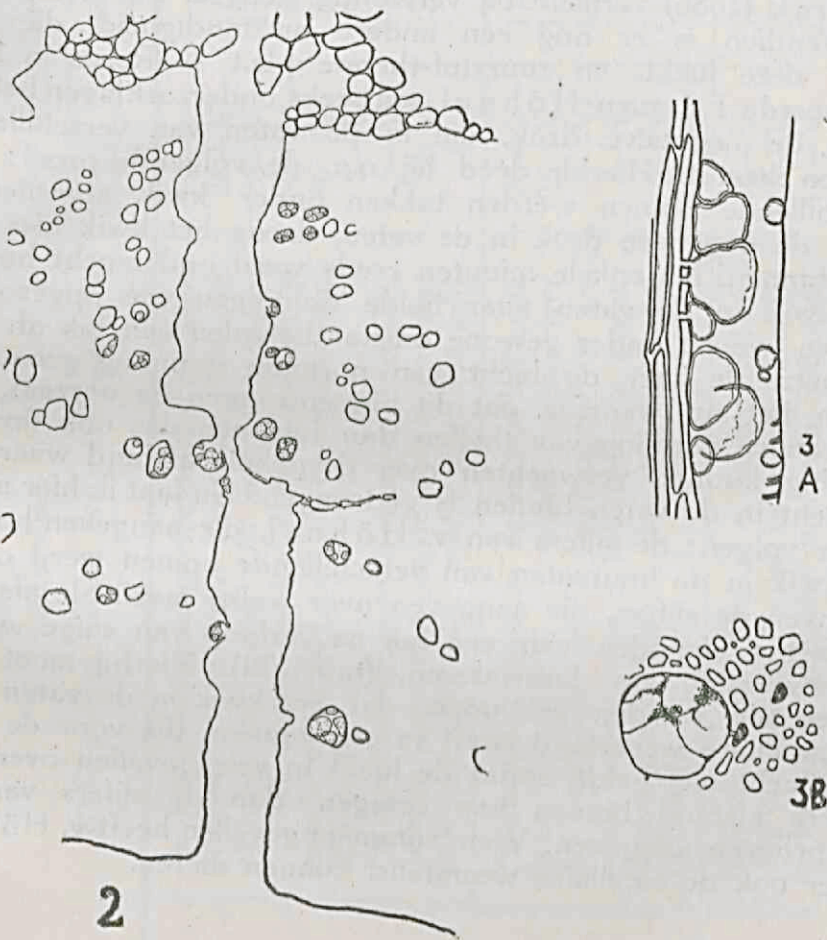


Fig. 2. *Ulmus campestris* L. — Thyllenvorming om een prik-wond, (dw. ds.) Vergr.: 65 maal.

Fig. 3. *Ulmus campestris* L. — Thyllenvorming in een afgesneden tak, dicht onder de snoeiwond. A: lg. ds.; B: dw. ds. (Vergr.: 320 maal).

Uit de bovengenoemde proeven meen ik nu met zekerheid te kunnen besluiten, dat noch het binnendringen van lucht, noch dat van zuurstof als oorzaak van de vorming van thyllen kan worden aangemerkt. Krieg (1908) zag reeds, dat bij zijn ringproeven ook thyllen werden gevormd in de *niet verwonde* vaten.

Hetzelfde heb ik kunnen opmerken bij toegebrachte prikwonden en fig. 2 is er een duidelijke illustratie van. De grote vaten, die verwond waren, waren op deze hoogte met thyllen opgevuld. Maar ook alle vaten om de wond heen, waar dus geen lucht kon zijn binnengedrongen, vertoonden een duidelijke thyllenverstopping.

Een dergelijk verschijnsel werd trouwens ook reeds door Mellink (1886) vermeld bij verwonde stengels van *Nymphaea*.

Bovendien is er nog een andere omstandigheid, die ook tegen deze lucht- en zuurstof-theorie pleit — Reeds in 1876 publiceerde Fr. van Höhnelt een reeks onderzoekingen betreffende de negatieve druk, die in de vaten van verschillende planten heerst. Hierbij deed hij o.a. de volgende proef: van verschillende bomen werden takken onder kwik afgesneden. Door de negatieve druk in de vaten, drong het kwik hier dus naar binnen. Na enkele minuten reeds werd onderzocht hoever het kwik in de vaten naar beide richtingen was opgezogen. Snijden we nu onder gewone omstandigheden een tak af, dan zal hetzelfde met de lucht van normale spanning gebeuren. Indien het nu waar is, dat dit binnendringen de oorzaak zou zijn van de vorming van thyllen, dan zou men dus ook thyllenvorming kunnen verwachten over de gehele afstand waarover de lucht in de vaten binnen is gedrongen. Nu laat ik hier naast elkaar volgen: de siffrs van v. Höhnelt, die aangeven hoever het kwik in de houtvaten van verschillende bomen werd opgezogen en de siffrs, die aangeven over welke maximale afstand ik na het afsnijden van een tak na verloop van enige weken thyllenvorming kon konstateren, (tabel III). Hierbij moet nog in het oog worden gehouden, dat het kwik in de vaten nog een capillaire weerstand heeft te overwinnen, die voor de normale lucht niet geldt, zodat de lucht in vele gevallen over een grotere afstand binnen kan dringen, dan de siffrs van de kwikproeven aangeven. Voor sommige gevallen heeft v. Höhnelt echter ook de capillaire weerstand kunnen meten.

Tabel III.

Boomsoort.	Von Höhnel. Deze proeven werden in Junie gedaan.	Invloed v. d. snoeiwond o. d. thyllenvorming.		
		Snoeiwond.	Datum van onderzoek.	Afstand v. th.vorming.
<i>Ulmus.</i>	In het proximale gedeelte van de afgesneden takken werd het kwik over een afstand van gem. 218 mM. opgezogen. In het distale gedeelte bedroeg dit in enkele vaten 404 mM., in de meeste ruim 200 mM. De capillaire weerstand was gem. 160 mM.; de negat. spanning van de lucht in de vaten dus gem. 360—400 mM.; max. 564 mM.	26—V	11—VI	proximaal: 5 mM.
		26—V	11—VI	10 "
		30—V	6—VI	25 "
		30—V	6—VI	15 "
		5—VI	13—VI	5 "
		5—VI	17—VII	15 "
		5—VI	22—VIII	5 "
<i>Quercus.</i>	Proximaal: in nauwe vaten was het kwik over 200 mM., in wijde vaten over 300 mM.—385 mM. opgezogen. — De capill. weerst. was $\pm$ 130 mM.; de negat. spanning v. d. lucht i. d. vaten dus max. 515 mM.	26—V	11—VI	20 mM.
		26—V	11—VI	10 "
		4—VI	12—VI	10 "
		4—VI	11—VI	15 "
		4—VI	17—VII	150 "
<i>Robinia.</i>	't Kwik werd alleen i. d. buitenste jaar-ring opgezogen (thyllen in andere vaten!); in het prox. gedeelte over gem. 500 mM., in het distale gedeelte over gem. 220 mM.	7—V	31—V	10 mM.
		8—V	23—V	15 "
		11—V	25—V	5 "
		26—V	2—VI	5 "

alleen in de
buitenste
jaarring

Uit de vergelijking van deze sifers blijkt wel heel duidelijk, dat de binnengedrongen lucht, niet de oorzaak van de thyllenvorming kan zijn. Het kwik bleek reeds in enkele minuten over grote afstand te zijn binnengedrongen; de lucht zal dit dus nog veel sneller doen en over deze hele afstand vrijwel gelijktijdig haar invloed uitoefenen. Toch ontstaan als regel alléén thyllen over een afstand van 5—25 m.M. beneden de wondvlakte en niet over de hele afstand waarover de lucht is binnengedrongen.

Het binnendringen van lucht (en dan maakt het geen verschil of de spanning of het zuurstof-gehalte van invloed zou zijn) *is dus voor de hier besproken planten niet van invloed op de vorming der thyllen.*

Hetzelfde kan gezegd worden ten opzichte van het verschil van spanning, dat in de verschillende weefsels ontstaat. Hoewel door het binnendringen van de lucht over een grote afstand een andere druk op het omringend weefsel wordt uitgeoefend, worden slechts over een kleine afstand thyllen gevormd.

De bovengenoemde oorzaken geven voor de hier besproken verschijnselen dus geen afdoende verklaring. Ik heb alleen de thyllenvorming bij *bomen* bestudeerd; in hoeverre het toetreden van lucht in de vaten van invloed is op het ontstaan van thyllen bij *kruidachtige* planten, wil ik hier niet beoordelen.

Uit de proeven van Zimmermann (1922) blijkt, dat bij *Peponium* sp. de thyllenvorming zich over een afstand van 300 tot 600 m.M. beneden de wondvlakte uitstrekte. Het lijkt mij echter niet juist om, gelijk Zimmermann doet, de resultaten die men bij een kleine groep kan konstateren, te laten gelden voor de vorming van thyllen in het algemeen.

In hoeverre de *sapstroom* van invloed is bij de thyllenvorming der boomsoorten, zal ik nu in een volgend hoofdstuk nader bespreken.

HOOFDSTUK III.

Thyllenvorming als gevolg van een verhoogde druk in de vaten; transpiratieproeven.

§ 1. Literatuur.

In 1888 verscheen een artikel van Wieler: „Über die Antheil des secundären Holzes der dicotylen Gewächse an die Saftleitung,” waarbij ook het ontstaan van thyllen en gom wordt besproken. Uit proeven bleek, dat door vaten, die door thyllen of gom verstopt waren, zelfs onder hoge kwikdruk geen kleurstof-oplossing kon worden geperst. Ook bleek, dat meestal de houtvaten van één jaarring het water ongelijk leidden, wat ook met de vaten in de vaatbundels het geval was.

Dit werd nog duidelijker aangetoond, door de planten door de wortels methyleenblauw-oplossing (1:100.000) te laten opnemen; de vaatbundels waren dan ongelijk gekleurd.

Wieler deed talrijke proeven met afgesneden takken en wel in twee richtingen. In de eerste plaats werd onder druk (overdruk van 100—160 cM. kwik) fuchsine-opl. door de takken geperst, waarbij bleek, dat reeds binnen weinige (3—5) uren de vaten hetzij door thyllen, hetzij door gom waren verstopt. De proeven werden gedaan bij *Acer*, *Aesculus*, *Robinia* en *Tilia*.

Verder werden ook verschillende takken van deze bomen in een oplossing van methyleenblauw gezet. De bladeren verwelkten na enige tijd en bij onderzoek bleken ook hier de vaten door thyllen of gom te zijn verstopt. De bladeren verdampten dus nog het water dat in de takken was, maar de transpiratiestroom was door de thyllen onderbroken en verwelking moest dus volgen.

Later (1892) heeft Wieler in een samenvattend artikel over de vaatverstoppen bij dicotyle planten deze proeven nog eens beschreven. Hij besluit dan echter met de volgende opmerking: „In den Druckversuchen traten die Verstopfungen viel eher

„ein als in den Transpirationsversuchen. Jene wurden mit „Fuchsin-, diese mit Methylenblaulösung angestellt. Möglicherweise hat die Natur dieser Stoffe auf die Geschwindigkeit des „Auftretens der Verstopfungen einen Einfluss gehabt”.

§ 2. Eigen onderzoek.

Naar aanleiding van bovenstaand onderzoek leek het mij gewenst deze proeven nog eens te herhalen en de uitkomsten te beschouwen in verband met de theorieën over het verband tussen sapstroom en thyllen-vorming.

In de eerste plaats dan de *transpiratie-proeven*.

Ik laat eerst een beschrijving volgen van alle proeven, die ik op dit gebied gedaan heb. Er werd alleen met afgesneden takken gewerkt; doch alle takken zijn van heesters afgesneden *onder water*, terwijl ook het overbrengen in de kleurstoffen onder water geschiedde. Hierdoor werd voorkomen, dat de waterstroom in de tak onderbroken werd. De fuchsine-oplossing die ik gebruikte was een 0.05%_o-opl.; methyleenblauw in een oplossing van 1:10.000.

Proeven met takken van ACER. (Tabel IV).

Begin v.d.proef.	Einde v.d.proef.	Vloeistof.	Resultaten betr. thyllen- en gomvorming.
27-VI; 18 u.	28-VI; 12 u.	fuchsine	Geen resultaat.
27-VI; 18 „	3-VII; 9.45	„	„ „
3-VII; 10.15	9-VII; 17.45	meth. blauw	De binnenste jaarring is niet door de vloeistof blauw gekleurd. De vaten bevatten hier veel gom. In de andere jaarringen slechts hier en daar een enkel vat met gom.
3-VII; 10.15	9-VII; 17.45	„	
10-VII; 18.00	23-VII; 10.30	„	In het sec.xyl. zijn 4 jaarringen te onderscheiden. Tot 20 cM. boven het onderende van de tak hebben alle jaarringen het meth. blauw opgezogen; de 2e en 3e jaarring zijn echter donkerblauw gekleurd; de andere zijn veel lichter. De sterkste gomafscheiding is waar te nemen in de buitenste jaarring; in de 2e en 3e jaarring is ook wel gom gevormd,

Begin v.d.proef.	Einde v.d.proef.	Vloeistof.	Resultaten betr. thyllen- en gomvorming.
10-VII; 18.00	25-VII; 11.30	meth. blauw	doch slechts in enkele vaten. In de binnenste jaarring zijn weer meer vaten met gom gevuld. De tak staat nog vrij fris in de vloeistof; slechts enkele bladeren beginnen te verwelken. De lengte van de tak bedraagt 83 cM.; het meth.bl. is tot een hoogte van 62 cM. opgezogen. 10 cM. boven het onderende van de tak zijn 6 jaarringen te onderscheiden; geen gom in de vaten. 20 cM. b.h. onderende: hetzelfde beeld. De buitenste jaarring is prakties niet blauw gekleurd; ook de binnenste jaarring is veel lichter 30 cM. b.h. onderende: enkele vaten zijn met gom gevuld. 40 cM. b. h. onderende: meerdere vaten van de middelste jaarringen zijn met gom gevuld. De transpiratiestroom is niet gelijk in alle delen v.d. tak; $\frac{3}{4}$ v.d. ds.oppervl. is intensief blauw gekleurd. 50 cM. id.; de helft van de opp. van de doorsn. is blauw gekleurd. Geen gomvorming in de vaten. 60 cm. id.; $\frac{1}{6}$ v.d. drsn. oppervl. is nog slechts door het opgezogen meth.bl. gekleurd; geen gom in de vaten.
4-VII; 18.00	10-VII; 18.00	leidingwater	Slechts enkele vaten zijn met gom gevuld en hoogstens tot 10 cM boven het onderende van de tak.
10-VII; 18.00	25-VII; 9.45	leidingwater	10 cM. boven het onderende van de tak zijn i.d. buitenste jaarring bijna alle vaten met gom gevuld; in de binn. jaarr. slechts enkele vaten. Dw ds. op 15 cM. hoogte vertonen hetzelfde beeld;

Begin v.d.proef.	Einde v.d.proef.	Vloeistof.	Resultaten betr. thyllen- en gomvorming.
10-VII; 18.00	25-VII; 9.45	leidingwater	op 20 cM. hoogte alleen gom in de buitenste jaarring. Op dw.ds. zijn slechts weinig vaten met gom gevuld; bovendien is er weinig onderscheid tussen de binnenste- en buitenste jaar- ringen.

Proeven met takken van AESCULUS. (Tabel V).

Begin v.d.proef.	Einde v.d.proef.	Vloeistof.	Resultaten betr. thyllen- en gomvorming.
27-VI; 18.30 27-VI; 18.30	28-VI; 11.30 3-VII; 9.45	fuchsine „	Geen resultaat. In het onderste deel v.d. tak (10 cM) zijn vnl. in de 2e en 3e jaarring verschillende vaten met gom gevuld (3-jarig takje).
3-VII; 10.20	23-VII; 10.15	meth. blauw.	De buitenste jaarring is geheel ongekleurd. In bijna alle vaten is hier gom gevormd. In de vaten v.d. binn. jaarring, die wel donkerblauw is gekleurd, is geen gomvorming waar te nemen.
4-VII; 18.00	10-VII; 18.00	leidingwater	Geen resultaat.

Proeven met takken van ROBINIA. (Tabel VI).

Begin v.d.proef.	Einde v.d.proef.	Vloeistof.	Resultaten betr. thyllen- en gomvorming.
28-VI; 14.30 28-VI; 14.30	29-VI; 10.00 3-VII; 9.45	fuchsine „	Geen resultaat. In slechts enkele vaten van de buitenste jaarring is een begin van thyllenvorming waar te nemen.
4-VII; 18.00	10-VII; 18.00	leidingwater	Bij onderzoek is de tak reeds verwelkt. De omgevende parenchymcellen van verschillende vaten der buitenste jaarring zijn met gom gevuld. Slechts in enkele vaten is een begin van thyllen vorming waar te nemen.

Proeven met takken van ULMUS. (Tabel VII).

Begin v. d. proef.	Einde v. d. proef.	Vloeistof.	Resultaten betr. thyllen- en gomvorming.
27-VI; 18.00	28-VI; 11.30	fuchsine	Geen resultaat; duur v. d. proef blijkbaar te kort.
27-VI; 18.00	3-VII; 9.45	„	Op 10 cM. hoogte: alle jaarringen zijn rood gekleurd, hoewel de buitenste het minste. Op 25 cM. hoogte: alleen de binnenste jaarringen zijn gekleurd; de buitenste niet. Slechts in enkele vaten van de buitenste jaarring zijn thyllen gevormd.
3-VII; 10.00	9-VII; 15.00	meth. blauw	De meeste vaten van de buitenste jaarringen zijn geheel gevuld met thyllen en gom.
3-VII; 18.00	9-VII; 15.00	„	Geen thyllen; enkele vaten zijn met gom gevuld.
10-VII; 18.00	23-VII; 10.30	„	De tak is geheel verdord. In alle jaarringen zijn vaten verstopt door thyllen en gom.
10-VII; 18.00	24-VII; 10.15	„	De buitenste jaarring is ongekleurd, dus zonder meth. blauw; hier zijn de meeste vaten verstopt door gom en thyllen. De middelste jaarringen zijn blauw; hebben over 't algemeen géén gom in de vaten.
10-VII; 18.00	24-VII; 10.15	„	3 cM. boven de vloeistof oppervl. zijn <i>alle</i> jaarringen blauw gekleurd; doch in vele vaten v. d. buitenste jaarring is hier gomvorming te zien. 20 cM. boven de vloeistof oppervl. is de buitenste jaarring <i>niet</i> blauw gekleurd. Hier zijn alle vaten door thyllen verstopt, terwijl de gomafscheiding zeer gering is. In de andere jaarringen treedt de gomvorming op de voorgrond en zijn er slechts in enkele vaten thyllen gevormd.

Begin v.d.proef.	Einde v.d.proef.	Vloeistof.	Resultaten betr. thyllen- en gomvorming.
10-VII; 18.00	24-VII; 12.00	meth. blauw	5 cM. boven de vloeistof: vaatverstoppen in de 3 buitenste jaarringen. 10 cM. boven de vloeistof: vaatverstoppen in de buitenste j.r.; hier en daar in de 2 buitenste j.r. Op verschillende plaatsen is de 2e jaarring veel lichter gekleurd dan de buitenste. Prakties zijn echter alle vaten v.d. buitenste jaarring met thyllen en gom gevuld. In alle vaten is de thyllenvorming het voornaamste en is er minder gom gevormd.
4-VII; 18.00	9-VII; 17.30	leidingwater	Geen resultaat.
4-VII; 18.00	9-VII; 17.30	"	"
10-VII; 18.00	25-VII; 9.45	"	Bij "onderzoek" is de (3-jarige) tak reeds enige tijd verdord. Alle vaten v.d. 2 binnenste jaarringen zijn leeg, zonder thyllen of gom. In de buitenste jaarring zijn echter de meeste vaten met gom gevuld, terwijl in sommige ook thyllen zijn waar te nemen, die echter nog vrij klein zijn. De gomvorming is hier echter de hoofdzaak; wellicht ontstaan bij het verwelken?
10-VII; 18.00	25-VII; 9.45	"	Op dw.ds. blijkt, dat zowel de binnenste als de buitenste jaarring ongekleurd is. In de buitenste jaarring zijn de vaten grotendeels gevuld met thyllen en gom. De vaten van de binnenste jaarring zijn hier echter ook voor een deel met thyllen gevuld, terwijl hier geen gomvorming is waar te nemen.

Uit de bovenbeschreven proeven vallen nu enige algemene konklusies af te leiden, die ik nog even nader wil toelichten.

In de eerste plaats is er wel een verschil te konstatieren tussen de resultaten van de proeven met leidingwater en die, waarbij de takken in fuchsine of methyleenblauw stonden. Bij de takken, die in leidingwater stonden, was over het algemeen weinig of geen thyllen-, resp. gom-vorming waar te nemen. Waar dit in enkele gevallen wel het geval was, was de tak reeds geheel verlept en moet de gomvorming, die hier aanwezig was, voor het grootste deel beschouwd worden als gevolg van de degeneratie van het weefsel.

Dat bij het merendeel van de overige proeven wel thyllen en gom werd gevormd, moet toegeschreven worden aan de invloed van de chemiese stoffen, die in oplossing werden gebruikt. Niet de verdampingsstroom, maar de aanwezigheid van chemiese stoffen veroorzaakt hier een reaksie van de aan de vaten grenzende parenchymcellen. Ook Wieler sprak reeds het vermoeden uit (zie citaat blz. 22), dat de aard van de gebruikte kleurstoffen wel van invloed kon zijn op de vorming van thyllen en gom. In een volgend hoofdstuk zal ik op de invloed van verschillende chemiese stoffen nog nader ingaan. Wat hier van belang is, is het feit, dat men hier te doen heeft met thyllenvorming in de vaten *zonder dat de waterstroom is verbroken*.

Hierdoor is dus de mening van Winkler (1906) e. a. weerlegd, als zou het ophouden van de waterstroom in de vaten een oorzaak van thyllenvorming zijn.

Bij de bovenbeschreven proeven, was de thyllenvorming een reaksie op de aanwezigheid van bepaalde chemiese stoffen. Echter kunnen ook *fysiese* oorzaken het ontstaan van thyllen ten gevolge hebben. Dit blijkt n.l. uit de volgende proeven, waarbij de druk in de vaten sterk werd verhoogd.

Om de invloed van de verhoogde druk in de vaten na te gaan, werden verschillende proeven in navolging van Wieler gedaan. Hierbij werd gebruik gemaakt van U-vormige buizen, waarvan het ene been 1—1½ M. langer was dan het andere. De te onderzoeken takken werden stevig op de korte buis bevestigd, die verder met een verdunde fuchsine-oplossing of leidingwater was gevuld. In de lange buis bevond zich de kwikkolom, die voor de overdruk zorgde.

De eerste proeven werden gedaan met takken van *Ulmus*, *Acer* en *Aesculus*. Hierbij werd een 0.003 %-ige fuchsine-oplossing door de takken geperst met een overdruk van slechts 6 tot 16 cM. kwikdruk. De proeven duurden van 2½ tot 4 uur.

De resultaten van deze proeven waren echter alle negatief; d. w. z. bij onderzoek der takken was nergens in de vaten iets van een abnormale gom- of thyllenvorming te konstatieren.

Bij de volgende proeven werd nu de overdruk van de kwikkolom verhoogd: eerst tot 40 c.M., later tot 80—85 c.M. Bij takken van *Acer*, waar de overdruk 40 c.M. was en de proef $4\frac{1}{4}$ uur duurde (fuchsine-opl.), kon na afloop van de proef in verschillende vaten gomvorming worden waargenomen.

Een duidelijk resultaat gaven daarna proeven met takken van *Ulmus*, waarbij de druk op de fuchsine-opl. 80 c.M. kwik was, terwijl de proeven 3—5 uur duurden. Bij onderzoek, was in vele vaten, speciaal van de buitenste jaarring, een duidelijke thyllenvorming waar te nemen.

Vervolgens werden met takken van *Ulmus* nog 3 proeven met leidingwater gedaan, die het volgende resultaat gaven:

Proef A: overdruk: 80 c.M. kw. — duur: $2\frac{1}{2}$ uur. — result.: géén gom- en thyllenvorming in de vaten.

Proef B: overdr. 85 c.M. kw. — duur: 5 uur. — resultaat: thyllenvorming en enige gom in verschillende vaten van de twee buitenste jaarringen.

Proef C: overdr. 75 c.M. kw. — duur: $3\frac{3}{4}$ uur. — resultaat: in verschillende vaten v. d. buitenste jaarring vorming van thyllen.

Ten slotte werden nog enige proeven met takken van *Acer* gedaan met fuchsine onder druk van 75 c.M. kwik en gedurende $3\frac{1}{2}$ en $4\frac{1}{4}$ uur. Ook hier was na afloop van de proef een duidelijke gomvorming in verschillende vaten te zien.

Uit bovenstaande proeven blijkt dus wel duidelijk, dat de verhoogde druk, die op de vloeistof in de vaten werd uitgeoefend, de oorzaak was van de vorming van thyllen en gom. En ook hier had deze thyllenvorming plaats, zonder dat de waterstroom in de vaten werd onderbroken en er lucht kon binnendringen. — Wel meen ik echter, dat bij al de hier beschreven proeven, de waterstroom min of meer remmend op de thyllenvorming heeft gewerkt; echter niet zo absoluut als volgens de opvatting van Lohse (zie blz. 10) het geval zou zijn.

HOOFDSTUK IV.

De invloed van chemiese stoffen op de vorming van thyllen en wondgom.

In verband met het feit, dat onder invloed van een parasitaire schimmel stoffen van verschillende chemiese samenstelling worden gevormd, heb ik willen nagaan in hoeverre het kunstmatig inbrengen van verschillende chemiese stoffen in de plant van invloed is op de vorming van thyllen en gom.

Voor zover ik kon nagaan, werden alleen door Lohse (1924) enige proeven op dit gebied gedaan. Lohse bestudeerde de invloed van chemicalieën op de thyllenvorming bij *Hippuris*. Daartoe werd de epidermis bestreken met een AgNO_3 -stift of met zwakke zuren als HCl en HNO_3 . Onder invloed hiervan had tangentielle deling der cellen plaats en werden in de luchtkanalen thyllen gevormd. Lohse merkte hierbij nog op, dat deze stoffen over veel grotere afstand een reaksie van het weefsel veroorzaken dan mechaniese verwondingen doen.

Om de bovengestelde vraag te beantwoorden heb ik talrijke proeven genomen. Ik volgde hierbij dezelfde werkmethode, die Buismann ook toepaste bij haar infeksie-proeven met *Graphium-ulmi*-sporen bij de iep (1928). Met behulp n.l. van een injectie-spuutje, waarin zich de vloeistof bevond, werd rondom in een tak geprikt en aldus de vloeistof in de vaten gebracht. Deze methode heeft bovendien het grote voordeel, dat de takken vrijwel niet beschadigd worden. Toch werden bij iedere reeks injectie-proeven ook in enige takken snoeiwonden gemaakt of geprikt zonder toevoeging van een of andere vloeistof. Hierdoor was het steeds mogelijk om de invloed, die van de wond alléén uitgaat, te vergelijken met de reaksie, die optrad in takken, die wel met de vloeistof waren ingespoten. Uit tabel IX (blz. 33) blijkt al, dat die invloed niet zoo heel groot is.

De proevenreeks werd in het begin van Maart 1928 zo breed mogelijk ingezet met het inspuiten van verschillende vloeistoffen. Hierbij werd een zuur (HCl -3.7 $^{\circ}$ / $_0$) naast enige basen gebruikt (NaOH -1 $^{\circ}$ / $_{20}$ norm; NH_4OH -1 $^{\circ}$ / $_{50}$ norm; $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$ -70 $^{\circ}$ / $_0$).

Verder werden een vloeistof (n.l. alcohol-70%) met enige kleurstoffen vermengd, om te zien of dit bij de controle soms duidelijker resultaten zou geven. Hiervoor werd gebruikt fuchsine-0.02% en methyleenblauw. Bovendien werden ook controle-inspuitingen met deze stoffen alleen gedaan, alsmede met een eosine-opl. (0.005%).

De takken, die met deze stoffen werden ingespoten, waren van *Ulmus campestris* L. en *Ulmus monumentalis* Rinz; *Fagus silvatica* L., *Tilia vulgaris* Hayn, *Robinia*, *Pseudacacia* L. en *Acer platanoides* L.

Als we de resultaten van deze reeks nagaan (samengevat in fig. 4), dan blijkt ook hier in de eerste plaats duidelijk, dat zolang de sapstroom der bomen in het voorjaar nog minimaal is, er ook geen thyllenvorming plaats heeft. Verder blijkt, dat *Ulmus* en *Robinia* reeds in het begin van Maart op de injecties reageerden, terwijl bij *Fagus* en *Tilia* eerst omstreeks het begin van April de vaten door thyllen verstopt raakten. Ook hier dus een fenologies verschil der soorten, volkomen in overeenstemming met de gegevens, die men op dit gebied heeft verzameld (data van knopontluiking en bladontplooiing). De gemiddelde dagtemperatuur steeg in het tijdvak van 10 Mrt—30 April van 1° C. tot 15° C.

Tegenover deze bomen, die alle toch door het vormen van thyllen op de injecties reageerden, staat dan *Acer*, waarbij ik, ook later, geen thyllen heb gevonden. Hier hebben we dus met een vertegenwoordiger te doen uit de groep van planten, waar nooit thyllen worden gevormd. Bij alle genomen proeven reageerde *Acer* alleen door het vormen van wondgom.

Wat nu de proeven zelf betreft, was een onderlinge vergelijking van de uitwerking der verschillende vloeistoffen niet mogelijk, omdat er belangrijke verschillen waren in konsentratie der gebruikte oplossingen en in de tijd, die verliep tussen injectie en onderzoek.

Wel bleek, dat alcohol en zoutzuur in staat waren over veel groter afstanden nog thyllen te kunnen veroorzaken, dan bij de andere gebruikte vloeistoffen het geval was.

De controle van de injectieproeven geschiedde als volgt. Van een ingespoten tak werden bij onderzoek dwarsdoorsneden gemaakt en wel om de 10 mM. afstand (indien het nodig was ook om de 5 mM.) zowel in de richting van de top als van de basis van de tak. Indien de plant onder invloed van de ingespoten vloeistof de vaten met thyllen had verstopt, was dit dus direkt te kontroleren. Verder was het van belang om de resultaten van deze proeven op een bepaalde manier overzichtelijk vast te leggen. Daarom werd bij het beoordelen van de mate van

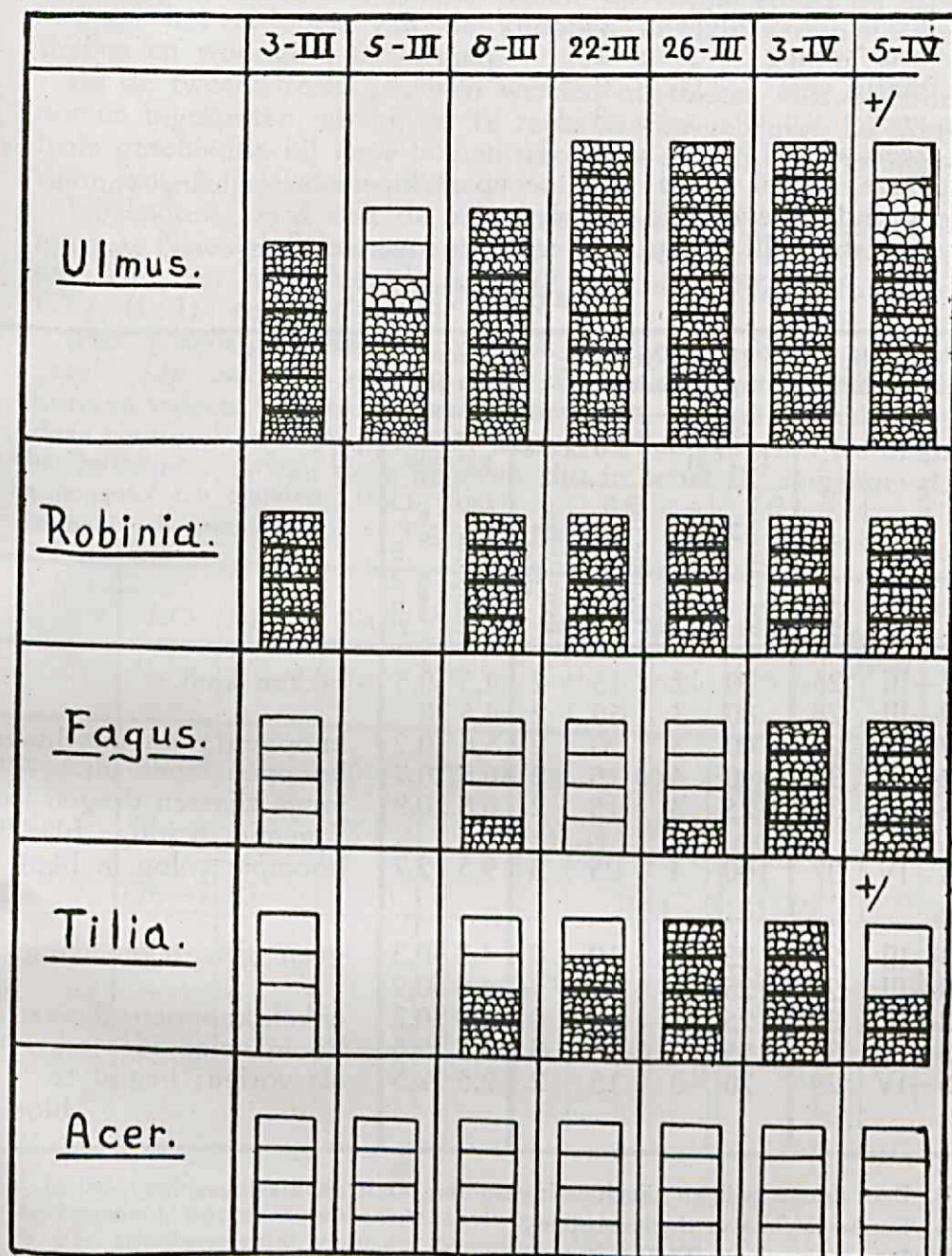


Fig. 4. Grafiese voorstelling, welke laat zien, hoe in het voorjaar 1928 verschillende bomen met thyllenvorming op de injectie-proeven reageerden.

Ieder vakje vertegenwoordigt één injectie-proef en geeft aan of hierbij geen, weinig of veel thyllen werden gevormd.

De met +/- gemerkte groep werd reeds na 1 week gecontroleerd.

thyllenvorming in de doorsneden de volgende schaal toegepast: ¹⁾

geen	thyllen:	0
zeer weinig	"	: 1
matig veel	"	: 2
veel	"	: 3
zeer veel	"	: 4

Deze schaal werd ook toegepast bij de beoordeling van de gevormde hoeveelheid wondgom.

In tabel VIII is nu nog eens een overzicht gegeven, waaruit

Tabel VIII.

	Datum van injectie.	Kontrolé na dagen.	Thyllen-vorming na injectie met:				Temperatuurgedurende de injectieperiode.		3) Opmerkingen betreffende het uitlopen der knoppen en de ontplooiing der bladeren.
			HCl (3.7 %)		Eosine		Gemid. dagtemp. in °C.	Gem. min. temp. in °C.	
			Naar de top v.d. tak over mM.	Schattings-sijfer.	Naar de top v.d. tak over mM.	Schattings-sijfer.			
Ulmus.	2—III	25	70	2	15	2	4,3	-0,5	takken kaal.
	5—III	28	80	3	55	2	4,5	0	" "
	9—III	27	40	3	20	2	5,0	0,2	knoppen gaan uitschuiven.
	22—III	33	40	4	15	3	6,8	0,7	knoppen lopen uit.
	26—III	32	1) 25	3	15	2	6,8	0,9	jonge zijassen dragen ieder gemid. 6 jonge blaadjes
	3—IV	37	100	4	25	3	9,5	2,7	boompje volop in blad.
Fagus.	3—III	27	25	0	10	0	4,3	-0,3	geen uitw. teken van groei.
	8—III	26	2) 25	1	20	1/2	4,6	-0,2	" " " " "
	22—III	33	25	1	15	0	6,8	0,7	enkele knoppen schuiven uit.
	3—IV	35	55	4	20	3	9,5	2,8	boom volop in blad.
	5—IV	29	70	3	15	2	9,5	2,5	als vorige; begint te bloeien.

¹⁾ Zeer dunne twijgen zijn hier ingespoten. Ook dit bleek van invloed.

²⁾ Eerste begin van thyllenvorming.

³⁾ Deze gegevens hebben betrekking op de dag van onderzoek.

¹⁾ Ik wil nog even opmerken, dat deze schaal zuiver op een persoonlijke schatting is gebaseerd; doch eerst zo toegepast, toen reeds enige honderden doorsneden waren gecontroleerd. De grote ervaring mag hier de waarborg zijn voor de waarde, die aan de hier gepubliceerde siffrs gehecht kan worden.

duidelijk de samenhang blijkt tussen de temperatuur, de sapstroom, het uitlopen van de knoppen en het vermogen om thyllen en wondgom te vormen.

Bij de tweede reeks proeven werden nu takken van dezelfde bomen ingespoten, als bij de 1e reeks waren gebruikt. De controle geschiedde bij deze bomen telkens na eenzelfde inwerkingsduur van de injectievloeistof.

Ingespoten werd met de volgende vloeistoffen: zoutzuur ($\frac{1}{10}$ norm.); NH_4OH ($\frac{1}{10}$ norm.); NaOH ($\frac{1}{10}$ norm.); alcohol-70%; alc. 70% en methyleenbl. 0.3% (2:1); alc. 70% en fuchsine 0.3% (1:1); eosine (0.05%).

(Het toevoegen van methyleenbl. en fuchsine bij de alcohol geschiedde om het verloop van de injectie gemakkelijker te kunnen volgen. (Kontrole-proeven bewezen, dat na injectie met deze kleurstoffen alleen, geen of weinig thyllen gevormd werden).

De resultaten van deze proeven zijn in tabel IX samengevat.

Tabel IX.

	HCl	NH_4OH	NaOH	Alc.	Alc. +	Alc. +	Eosine	Kontroles	
	$\frac{1}{10}$ n.	$\frac{1}{10}$ n.	$\frac{1}{10}$ n.	70 %	fuchs.	m.bl.	0.05 %	fuchs. 0.3 %	snoei- wond.
Ulmus	80—4	45—3	40—3	77—3	72—3	92—4	72—3	41—1	20—2
Robinia	39—2		26—2		51—2		65—2		15—2
Tilia	126—2	82—2				144—2	101—2		42—1
Fagus	61—2	36—2			90—2		92—2		10—1
Acer	34— $\frac{0}{2}$		35— $\frac{0}{2}$			82— $\frac{0}{2}$	75— $\frac{0}{3}$		13— $\frac{0}{1}$

Verklaring:

In ieder vakje geeft het eerste getal aan de afstand in mM. (naar boven en beneden), waarover de vloeistof thyllenvorming veroorzaakte. Het 2e cijfer is het schattings-getal voor de kwantiteit der thyllen. (Bij Acer is het onderste getal dat voor gomvorming).

Hierin heb ik voor iedere groep de gemiddelde uitkomst der proeven gegeven, daar dit voor een algemene vergelijking veel overzichtelijker is.

Bovendien blijkt, als men van eenzelfde boom een groot

aantal gelijkwaardige takken met dezelfde vloeistof inspuut en deze dan weer, na verloop van een bepaalde tijd, gelijktijdig controleert, dat de uitkomsten vrijwel nooit gelijk zijn. Individuële afwijkingen onderling komen steeds voor, hoewel een bepaald gemiddelde wel valt waar te nemen. Aangezien nu bij bovenstaande proeven niet steeds volkomen gelijkwaardig materiaal voorhanden was en het hier bovendien toch om de algemene lijnen gaat, leek mij een vergelijking van de gemiddelde uitkomsten volkomen gerechtvaardigd.

Bij het beschouwen van deze tabel nu, blijken de volgende hoofdzaken:

1^o. Van de hier geïnjecteerde bomen maakt *Ulmus* naar verhouding de meeste *thyllen*; d. w. z. op de invloed van chemische stoffen reageert het *iepen*hout het sterkste en worden de vaten verstopt met het grootste aantal *thyllen*.

2^o. De afstand, waarover de ingespoten vloeistof zijn invloed doet gelden, is bij de verschillende boomsoorten na verloop van dezelfde tijd niet even groot. In hoofdzaak is dit een gevolg van de sapstroom, die bij de verschillende boomsoorten in de verschillende jaargetijden nogal afwisselend is. Dit werd reeds in 1897 aangetoond door Büsgen, die uitgebreide onderzoekingen gedaan heeft betreffende de waterhoeveelheid in het sec.-xyleem in de verschillende maanden. Vele bomen (o. a. *Fagus* en *Quercus*) vertoonden minima in Maart en September en maxima in Junie en Desember.

3^o. Natuurlijk gedragen de vloeistoffen zich onderling ook verschillend. Zoutzuur, alcohol en eosine oefenden over veel groter afstand invloed uit dan de alkaliën (NaOH en NH_4OH). De konsentratie van de alcohol bleek voor deze proeven echter te groot. In vele gevallen was het houtparenchymweefsel geheel of ten dele afgestorven.

De controle-proeven met fuchsine toonden duidelijk aan, dat deze kleurstof voor de plant onschadelijk is. Ook de invloed van de mechanische verwondingen was niet groot; *thyllen* werden alleen in de direkte omgeving van de wond gevormd.

In de regel was het verloop van de injectie te herkennen aan min of meer bruine strepen, die door het houtweefsel liepen. Deze bruinkleuring wordt veroorzaakt door een min of meer sterkere gomvorming, die ook als reactie optreedt. Uit het verloop van deze strepen en nog duidelijker uit de dwars-coupees bleek, dat de ingespoten vloeistof beperkt bleef tot dië jaarlingen, die geïnjecteerd waren. De bruine streep ontstaat, doordat in een aantal aaneengrenzende vaten de *thyllen* en gom gevormd worden.

Fig. 5 en 6 geven een afbeelding van de *thyllenvorming* bij

Robinia (na injectie met HCl) en bij *Ulmus* (na injectie met alcohol-methyleenblauw).

Bij *Robinia* is de reactie natuurlijk alleen in de vaten van de buitenste jaarring waar te nemen, daar de oudere vaten steeds al geheel of gedeeltelijk met thyllen gevuld zijn.

Uitgaande van de algemene gegevens, die volgden uit de boven beschreven proeven, heb ik nu nog nader trachten uit te werken in hoeverre er verband is tussen de samenstelling van

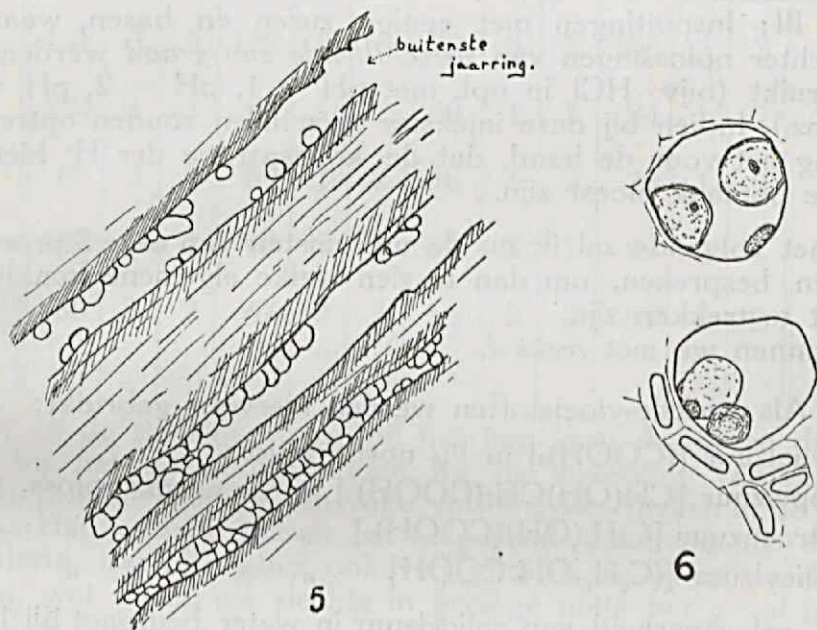


Fig. 5. *Robinia Pseud-Acacia* L. — Thyllenvorming in de buitenste jaarring als gevolg van een injectie met zoutzuur 0.1 norm. (Vergr.: 65 maal).

Fig. 6. *Ulmus campestris* L. — Vaten met thyllen uit het hout van een met alc.-meth.blauw ingespoten tak (dw.ds.) Vergr.: 320 maal.

een bepaalde vloeistof en de intensiteit van de prikkel, die thyllenvorming veroorzaakt.

Ik ben hierbij uitgegaan van het feit, dat de resultaten van de injecties met NH_4OH en NaOH vrijwel met elkaar overeen kwamen en dat van al deze injecties een veel geringere invloed uitging vergeleken bij die met zoutzuur. Zou dit verschil wellicht hierdoor te verklaren zijn, dat de H^+ een sterke prikkel uitoefenen, die niet door de OH^- wordt veroorzaakt; m.a.w. dat de H^+ schadelijker voor de plant zijn dan de OH^- ? Om dit uit te werken, werden zowel met zuren als met basen uitge-

breider proeven gedaan. Deze reeksen van proeven kunnen als volgt worden samengevat:

Reeks I: Inspuitingen met verschillende *organiese zuren*, van gelijke moleculaire oplossing (n.l. 0,1 norm.).

Reeks II: Inspuitingen met verschillende zuren, waarbij de zuurgraad in alle gevallen gelijk was, n.l. $\text{pH} = 2$. Indien bij deze injecties grote verschillen zouden optreden, dan zouden het dus de verschillende *zuurresten* zijn en niet de H^+ , die de prikkel tot thyllenvorming veroorzaakten.

Reeks III: Inspuitingen met eenige zuren en basen, waarvan echter oplossingen van *verschillende zuurgraad* werden gebruikt (bijv. HCl in opl. met $\text{pH} = 1$, $\text{pH} = 2$, $\text{pH} = 3$, enz.). Indien bij deze injecties verschillen zouden optreden, lag het voor de hand, dat de concentratie der H^+ hiervan de oorzaak moest zijn.

In het volgende zal ik nu de uitkomsten van deze 3 proevenreeksen bespreken, om dan te zien welke algemene konklusies hieruit te trekken zijn.

Beginnen we met *reeks I*.

Als injectie-vloeistoffen werden hiervoor gebruikt:

1. ovaalzuur $[(\text{COOH})_2]$ in $1/10$ norm. oploss.
2. appelzuur $[\text{CH}(\text{OH})\text{CH}_2(\text{COOH})_2]$ in $1/10$ norm. oploss.
3. citroenzuur $[\text{C}_3\text{H}_4(\text{OH})(\text{COOH})_3]$ „ $1/10$ „ „
4. salicylzuur $[(\text{C}_6\text{H}_4.\text{OH}.\text{COOH})]$ „ $1/50$ „ „

(De oplosbaarheid van salicylzuur in water bedraagt bij 15°C . slechts 0.225 gr. per 100 cc. De gebruikte verzadigde oplossing kon dus hoogstens $1/50$ norm. zijn).

De injectieproeven werden genomen bij *Ulmus*, *Quercus*, *Fagus*, *Tilia* en *Robinia*.

De resultaten nu van deze proeven zijn samengevat in tabel X. Deze tabel geeft de gemiddelde siffers der proeven weer, en laat duidelijker zien, welke gevolgtrekkingen hieruit zijn af te leiden.

In de eerste plaats blijkt, dat de invloed van de verschillende zuren niet gelijk is; oxaalzuur roept over een veel grotere afstand gom- en thyllenvorming te voorschijn dan citroenzuur. Hier tussen in ligt de werking van appel- en salicylzuur.

Maar in de tweede plaats blijkt ook weer het verschillend gedrag der boomsóorten onderling. Reeds uit het vergelijkend onderzoek van de verschillende coupes bleek een grote overeen-

Tabel X.

Boomsoort	Oxaalzuur $\frac{1}{10}$ n.			Appelzuur $\frac{1}{10}$ n.			Citroenzuur $\frac{1}{10}$ n.			Salicylzuur $\frac{1}{50}$ n.			Kontrole- snoeiw.		
	reaksie- afst. in mM.	gom	th.	reaksie- afst. in mM.	gom	th.	reaksie- afst. in mM.	gom	th.	reaksie- afst. in mM.	gom	th.	reaksie- afst. in mM.	gom	th.
Ulmus	151	3	3	159	3	3	99	3	3	106	3	3	36	2	3
Quercus	124	1	3	90	1	2	62	1	3	94	1	2	22	1	2
Fagus	83	2	2	82	1	2	56	1	2	78	1	2	14	1	2
Tilia	132	3	2	69	3	2	82	3	2	99	2	1	30	2	0 ¹⁾
Robinia	80	2	2	67	2	3	54	2	2	65	2	2	12	1	1

komst in de thyllenvorming bij het hout van de *iep* en de *eik*. Ook bij het eikenhout vinden we na inwerking van een bepaalde prikkel spoedig een rijke vorming van thyllen in de grote vaten. Het verschil tussen het reagerende hout van *iep* en *eik* ligt hierin, dat bij de *iep* ook veel gom in de vaten wordt gevormd, wat bij de *eik* slechts in geringe mate het geval is.

Bij het hout van *Fagus* en *Tilia* vinden we over 't algemeen veel minder thyllen. Ik geloof, dat de bouw van het houtweefsel hierop zeker van grote invloed is. Reeds van Alten (1908) en na hem nog verschillende andere onderzoekers, wezen er op, dat thyllenvorming in wijde vaten veel gemakkelijker en spoediger optreedt dan in nauwe vaten.

Nu was dit verschijnsel bij de injecties bij *Ulmus* en *Quercus* ook duidelijk waar te nemen. Bij *Ulmus* bijv. komen in de regel thyllen voor in de vaten met een diameter van 80—150 μ ; vaten van 50—90 μ zijn zonder thyllen. Over het algemeen zijn de houtvaten van deze boomsoorten vrij wijd. Vergelijkt men nu hierbij het secundair-xyleemweefsel van *Tilia* en *Fagus*, dan blijkt duidelijk, dat de houtvaten hier veel nauwer zijn. Vergelijkt men dan ook de thyllen, die in deze vaten gevormd

¹⁾ Uit dit gemiddelde cijfer mag geenszins worden afgeleid, dat de mechanische verwonding hier geen thyllenvorming zou veroorzaken. De 4 controle-proeven hadden het volgende resultaat: 20-1-0; 30-2-0; 40-3-0; 30-2-2,

worden met die van *Quercus* en *Ulmus*, dan ziet men ook hier het verschil. In de doorsneden ziet men in de houtvaten van iep en eik grote, meestal tegen elkaar afgeplatte thyllen, waarvan enige het lumen van het vat geheel af kunnen sluiten; de vaten van linde- en beukenhout daarentegen worden afgesloten door talrijke kleine, ronde thyllen. (Zie ook de fig. 7—10 blz. 50).

Ten slotte bleek nog het volgende verschil. Bij alle onderzochte boomsoorten (uitgez. *Tilia*) trad als reactie op verwonding of injectie steeds eerst de thyllenvorming op en daarna ook het vormen van gom in de vaten. Bij *Tilia* nu is dit juist andersom; in hoofdzaak reageerde het weefsel hier door gomvorming, waarbij dan ook later thyllen ontstaan. Het vormt enigszins de overgang naar het *Acer*-hout waar, zoals we reeds zagen, de vaten alleen door middel van gom worden afgesloten.

Reeks II.

Hier werden als injectie-vloeistof verschillende zuren met gelijke zuurgraad gebruikt, en wel met $\text{pH} = 2$.

Tabel XI.

	Ulmus.		Quercus.		Fagus.		Tilia.	
	Reaksie-afst. in mM.	g.—th.	Reaksie-afst. in mM.	g.—th.	Reaksie-afst. in mM.	g.—th.	Reaksie-afst. in mM.	g.—th.
<i>Zoutzuur</i> 0.01 n.; $\text{pH} = 2$	50	(2—4)	114	(1—3)	80	(1—3)	80	(3—2)
<i>Citroenzuur</i> 0.1 n.; $\text{pH} = 2.3$	58	(2—3)	104	(1—3)	80	(1—2)	99	(3—2)
<i>Appelzuur</i> 0.1 n.; $\text{pH} = 2.3$	52	(2—3)	121	(1—3)	90	(1—2)	91	(3—2)
<i>Wijnsteenzuur</i> 0.1 n.; $\text{pH} = 2.19$	50	(2—4)	134	(1—3)	75	(1—2)	89	(3—2)
<i>Oxaalzuur</i> 0.05 n.; $\text{pH} = 2.1$	55	(3—4)	102	(1—3)	92	(2—3)	116	(4—2)

Van *Ulmus*, *Quercus*, *Fagus* en *Tilia* werden takken ingespoten, waarbij met iedere vloeistof 4 injecties werden gemaakt, n.l.:

1. Van 26 Mei —11 Junie: duur 16 dagen.
2. " 30 " — 6 " : " 7 "
3. " 5 Junie—13 " : " 8 "
4. " 5 " —13 Julie: " 39 "

De in tabel XI vermelde siffrs geven de gemiddelde uitkomst weer van deze 4 injectieproeven.

Het belangrijkste, wat uit deze tabel volgt, is wel dat de verschillende zuren in deze omstandigheden op het weefsel van dezelfde boomsoort een ongeveer gelijke invloed uitoefenen.

Vergelijken we nu hierbij de resultaten van de *proevenreeks III*, waarbij de zuurgraad der vloeistoffen *gewijzigd* werd (tabel XII).

Bij dezelfde bomen werd ingespoten met:

- 1^o. zoutzuur-oplossingen van resp. pH = 1, pH = 2, pH = 3 en pH = 4;
- 2^o. oxaalzuur-oplossingen van resp. pH = 1, pH = 2 en pH = 3.

Tabel XII.

	Ulmus.		Quercus.		Fagus.		Tilia.	
	Reaksieafst. (in mM.)	g.—th.	Reaksieafst. (in mM.)	g.—th.	Reaksieafst. (in mM.)	g.—th.	Reaksieafst. (in mM.)	g.—th.
HCl — 0.1 n. — pH = 1	60	(2—4)	141	(1—4)	94	(2—3)	164	(4—3)
HCl — 0.01 n. — pH = 2	50	(2—4)	114	(1—3)	80	(1—3)	80	(3—2)
HCl — 0.001 n. — pH = 3	48	(2—3)	99	(1—3)	68	(1—2)	106	(3—2)
HCl — 0.0001 n. — pH = 4	42	(2—3)	89	(1—3)	85	(1—2)	72	(3—2)
$\overline{\text{OX}}$ — 0.75 n. — pH. = 1	150	(3—4)	305	(1—4)	290	(2—3)	310	(4—3)
$\overline{\text{OX}}$ — 0.05 n. — pH. = 2	55	(3—4)	102	(1—3)	92	(2—3)	116	(4—2)
$\overline{\text{OX}}$ — 0.0025 n. — pH = 3	40	(3—3)	80	(1—2)	55	(1—2)	68	(3—2)
Kontrole I	25	(2—3)	13	(1—4)	18	(1—3)	30	(3—2)
Kontrole II	10	(2—3)	13	(1—4)	20	(1—3)	40	(3—2)

De resultaten van deze proeven, die in hetzelfde tijdsverloop geschieden als die van reeks II, laten over het algemeen een duidelijke uitkomst zien. Immers, hoe hoger de zuurgraad der vloeistoffen is, des te verder van de wond is er nog een reactie van het weefsel waar te nemen. Echter is er niet zo veel verschil te zien in de mate, waarin thyllenvorming plaats heeft.

Dat de invloed van de injectie-wond zelf betrekkelijk gering is, wordt nog eens duidelijk door de controle-verwondingen gedemonstreerd.

Een belangrijk feit, dat ook uit de tabel blijkt, was nu, dat de invloed van de injecties met *oxaalzuur* ($pH = 1$) zeer intensief was. Vanaf de injectiewond liepen hier over grote afstand bruine strepen door het sec.xyleem, ongeveer zoals we dit kennen van *Verticillium*- en *Graphium*-infeksies bij *Ulmus*. Toch was bij géén der talrijke injecties, die tot nu toe gemaakt waren, de invloed van de vloeistof op het weefsel zó groot, dat er zoveel vaten door thyllen en gom verstopt waren, dat een verwelking van de ingespoten tak er het gevolg van was geweest.

Nu werd echter in het begin van Junie, tijdens het inspuiten van een aantal iepetakken, mijn aandacht getrokken door de tak van een meerjarige zaailing, waarvan de bladeren groten-deels slap hingen en zelfs ten dele verdroogd waren. Het hele beeld deed denken aan een tak, die door de iepenziekte was aangetast (zie foto I).

Bij nader onderzoek bleek echter, dat dit een tak was, die ik reeds in het begin van Febr. 1928 voor proef had ingespoten met verdund zwavelzuur van onbekende konsentratie. De meeste vaten, en vooral die van de buitenste jaarringen, waren opgevuld met thyllen en gom, waardoor alle blaadjes boven de injectiewond, die blijkbaar nog genoeg voedingsstoffen hadden gekregen om zich te ontplooien, nu gingen verdrogen. Hieruit zou dus blijken, dat de injectie met sommige chemiese vloeistoffen dezelfde uitwendige verschijnselen bij de boom zou kunnen veroorzaken als de parasitaire schimmels. Nu was er natuurlijk nog de mogelijkheid, dat een andere parasiet de oude injectiewond was binnengedrongen en het taksterven verder had veroorzaakt. Om dit te kontroleren heb ik nog verschillende takken met een sterk zuur en wel *oxaalzuur* — $pH = 1$ ingespoten. Dit geschiedde nu juist in de tijd, dat bij de takken van *Ulmus*, die met *Graphium ulmi* Schw. waren geïnfekteerd, deze infeksies het snelste doorliepen en bij de meeste van deze takken de bladeren na verloop van enige tijd slap gingen hangen en verdrogen [Buisman 1929] (zie ook foto II).

Op 18 Junie werden nu een 6-tal takken ingespoten van *Ulmus*, *Robinia*, *Quercus* en *Tilia*. Door een heftige storm omstreeks 25 Junie werden hiervan 4 iepetakken en 3 takken van

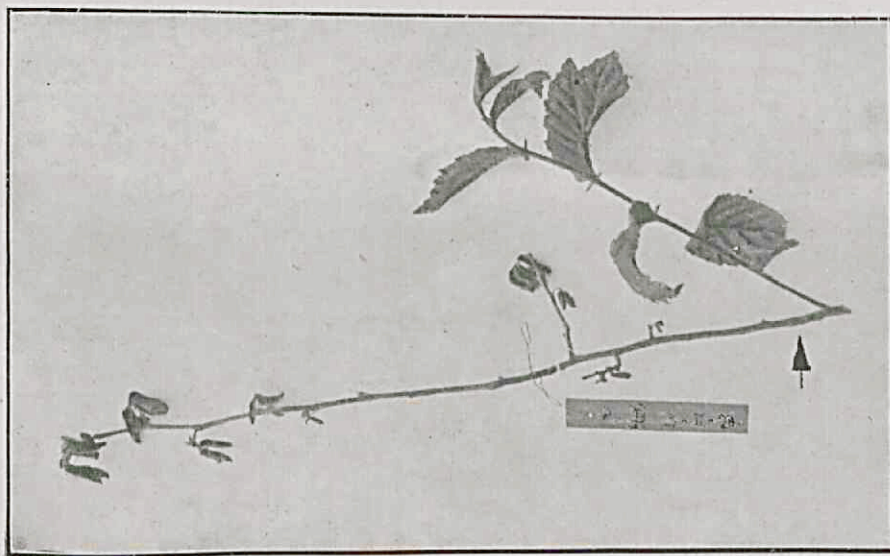


Foto I: *Ulmus campestris* L. — Verwelking van de tak na injectie met zwavelzuur. (De pijl geeft de plaats van injectie aan).

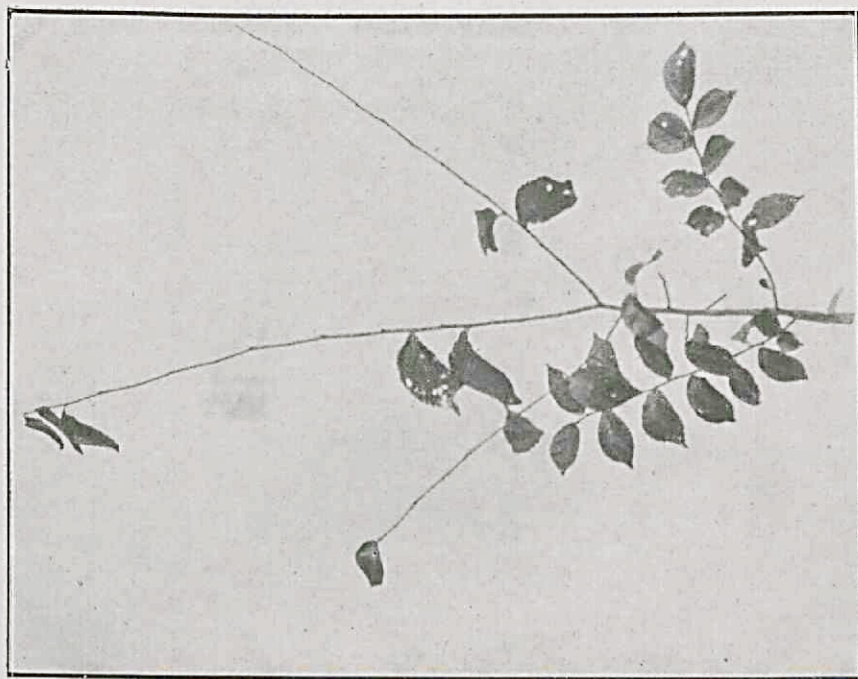


Foto II: *Ulmus campestris* L. — Taksterven na kunstmatige infectie met *Graphium ulmi* Schwarz.

Robinia op de plaats van injectie afgekraakt, waardoor ze voor dit onderzoek onbruikbaar waren geworden. De resultaten van de overige injecties laten zich verder als volgt samenvatten.

Ulmus: De beide overgebleven, geïnfecteerde takken vertoonden 29 Junie verdrogings-verschijnselen; de bladeren gingen slap hangen. Na een regenbui in de nacht van 29 op 30 Junie herstelde zich dit een weinig, maar op 8 Julie waren de takken boven de plaats van infectie geheel verdroogd. Bij onderzoek bleek, dat naar beneden licht- en donkerbruin gekleurde banden door het sec.-xyleem liepen, waarvan één het donkerste en breedste was. In deze donkere band waren de cellen afgestorven. Veel gomafscheiding had in de houtparenchym- en mergstraalcellen plaats gehad; daarentegen in slechts enkele vaten. Buiten deze kern van afgestorven weefsel was een zône waar te nemen waar de vaten met thyllen waren opgevuld en minder gomvorming had plaats gehad in de parenchym- en mergstraalcellen. Hierbuiten dan nog een zône als overgang naar het normale, onaangetaste weefsel, waarin de meeste vaten met thyllen waren opgevuld en weinig of geen gomvorming had plaats gehad. De thyllenvorming heeft hier dus plaats door alle jaarringen heen, concentries om het afgestorven weefsel, dat direkt aan de giftige werking van het oxaalzuur was blootgesteld. Dat om het centrum, waarvan de schadelijke invloed uitgaat, dergelijke zônes gevormd worden, werd ook reeds door Lohse (1924) beschreven bij zijn proeven met HCl en AgNO_3 bij *Hippuris*.

Ik wil hier nog even wijzen op een uitwendig verschil, dat was waar te nemen tussen de takken, waaraan de bladeren verdroogd waren na de infectie met *Graphium ulmi* Schw. en die, waar dit het geval was na injectie met oxaalzuur. In het eerste geval vielen n.l. alle verdorde bladeren af, behalve een paar aan de top van de tak. Deze „vaantjes” zijn karakteristiek voor takken, die door *Graphium ulmi* zijn aangetast. Bij de takken, die met oxaalzuur waren geïnjecteerd, was dit echter niet het geval en bleven de meeste verdorde bladeren aan de tak zitten. (Zie de foto's I en II).

Robinia: Op 29 Junie waren van de 3 overgebleven, ingespoten takken reeds twee boven de plaats van injectie geheel verdord, terwijl van de derde tak de bladeren geel werden en slap hingen. Deze laatste tak was op 8 Julie ook geheel verdord. Twee takken, die ter controle alleen maar geprikt waren zonder injectie, waren nog geheel fris. Bij onderzoek bleek, dat de injectie naar boven over een afstand van gem. 80 mM., naar beneden over gem. 130 mM. was doorgelopen, terwijl vrijwel alle vaten van de buitenste jaarringen met thyllen en gom waren gevuld en veel gom gevormd was in de houtparenchym- en mergstraalcellen.

Quercus: Alle injecties liepen flink door; naar boven over een afstand van gem. 230 mM., naar beneden over gem. 130 mM. waren de bruine strepen duidelijk waar te nemen. Toch had dit *niet* het verwelken der ingespoten takken ten gevolge. Na verloop van 2 maanden bleken de injectiewonden volkomen overgroeid te zijn. Hetzelfde was het geval met de ingespoten takken van:

Tilia. (reactie naar boven over gem. 175 mM., naar beneden over gem. 95 mM.) In de bruine strepen waren hier vrijwel de vaten van alle jaarringen met gom opgevuld, terwijl er betrekkelijk weinig thyllenvorming was waar te nemen. Dit dus in overeenstemming met wat hierover reeds vroeger is opgemerkt.

Samenvattend kunnen we van deze proeven zeggen, dat van de onderzochte houtsoorten het hout van *Ulmus* en *Robinia* zo snel op de ingespoten vloeistof reageerde, dat de meeste vaten met thyllen en gom werden opgevuld, waardoor ten slotte het afsterven der takken werd veroorzaakt.

Ten slotte werden op 17 Julie nog verschillende injecties gemaakt bij *Ulmus*, met oplossingen van NaOH en NH_4OH van verschillende zuurgraad. De resultaten, die na 2, 3 en 4 weken bij controle werden verkregen, zijn in onderstaande tabel samengevat.

Tabel XIII.

ULMUS	NaOH				NH_4OH					
	pH = 13	pH = 12	pH = 11	pH = 10	pH = 11.7	pH = 11.2	pH = 10.7	pH = 10.2	pH = 9.2	pH = 8.2
Gem. reactie-afst. in mM.	30	30	25	30	60	25	22	35	30	30
Gom- en thyllenvorming	3—4	3—4	3—3	3—3	3—2	3—2	3—3	3—3	3—2	2—3

Uit deze proeven volgt duidelijk, dat de invloed van deze basiese vloeistoffen niet groot is. Over een kleine afstand werden slechts thyllen en gom gevormd, terwijl ook in de uitwerking der verschillende oplossingen met een andere zuurgraad weinig verschil geconstateerd kon worden.

Vatten we nu de uitkomsten van de in dit hoofdstuk besproken proeven samen, dan komen we tot de volgende konklusies:

1°. Het sec.-xyleemweefsel van verschillende bomen reageert op de aanwezigheid van vloeistoffen van verschillende chemiese samenstelling door het verstoppjen der houtvaten. Sommige boomsoorten (*Ulmus*, *Quercus*, *Robinia*, *Tilia*) vormen thyllen en gom in de vaten, andere (*Acer*, *Aesculus*) produceren alleen gom. Van de vloeistoffen waarmee ingespoten werd, bleek dat van zuren de meest intensieve werking uitging en dat hierbij de zuurgraad ook van belang was; hoe hoger de zuurgraad was, des te sterker ook de invloed op het weefsel. In enkele gevallen leidden deze injecties tot het afsterven van de gehele tak.

2°. Gelijk ook reeds in het vorige hoofdstuk vermeld werd, blijkt ook hier, dat de mening van Winkler e.a. als zou de enige oorzaak voor thyllenvorming zijn het onderbreken van de waterstroom in de plant, niet door de feiten wordt gesteund. Bij de prikwonden, die ter controle bij de injectieproeven werden aangebracht was steeds een belangrijk verschil te zien, niettegenstaande ook hier de waterstroom in de tak werd onderbroken. Was de theorie van Winkler c.s., juist, dan zou er weinig of geen verschil zijn tussen de uitwerking van de injectie- en controleproeven, terwijl nu duidelijk is gebleken, dat bij de bovenbeschreven proeven de thyllen *uitsluitend* zijn gevormd onder invloed der verschillende chemiese vloeistoffen.

HOOFDSTUK V.

De invloed van parasitaire schimmels op de vorming van thyllen en wondgom.

§ 1. Literatuur.

Een van de eerste onderzoekers, die de invloed naging van verschillende parasitaire schimmels op de bouw van het hout, was R. Hartig (1878). Hij bestudeerde deze verschijnselen alleen bij het hout van Coniferen en eiken. Als parasitaire houtzwammen van de eik beschreef hij: *Polyporus sulphureus* Fr., *P. dryadeus* Fr., *P. igniarius* Fr., *P. fomentarius* L., *Hydnum diversidens* Fr., *Telephora perdix* M., *Stereum hirsutum* Fr., *Fistulina hepatica* Fr. en *Daedalea quercina* Pers. — Al deze schimmels hadden het bruin worden van het hout ten gevolge. Onder invloed van de hyphen treedt degeneratie van de cellen op, waarbij de inhoud vergomt. Ook worden hierbij thyllen in de vaten gevormd.

Uitvoeriger zijn deze verschijnselen bestudeerd door Münch (1909—1910), die aan de hand van uitgebreide proeven het verband naging, dat er is tussen het aangetaste hout en de parasitaire schimmel. Het doel van zijn onderzoekingen was, om zo mogelijk algemeen geldende regels te vinden, volgens welke de groei van het mycelium in de boom plaats heeft en waarop het hout op deze aantasting reageert.

In zijn eerste publikatie (1909) betreffende „Untersuchungen über Immunität und Krankheitsempfänglichkeit der Holzpflanzen” komt hij na talrijke infectieproeven tot de konklusie, dat hout met een hoog watergehalte de minste kans op infectie heeft. In verband hiermee heeft het splint ook minder kans op infectie dan het kernhout. Duidelijk blijkt dit bijv. bij de zgn. „rotherzige” beuken. De rode- of valse kern der beuken ontstaat n.l. door parasieten en bevat dikwels nog levend mycelium.

Voor zijn proeven over de „valse kern” (1910) had Münch een heel bos van beuken tot zijn beschikking. De bomen waren 100—120 jaar oud en 20—25 M. hoog. Infectieproeven werden

genomen met verschillende parasitaire schimmels, vnl. *Stereum*- en *Polyporus*-soorten.

Ook werden controleproeven bij andere bomen (*Ulmus Montana*, *Quercus*, *Aesculus*, *Populus*, enz.) genomen.

Wat de parasiet betreft, bleek ook hier zeer duidelijk, dat groei alleen plaats heeft, als er voldoende zuurstof aanwezig is. Hierdoor is het bijv. te verklaren, dat na de infecties de groei van de schimmel na verloop van tijd zeer gering werd. In sommige gevallen was de groei zelfs na 3 jaar niet veel verder dan na 3 maanden. Ook was het aangetaste hout niet verder vergaan; de bruinkleuring bleef, zonder dat de stevigheid van het hout er merkbaar onder leed.

Bij het maken van boorgaten voor de infectie was er lucht in de vaten gedrongen, waardoor de schimmel aanvankelijk snel kon groeien. Nadat deze lucht verbruikt was, moest de schimmel grotendeels verstikken of half anaëroob verder leven. De jonge splintlaag is toch zuurstof-arm, daar hier een voortdurende waterstroom is. Bovendien wordt de aanwezige zuurstof in de vaten voor het grootste gedeelte door de parenchymcellen verbruikt, zodat de lucht in de vaten slechts een gehalte van 9% aan zuurstof heeft. Wordt de waterstroom in het splint onderbroken, bijv. door gebrek aan voedsel of door langdurige droogte, dan zal ook hier in de vaten een hoger zuurstofgehalte ontstaan, waardoor de schimmel zich hier kan uitbreiden en de boom na korter of langer tijd verloren is.

Hoewel uit de proeven van Münch duidelijk bleek, dat van de verschillende houtparasieten de verschillende soorten lang niet dezelfde hoeveelheid zuurstof voor hun ontwikkeling nodig hebben, was toch voor al deze soorten dit gemeenschappelijke te konstaten, dat deze schimmels zich niet geleidelijk in het hout uitbreiden, maar dat hun groei afhankelijk is van de zuurstofrijkdom in de vaten. M.a.w. de schimmels groeien sterk uit tijdens de rustperioden van de bomen, als de sapstroom stilstaat en het hout zuurstof-rijk is. Deze groei komt dan weer tot stilstand bij de volgende groeiperiode, waarin weer een nieuwe splintlaag wordt gevormd.

In een afzonderlijk artikel behandelt Münch dan het ontstaan, de anatomie en de fysiologische werking van de pathogene kern, in 't bijzonder die van de beuk. (1910 „Über krankhafte Kernbildung"). Onder invloed van de schimmelhyphen ontstaan in de vaten van het kernhout thyllen en gom. De gevormde gom noemt Münch in navolging van Th. Hartig „Kernstof". Thyllen en kernstof komen volgens hem slechts toevallig en niet steeds naast elkaar voor.

Hoewel Tuzson (1905) verklaarde, dat de thyllen in de beukenkern uitsluitend ontstaan als gevolg van de prikkels door

de schimmelhyphen uitgeoefend en niet als reactie op het toetreden van lucht of zuurstof in de vaten, konkludeert Münch dat „zur Thyllen- und Gummibildung, wie man annimmt, die Zellen angeregt werden durch Pilzfäden, Wundreiz, Sauerstoffzutritt und Druckänderung”.

Ook bij de infeksieproeven bij andere bomen bleken de vaten in het kernhout met thyllen en gom gevuld. Zo de vaten in het hout van *Populus Limonii* na infeksie met *Collybia velutipes* Curt., waar vooral ook de houtparenchymcellen bruin gekleurd waren en bruine gommassa's bevatten.

De onderzoekingen van Münch zijn gedurende lange tijd eigenlijk de enige op dit gebied gebleven. In de laatste jaren echter is door Bavendamm (1927 en 1928) een uitvoerig onderzoek gepubliceerd, waarin hij in aansluiting op de onderzoekingen van Münch naging, in hoeverre de groei van kernhoutschimmels afhankelijk is van het zuurstof-perscentage van de aanwezige lucht. In tegenstelling nu met Münch komt Bavendamm tot de konklusie, dat bij de aanwezigheid van veel minder zuurstof de groei van deze schimmels niet noemenswaard vertraagd wordt. Wel van invloed is echter de aanwezigheid van CO_2 . Volgens de proeven van Bavendamm heeft een geringe hoeveelheid CO_2 (19%) reeds een remmende invloed op de groei der houtzwammen. Sterkere CO_2 -konsentraties (meer dan 80%) verhinderen de groei der schimmels geheel, hoewel het mycelium er niet door afsterft. Deze onderzoekingen pleiten dus voor de opvatting, dat niet de aanwezige zuurstof in de vaten, maar de door de levende cellen afgescheiden CO_2 de grootste invloed op de kernhoutschimmels uitoefent. In de winter kunnen deze schimmels zich dus steeds uitbreiden, omdat met de ademhaling ook de CO_2 -afscheiding haar minimum bereikt.

Beschouwen we nu naast deze Hymenomyceten-houtparasieten een andere, n.l. de verwekker van de lepenziekte, *Graphium ulmi* Schwarz, dan valt hier een geheel andere verhouding tussen parasiet en gastheer waar te nemen. Uit de resultaten der uitvoerige onderzoekingen, die het laatst op dit gebied zijn gepubliceerd, n.l. die van Buismann (1929), is in verband met het bovenstaande, het volgende van belang:

10. *Graphium ulmi* leeft, in tegenstelling met de andere houtschimmels, niet in de vaten van het kernhout maar in de jongste jaarringen van het splint, daar waar de sapstroom ook het sterkste is.

20. De schimmel breidt zich het sterkst uit in de bomen omstreeks de maand Junie, terwijl gedurende de wintermaanden de groei ook geheel stilstaat.

Uit deze feiten blijkt al, dat men ten opzichte van de ver-

oorzaker van de iepenziekte met geheel andere mogelijkheden rekening moet houden dan bij de voorgaande kernhoutparasieten het geval was.

De invloed, die *Graphium ulmi* op de anatomiese bouw van het hout uitoefent, schijnt op het eerste gezicht gelijk aan de invloed van andere houtschimmels. Rekening houdend met het feit, dat *Graphium ulmi* alleen in de vaten van het splint voorkomt, zien we hier ongeveer dezelfde verschijnselen optreden als in de pathologische kern van beuken en andere bomen, n.l. de vorming van thyllen en wondgom (zie fig. 8).

Overigens zijn de kenmerken van het iepenzieke hout zeer karakteristiek. Op dwarse doorsnede van een aangetaste tak zijn in de binnenste jaarringen talrijke bruine stippen waar te nemen, die veroorzaakt worden door de met gom gevulde, aangetaste vaten. Het hele splint of een hele jaarring wordt nooit bruin gekleurd, want het mycelium van *Graphium ulmi* groeit vrnl. naar boven of beneden in de op elkaar volgende vaten, terwijl een uitbreiding in radiale richting zelden voorkomt.

Zo wordt dus door de verschillende eigenschappen der diverse houtschimmels betreffende hun leefwijze ook de verschillende structuur verklaard van het aangetaste hout van verschillende boomsoorten.

Wat nu de *fysiologische invloed* betreft, die van de schimmel op het plantenweefsel uitgaat, valt op te merken, dat er betreffende de invloed op kruidachtige gewassen tal van publikaties zijn verschenen. Algemeen neemt men hierin aan, dat de schimmel bepaalde stoffen afscheidt, die een toxiese invloed op het weefsel zouden uitoefenen. Over de aard dezer zgn. „toxinen” is tot nu toe echter nog niets zekers bekend. Bovendien is, gelijk Hursh (1928) ook reeds opmerkte, nooit nagegaan, welke de invloed van deze stoffen op bepaalde cellen en weefsels is. Het is echter onjuist om, zoals sommige onderzoekers doen, uit de reaksies van één bepaalde plant ten opzichte van de „toxinen” van een bepaalde schimmel algemeen geldende regels over de invloed van de „toxinen” op de plant in het algemeen af te leiden.

Over de fysiologische invloed van xylophage schimmels op het houtweefsel is slechts weinig vermeld. In dit verband noem ik de onderzoekingen van Brooks and Moore (1926) over de invloed, die uitgaat van *Stereum purpureum* als veroorzaker van de „loodglans”-ziekte. Het bleek n.l. dat takken van zieke bomen, die alleen geheel van onderen of zelfs helemaal niet door de schimmel waren aangetast, in hun top de typiese „loodglans”-verschijnselen vertoonden. Gezonde takken werden nu in het extract van *Stereum purpureum* geplaatst, waarbij bleek, dat na

drie dagen de bladeren gele en bruine vlekken kregen en daarna spoedig verwelkten. Controle-takken, die in water waren geplaatst, waren toen nog geheel fris.

Daarna werden proeven gedaan, waarbij extract en filtraat van de schimmel in de takken van gezonde boompjes werden gebracht. Na verloop van een tiental dagen werden de bladeren van de tak boven de plaats van injectie geel of vertoonden necrotische vlekken. Werd het extract verdund, dan bleek de uitwerking ook minder sterk te zijn.

Uit al deze waarnemingen bleek dus, dat de schimmel tijdens zijn groei stoffen afscheidt, die, als ze als extract in de gezonde takken worden geïnjecteerd, analoge verschijnselen veroorzaken als in de latere stadia van de „loodglans”-ziekte ook optreden. Deze stoffen kunnen bovendien over grotere afstand hun invloed doen gelden, daar ze door de sapstroom worden verspreid.

Tot een dergelijke konklusie kwam o.a. ook Picado (1923), die o.m. de invloed van *Verticillium albo-atrum* naging.

§ 2. Eigen onderzoek.

In verband met het voorgaande kunnen nu de volgende vragen gesteld worden:

- 1°. Veroorzaakt dezelfde parasitaire schimmel bij verschillende houtsoorten steeds dezelfde reactie?
- 2°. Is de reactie, waarmee een bepaalde houtsoort op verschillende parasieten reageert, steeds gelijk?

Om deze vragen te beantwoorden heb ik verschillende proevenreeksen ingesteld.

In de eerste plaats werden verschillende bomen geïnfecteerd met dezelfde schimmel, en wel met *Graphium ulmi* Schw.; in de tweede plaats werd bij één boomsoort, nl. *Ulmus campestris* L. nagegaan, op welke wijze het houtweefsel reageert op de aantasting van verschillende parasitaire schimmels.

Ik laat hier nu eerst een beschrijving volgen van de eerste reeks infectie-proeven.

Infectie Nr. 1. Een 2-jarige tak van *Ulmus campestris* werd geïnfecteerd met *Graphium ulmi* Schwarz¹⁾ op 23 Julie 1928; onderzocht op 13 Aug. — Op de datum van onderzoek waren aan de geïnfecteerde tak geen uitwendige verwelkingsverschijnselen waar te nemen. Bij onderzoek bleek de infectie wel doorgelopen te zijn: naar boven over een afstand van ± 650 mM., naar beneden ± 350 mM.; in de top van de tak was slechts

¹⁾ Methode van infectie volgens Buisman.

één enkel bruin streepje waar te nemen. Op dw.ds. waren vrijwel alle vaten met thyllen verstopt, terwijl in vele ook gom was gevormd (fig. 8). Deze gom was lichtgeel tot donkerbruin van kleur, terwijl de donker gekleurde massa's steeds een min of meer korrelige structuur vertoonden.

Infeksie Nr. 2. — Tak van *Ulmus campestris* L. geïnfekteerd op 23 Julie. Op 13 Aug. hingen alle bladeren boven de plaats van infeksie slap; op 14 Aug. werd de tak onderzocht, waarbij bleek, dat de bruine strepen tot in de top van de tak (afstand van ± 750 mM.) doorliepen. Het mikroskopiese beeld was gelijk aan het onder Nr. 1 beschreven beeld. Ter controle werden 5 cM. beneden de infeksiewond enige stukjes bruin houtweefsel uit de tak geïsoleerd en op kersenagar uitgelegd. Op 20 Aug. had zich uit 3 van de 4 stukjes het mycelium van *Graphium ulmi* weer ontwikkeld; het vierde bleef steriel.

Infeksie Nr. 3. — Eveneens een tak van *Ulmus campestris* L. geïnfekteerd op 23 Julie. Op 8 Aug. traden hier reeds de eerste verwelkingsverschijnselen op, terwijl op 13 Aug. de bladeren van de onderste zijtakken boven de plaats van infeksie reeds bruin werden en verdroogden. Op 20 Aug. werd de tak ten slotte onderzocht. Duidelik was nu uitwendig het verschil waar te nemen tussen de direkte en de latere uitwerking van de infeksie. De bladeren van de twee onderste zijtakken n.l., die het eerst slap hingen, waren dadelik geheel bruin geworden en verdroogden zonder af te vallen. De bladeren van de bovenste zijtakken echter hingen minder slap, werden daarna geel tot geelbruin en waren op 20 Aug. reeds voor het grootste gedeelte afgevallen. (Zie foto II).

De doorsneden leverden weer het bekende mikroskopiese beeld, dat reeds eerder werd beschreven.

Infeksie Nr. 4. — Tak van *Quercus Robur* L. geïnfekteerd met *Graphium ulmi* Schwarz op 23 Julie; onderzocht op 21 Aug.

Uitwendig was aan de tak niets bijzonders waar te nemen. Makroskopies waren in de doorsneden van de tak een gering aantal bruine strepen te vervolgen; naar boven over een afstand van 110 mM., naar beneden over ± 50 mM. Deze strepen liepen alle in de twee buitenste jaarringen. Mikroskopies waren de vaten hier gevuld met grote thyllen, die veel overeenkomst vertoonden met die van *Ulmus*. In verschillende vaten was ook gomvorming waar te nemen. Duidelik was in sommige preparaten te zien, dat de gom uit de omgevende parenchymcellen door de stippels in de vaten dringt. Mycelium kon niet worden waargenomen. Terugisolatie van de schimmel gaf een positief resultaat.

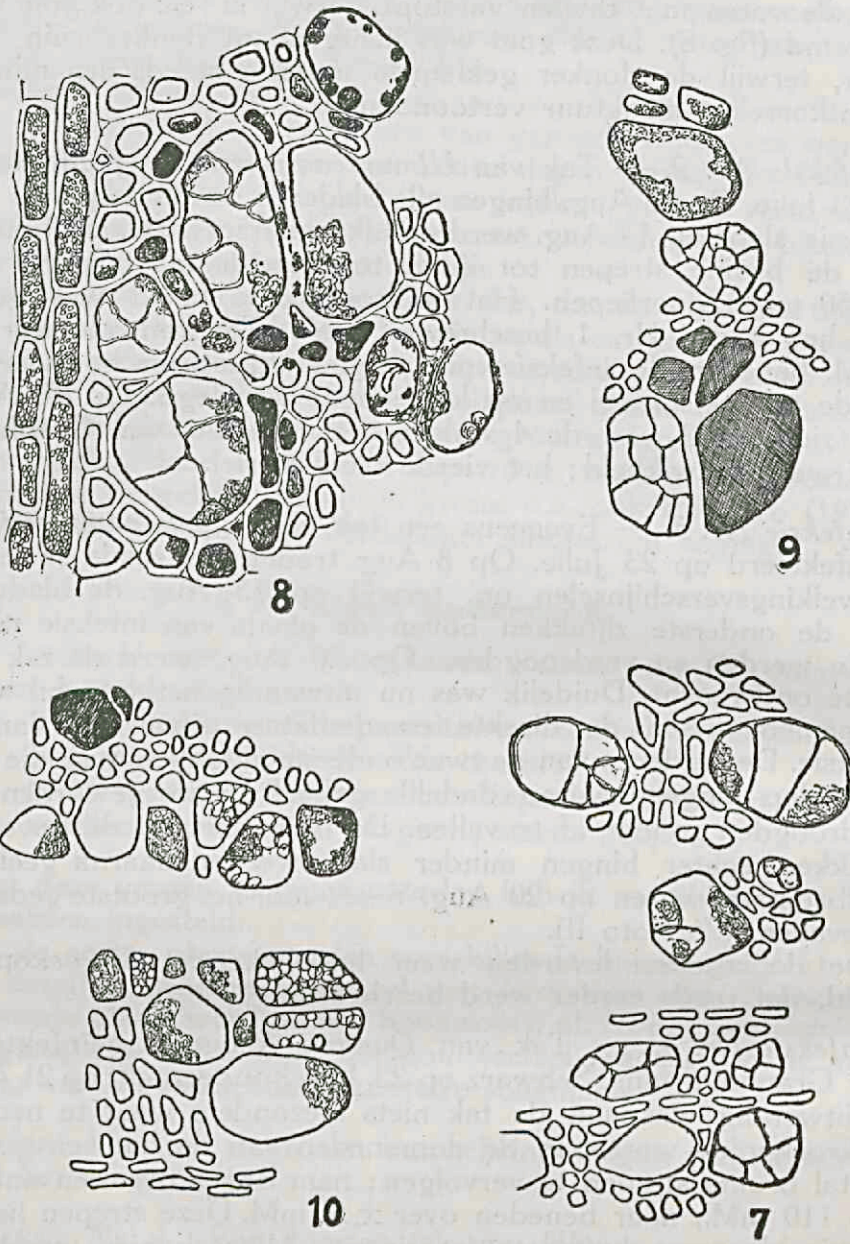


Fig. 7. — Hout van *Quercus*, aangetast door *Graphium ulmi* Schw.

- „ 8. — „ „ *Ulmus*, „ „ „ „ „
 „ 9. — „ „ *Robinia*, „ „ „ „ „
 „ 10. — „ „ *Tilia*, „ „ „ „ „

Alle: dw. ds. en vergr. 320 maal.

Infeksie Nr. 5. — Tak van *Quercus Robus L.*, geïnfecteerd op 23 Julie, onderzocht 17 Oktober.

Deze infeksie was niet veel verder doorgelopen dan bij de vorige proef. De meeste vaten waren met thyllen gevuld. De gom, die in vele vaten voorkwam, was echter lichtgeel van kleur, zodat in dit opzicht een duidelijk verschil was waar te nemen met het beeld, dat de *Ulmus-coupes* vertoonden. Op verschillende plaatsen was ook gom in kleine hoeveelheden in de thyllen gedrongen (fig. 7). Geen uitwendige ziekteverschijnselen.

Infeksie Nr. 6. — Tak van *Robinia Pseud-Acacia L.*, geïnfecteerd op 23 Julie met *Graphium ulmi* Schwarz; onderzocht op 13 Aug. Makroskopies waren slechts enkele bruine strepen te vervolgen. Deze waren zeer smal en lagen in de buitenste jaar-ring. Op dw. ds. bleek, dat hier ook slechts in enkele vaten thyllen en gom waren gevormd. Vooral de aangrenzende parenchymcellen en de wand der vaten waren hier bruin gekleurd. Naar boven was de infeksie over een afstand van 170 mM. doorgelopen. Uitwendig geen reaksie waar te nemen.

Infeksie Nr. 7. — Tak van *Robinia Pseud-Acacia L.*, eveneens geïnfecteerd op 23 Julie; onderzocht op 17 Oktober.

Makroskopies was de infeksie over ± 250 mM. naar boven te vervolgen. Een terugisolatie uit dit deel van de tak gaf na 10 dagen een positief resultaat. — Het mikroskopiese beeld vertoonde thyllen en gomvorming in de meeste vaten van de buitenste jaar-ring (fig. 9). Sommige vaten waren op dw. ds. geheel gevuld met een mooie, roodbruin gekleurde gommassa. Op lengteds. bleek duidelijk, dat deze gomvorming zich niet door het gehele vat voortzette, maar dat plaatselijk deze gomproppen voorkwamen en de vaten daar dan geheel afsloten.

Infeksies Nr. 8, 9 en 10. — Takken van *Tilia intermedia DC.* met *Graphium ulmi* Schwarz geïnfecteerd op 23 Julie; onderzocht op 17 Oktober. In al deze gevallen was *Graphium* slechts over een betrekkelijk geringe afstand door de tak gegroeid, n.l. naar boven 30—35 mM., naar beneden 25—30 mM. Duidelijke bruine strepen waren makroskopies niet te onderscheiden. Van de infeksiewond af was het weefsel donker- tot lichtbruin verkleurd. De vaten waren echter voor het merendeel met thyllen en gom gevuld, veelal in ongeveer gelijke verhouding. De thyllen zijn echter veel kleiner dan bij de voorgaande soorten, groter in aantal en rond van vorm. De gom is bruin tot donkerbruin van kleur (fig. 10).

Infeksie Nr. 11. — Tak van *Acer Pseudo-platanus* L., geïnfekteerd op 23 Julie, onderzocht op 10 Oktober. Infeksie naar boven over 30, naar beneden over 25 mM. doorgelopen.

Infeksie Nr. 12. — Tak van *Acer*, eveneens geïnfekteerd op 23 Julie; onderzocht op 11 Oktober. Naar boven over 50 mM., naar beneden over 20 mM. doorgelopen.

In beide gevallen was de schimmel dus niet ver door het weefsel heen gegroeid. Makroskopies waren in het hout dunne, zwarte strepen te vervolgen, terwijl ook het merg enigszins verkleurd was. Mikroskopies was echter noch in dw.ds. noch in de lg.ds. iets van thyllenvorming te zien. Wel bleken vrijwel alle vaten min of meer met gom gevuld te zijn, die meestal donkerbruin van kleur was.

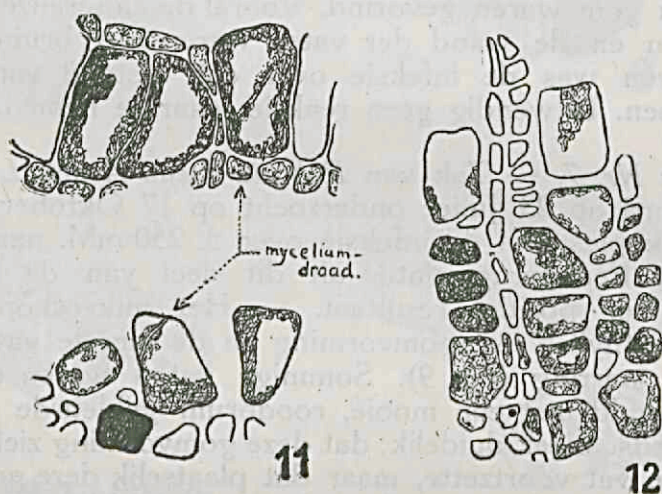


Fig. 11. — Hout van *Acer*, aangetast door *Graphium ulmi* Schwarz.
 „ 12. — „ „ *Aesculus*, „ „ „ „ „ „
 Beide: dw.ds. en vergr. 320 maal.

In sommige vaten kon ook mycelium worden waargenomen, hetgeen hier door het ontbreken van thyllen blijkbaar gemakkelijker gaat dan bij de aangetaste vaten van *Ulmus* en *Quercus* (fig. 11).

Tenslotte bleken de vaten van het houtweefsel tussen de zwarte strepen merendeels opgevuld met een lichtbruine gom-massa, zodat blijkbaar ook hier de schimmel nog zijn invloed deed gelden.

Infeksie Nr. 13. — Tak van *Aesculus Hippocastanum* L., geïnfekteerd met *Graphium ulmi* Schwarz op 23 Julie; onderzocht op 17 Oktober. Mikroskopies gaven de doorsneden ongeveer hetzelfde beeld als die van *Acer*. Ook hier geen vorming van

thyllen, maar alleen gom in de vaten (fig. 12). Evenals bij *Acer* waren ook hier zeer veel mergstraalcellen en vrijwel alle houtparenchymcellen met gom gevuld.

De infectie was hier naar boven slechts over 45 mM., naar beneden over 30 mM. doorgelopen.

De volgende tabel geeft de afstanden weer, waarover de schimmel in de bovenbeschreven proeven bij de verschillende bomen in de vaten naar boven was gegroeid.

Tabel XIV.

Boomsoort	<i>Ulmus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Robinia</i>	<i>Tilia</i>	<i>Acer</i>	<i>Aesculus</i>
Afstand in mM.						
1	650	110	170	30	30	45
2	600	120	250	30	50	
3	750			35		

In het kort zijn de resultaten van deze infectieproeven nu als volgt samen te vatten:

In de eerste plaats blijkt, dat als we de reaksies van de verschillende houtweefsels op de *Graphium*-infectie vergelijken met die op de injectie-proeven met chemiese stoffen (zoals die in het vorige hoofdstuk werden beschreven), dat de onderlinge verschillen tussen de reagerende houtweefsels vrijwel gelijk zijn, wat betreft het voorkomen, het aantal en de vorm der thyllen.

Toch is er een duidelijk verschil tussen de reaksies van het weefsel op chemiese- en parasitaire invloeden. Bij *Ulmus* waren na de injectie met een chemiese stof één of meer bruine strepen in het weefsel waar te nemen. Een dergelijke bruine streep blijkt mikroskopies uit een aantal houtvaten met tussenliggend weefsel te bestaan, waarvan de vaten zijn gevuld met thyllen en gom. De overgang van dit weefsel naar het normale is snel en duidelijk. De *Graphium*-infectie echter is aanleiding tot de vorming van meerdere (tot vele), met het blote oog waarneembare, dunne, bruine strepen, die ieder uit enkele, met thyllen en gom gevulde vaten blijken te bestaan. Op dw. ds. blijken ook echter de meeste vaten in het weefsel tussen de bruine strepen met thyllen gevuld te zijn, waarbij opvalt, dat hier weinig of geen gomvorming heeft plaats gehad; als het ware dus een hof van minder parasitaire invloed rondom het centrum.

Ook bij *Quercus* blijkt duidelijk, dat de toxiese werking, die van de schimmel uitgaat, verder doordringt dan die, welke van

ingespoten chemiese stoffen uitgaat. Hetzelfde blijkt ook bij *Tilia* en de houtweefsels, die geen thyllen maar alleen wondgom vormen (*Acer* en *Aesculus*). Vergeleken bij de injecties met chemiese stoffen, veroorzaakt de schimmel dus:

- 1°. een sterkere thyllen- en gomvorming in de vaten, waarin het mycelium groeit;
- 2°. een vrij sterke thyllenvorming in naburige vaten, waaruit blijkt, dat het speciaal door de schimmel afgescheiden stoffen moeten zijn, die de vorming van thyllen- en wondgom veroorzaken.

Zoals ook uit vorige proeven bleek, is het speciaal het iepenhout, dat het snelst en het sterkst op deze stoffen reageert en naar verhouding ook de meeste thyllen en gom produceert. Hierdoor wordt begrijpelijk waarom, hoewel *Graphium ulmi* Schw. zich in meerdere bomen kan ontwikkelen, het juist de iep is, die op deze schimmel met zulke akute ziekteverschijnselen reageert.

Naast de infeksieproeven met *Graphium ulmi* werden ook nog een aantal infeksies gemaakt met een typiese kernhoutzwam, die ook dikwels de iep aantast, n.l. met *Polyporus squamosus* Huds.

Allereerst werd echter het hout van enige oude iepen, die door deze schimmel waren aangetast, onderzocht. De coupes van dit hout werden gekleurd met katoenblauw, waardoor op verschillende plaatsen mycelium kon worden aangetoond. Onder invloed van de schimmel zijn de grote vaten haast alle gevuld met thyllen (fig. 13); uit de aard der zaak alleen de vaten van het kernhout. Vergelijken we dit mikroskopies beeld met dat van door *Graphium* aangetast hout, dan vallen hoofdzakelijk twee verschilpunten op: 1°. de gomafscheiding in de vaten is veel minder; slechts in betrekkelijk weinig vaten was gomvorming waar te nemen; 2°. de mergstraalcellen daarentegen zijn vrijwel zonder uitzondering bruin gekleurd, veroorzaakt door het vergommen van de celinhoud.

Hoewel dus ook hier vrijwel alle vaten met thyllen gevuld zijn, treedt geen verwelking op, omdat het splint niet wordt aangetast en dus de waterstroom niet wordt onderbroken.

Ter verdere controle werden op 12 Oktober 1928 nog een aantal 3- en 4-jarige iepenzaailingen geïnfecteerd met het mycelium van *Polyporus squamosus* Huds. Deze infeksies werden eerst gecontroleerd in de tweede helft van April 1929. Van de infeksiewond uit waren met het blote oog naar boven en beneden veel bruin gekleurde vaten te vervolgen: bij 3 van de 6 geïnfecteerde takken over een afstand van ± 40 mM. en bij twee over een afstand van ± 70 mM., terwijl bij één infeksie (de dunste tak) geen resultaat te zien was.

Bij mikroskopies onderzoek bleek, dat vrijwel alle aangetaste vaten met thyllen en gom gevuld waren. De meeste bruin gekleurde vaten waren echter in de naar binnen gelegen jaar-ringen waar te nemen. Een verschil met de hierboven beschreven *Polyporus*-infeksies ligt hierin, dat in de vaten een veel sterkere gomvorming was te konstateren. Veel gom was ook gevormd in de parenchymcellen om de vaatcomplexen heen. In cellen,

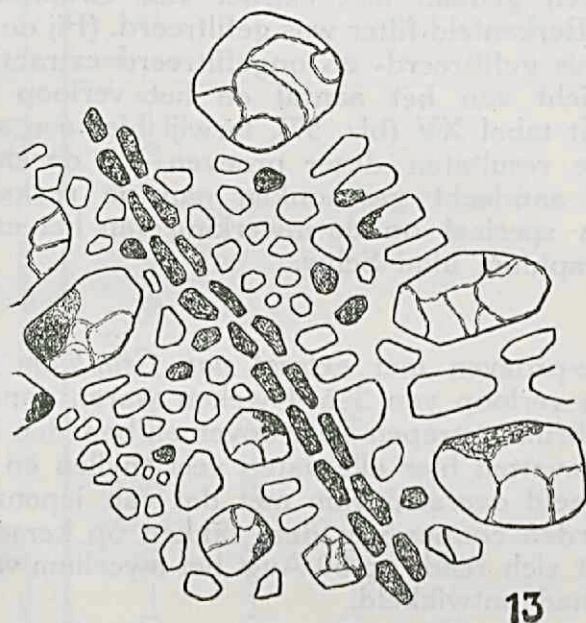


Fig. 13. Hout van *Ulmus*, aangetast door *Polyporus squamosus* Huds.
(dw. ds. en vergr.: 320 maal).

die evenwel met zetmeelkorrels gevuld waren, was nooit gomvorming waar te nemen. De mergstraalcellen bleken over het algemeen niet aangetast te zijn; sommige waren met zetmeelkorrels gevuld, een enkele slechts met enige gom. De gommassa's ten slotte waren licht- tot donkerbruin van kleur.

* * *

Om nu nog een indruk te krijgen van de fysiologische invloed, die de door de schimmel afgescheiden stoffen op het weefsel uitoefenen, werden er nog een aantal injectie-proeven genomen. Verschillende bomen werden n.l. geïnjecteerd zowel met het extract en filtraat van *Graphium ulmi* Schw. als van *Polyporus squamosus* Huds. — De schimmels werden hiervoor gekweekt op vloeibare voedingsbodems (hoofdz. kersen-extract); na voldoende groei werd het mycelium van de voedingsbodem

verwijderd en onverwarmd geëxtraheerd, waardoor het schimmel-extract werd verkregen. De overgebleven voedings-vloeistof bevatte nu dus nog alle afscheidingsprodukten van de schimmel en leverde na filtratie het schimmelfiltraat. Zowel het filtraat als het extract van *Graphium ulmi* werd verder nog door een Berkenfeld-filter gefiltreerd, teneinde deze vloeistoffen geheel vrij van sporen te maken. Ter vergelijking werden ook nog injectie-proeven gedaan met extract van *Graphium ulmi*, dat *niet* door de Berkenfeld-filter was gefiltreerd. (Bij de beschrijving aangegeven als gefiltreerd- en ongefiltreerd extract).

Een overzicht van het aantal en het verloop der injectie-proeven geeft tabel XV (blz. 57), terwijl hier een samenvatting volgt van de resultaten dezer proeven. Uit de aard der zaak werd vooral aandacht geschonken aan de reaksies van het iepenhout en speciaal op de inwerking van het extract en filtraat van *Graphium ulmi* Schw.

Ulmus.

1. Injectie-proeven met *extract van Graphium ulmi* (ongefiltreerd). Na verloop van 3 à 4 weken waren vanaf de plaats van injectie bruine strepen naar boven en beneden te vervolgen. Op dw.ds. bevatten hier alle vaten veel thyllen en gom, terwijl het gehele beeld overeenkwam met dat van iepenziekhout. Op 25 Aug. werden coupes van deze takken op kersenagar uitgelegd, waaruit zich reeds op 30 Aug. het mycelium van *Graphium ulmi* Schw. had ontwikkeld.

2. Injectie-proeven met *extract van Graphium ulmi* (gefiltreerd). (Aug.—Okt.).

Op al deze injecties reageerde het hout *alleen* door thyllenvorming in de vaten. In geen der preparaten van deze takken kon gomvorming in de vaten worden gekonstateerd; hoogstens was in enkele gevallen een lichte bruinkleuring van de vaatwand en de wanden der aangrenzende parenchymcellen waar te nemen.

Bij de eerste proeven was thyllenvorming waar te nemen over een afstand van ± 160 mM. naar de top van de tak toe, bij de laatste, als gevolg van de verminderde waterstroom in de bomen, nog slechts over ± 50 mM.

Ten slotte werden nog een aantal afgesneden takken¹⁾ in het *Graphium*-extract geplaatst. Na 3 dagen hingen de bladeren slap of waren ten dele verlept. Bij onderzoek bleken betrekkelijk weinig vaten door thyllen verstopt te zijn, terwijl ook in een paar vaten gomvorming had plaats gehad.

¹⁾ De takken werden onder water afgesneden en zo overgebracht in de kolven met extract-vloeistof.

Tabel XV.

bij:	Aantal injecties en reactie-afstand na injectie met:							Totaal.	
	Extr. v. Graphium (+ sporen).	Extr. v. Graphium (— sporen)	Extr. v. Polyporus squam.	Extr. v. Verticill. dahliae.	Filtr. v. Graphium (— sporen).	Kontroles.			
						H ₂ O.	Kers-extr. (pH = 2).		
Ulmus . . .	7 350—100	22 160—50	19 110—30	3 50—30	12 50—30	4 15—5	4 25	10 165—75	81
Quercus . .	2 90	3 75—50	10 60—50	3 40—30					18
Tilia. . . .		3 90—75	10 60—50	3 50—40					16
Robinia . .	4 110—85		5 95—50						9
Acer	4 65—40	4 30—20							8
	Totaal aantal injecties:							132	

Toelichting: De injectie-proeven hadden plaats van Julie—Nov. 1928. In iedere rubriek geeft het eerste cijfer het aantal injectie-proeven weer; het tweede getal geeft de max.- en min.-afstand in mM., waarover de vloeistof in de takken inwerkte.

3. Injektie-proeven met *extract van Polyporus squamosus*. Bij de takken, die in Augustus geïnjecteerd waren, waren in vele vaten thyllen gevormd; bij takken, die in Oktober waren behandeld, waren in de vaten betrekkelijk weinig kleine thyllen gevormd. In geen geval was echter iets van gomvorming waar te nemen. In vergelijking met de vorige proeven, kon worden waargenomen, dat (bij dezelfde datum van injectie) het extract van *Graphium* nog over een grotere (± 50 mM. meer) afstand zijn invloed deed gelden dan het *Polyporus*-extract, terwijl op dezelfde hoogte bij de „*Polyporus*-takken” minder vaten met thyllen gevuld waren dan bij de „*Graphium*-takken” (3:4). Afgesneden takken, die in kolven met het extract werden geplaatst, waren reeds na 1 dag verlept. Bij onderzoek kon echter in geen der vaten iets van thyllen- of gomvorming worden waargenomen.
4. Injektie-proeven met *extract van Verticillium dahliae* (gefiltreerd). Over betrekkelijk geringe afstand (30—50 mM.) was een lichte bruinkleuring van de celwanden waar te nemen. In de vaten waren betrekkelijk weinig thyllen gevormd; in geen geval gom.
5. Injektie-proeven met *filtraat van Graphium ulmi* (gefiltreerd). Bij onderzoek was in al deze gevallen echter weinig verschil te bemerken met de uitwerking der extract-injekties. Alleen kon in enige takken (vijf) in enkele vaten gomvorming worden waargenomen.
6. *Kontrole-injekties met water*. In de vaten om de injectiewond heen kon over een kleine afstand (5—15 mM.) thyllen- en gomvorming worden waargenomen (wondreaksie).
7. *Kontrole-injekties met de voedingsvloeistof (kersenextract)*. De vloeistof deed slechts over een afstand van ± 25 mM. zijn invloed gelden. In enkele vaten was gomafscheiding waar te nemen. Verder thyllenvorming in de vaten van alle jaarringen, het meest echter in die van de buitenste jaarring.
8. *Kontrole-injekties met oxaalzuur* (pH = 2). De afstand, waarover de vloeistof in de takken naar boven was opgezogen, varieerde tussen 75 en 165 mM. In de buitenste jaarring konden bruine strepen worden vervolgd. Hier waren in de vaten thyllen en gom gevormd, maar minder dan bij de extract-injekties. In enkele vaten van de binnenste jaarringen waren alleen thyllen gevormd. Afgesneden takken, die in kolven met oxaalzuur waren geplaatst, waren na ± 6 dagen verlept. Nergens kon echter in de vaten iets van thyllen- of gomvorming worden waargenomen.

Quercus.

Dezelfde proeven gaven bij takken van *Quercus* ongeveer gelijke resultaten als bij *Ulmus*, voorzover het een onderlinge vergelijking der proeven betreft. Over het algemeen waren bij *Quercus* echter minder vaten met thyllen gevuld dan bij *Ulmus* (5:6).

1. Injeksie-proeven met *ongefiltreerd extract* van *Graphium ulmi*, gaven een *Graphium*-infeksie, zoals reeds eerder werd beschreven. (Zie blz. 49).

2. Bij de injeksie-proeven met *gefiltreerd extract* van *Graphium ulmi* was echter *geen* gomvorming in de vaten waar te nemen; wel thyllen en vrnl. in de buitenste jaarringen.

3. Injeksie-proeven met *extract* van *Polyporus squamosus*. Ook hier *geen* gomvorming in de vaten, alleen thyllen. Over het algemeen waren deze injeksies minder ver doorgelopen, terwijl op dezelfde hoogte ook minder vaten waren verstopt dan bij de injeksies met *Graphium*-extract.

4. Injeksie-proeven met het *extract* van *Verticillium dahliae* gaven vrijwel hetzelfde resultaat als die met *Graphium*-extract.

Tilia.

De injeksie-proeven bij *Tilia* onderscheidten zich van de vorige, doordat hier ook steeds als reactie gomvorming optrad. In hoofdzaak werden vergeleken de resultaten van injeksies met *extract* van *Graphium ulmi* en die met *extract* van *Polyporus squamosus*. Hierbij bleek, dat de eerste over een grotere afstand inwerkten (± 30 mM.), terwijl als reactie ook meer thyllen en gom in de vaten waren gevormd. Overigens waren deze injeksies niet ver doorgelopen (50 à 60 mM.), daar de sapstroom niet krachtig meer was. (Half September waren de meeste bladeren al aan hét vergelen.) Injeksie-proeven met *Verticillium*-extract gaven ongeveer hetzelfde beeld als die met *Polyporus*-extract.

Robinia.

1. Injeksie-proeven met *ongefiltreerd extract* van *Graphium ulmi* gaven een duidelijke *Graphium*-infeksie zoals reeds eerder werd beschreven. (blz. 51).

2. Injeksie-proeven met het *extract* van *Polyporus squamosus* hadden vrnl. thyllenvorming in de vaten van de buitenste jaar-ring ten gevolge. Echter waren hier ook in verschillende vaten

gomproppen waar te nemen. Hierbij kan worden opgemerkt, dat in de vaten met gom geen thyllen waren gevormd, terwijl in de met thyllen gevulde vaten weinig of niets van gomvorming was te bemerken (zie fig. 14).



Fig. 14. *Robinia Pseud-Acacia* L. — Thyllenvorming als gevolg van de injectie met het extract van *Polyporus squamosus* Huds. (dw. ds. en vergr.: 320 maal).

Acer.

Bij takken van *Acer* werden alleen vergeleken injectie-proeven met ongefiltreerd en gefiltreerd extract van *Graphium ulmi*. De eerste gaven een duidelijke *Graphium*-infectie (zoals vroeger beschreven: blz. 52) met veel gomvorming in de vaten en in mergstraal- en parenchymcellen. De inwerking van deze infectie was over een afstand van resp. 55, 50, 38 en 65 mM. waarneembaar. Het extract alleen vertoonde dezelfde uitwerking op het houtweefsel, alleen over minder grote afstand, n.l. resp. over 30, 20, 25 en 30 mM.

Als men nu de resultaten van deze proeven samenvat, is het voornaamste, dat opvalt: het ontbreken van gomvorming in de vaten der takken die met het schimmel-extract waren geïnjecteerd.¹⁾ Hieruit kan dus wel gekonkludeerd worden, dat het extract van de gebruikte schimmels niet zo'n sterke invloed uitoefent als deze schimmels zelf. Hoewel dus het schimmel-extract de stoffen bevat, die bij injectie in de takken analoge verschijnselen teweegbrengen als de schimmelinfectie zelf, blijkt toch uit de reactie van het weefsel duidelijk, dat van de levende schimmel een veel sterkere invloed uitgaat dan van het extract.

¹⁾ n.l. bij die bomen, die vrnl. met thyllen reageren.

of filtraat. Een konklusie, waartoe ook de onderzoeken van Brooks and Moore (1926) leidden.

Dat het filtraat slechts geringe thyllenvorming veroorzaakte, komt waarschijnlijk wel door de geringe konsentratie van de gebruikte oplossing.

Uit de aard der zaak is uit het bovenstaande niets af te leiden over de aard der afgescheiden produkten. Ik wil er echter nog op wijzen, dat de inwerking van *Graphium ulmi* op het iepenhout zeker niet zo eenvoudig is, als wellicht blijken zou uit de onderzoeken, die door v. Linden en Zenneck (1927) hierover zijn gepubliceerd. Volgens haar wordt de fysiologische invloed van *Graphium ulmi* als volgt verklaard: De schimmel komt in de vaten van het iepenhout voor in een gistcellen-stadium. Dit veroorzaakt dan de vorming van *koolzuur* en *alkohol*, waarvan het laatste dan een dusdanige toxiese invloed op het weefsel uitoefent, dat de celwanden en vaatwanden verkleuren, thyllen en gom in de vaten worden gevormd en waardoor ten slotte het verwelkingsverschijnsel zou worden verklaard.

De opvatting wordt dan gesteund door de volgende proeven:

1^o. in 2 reageerbuisjes werd een oplossing van druivensuiker (in welke konsentr.?) in water gedaan en deze vloeistof geënt met *Graphium ulmi* (in gistvorm), waarna de buisjes werden gesloten met een kurk. — Na 24 uur kon in één der buisjes duidelijk de lucht van zich ontwikkelende alkohol worden waargenomen, terwijl van het andere buisje na enige tijd (hoelang?) de kurk met een knal afsprong en aldus een bewijs leverde voor het gevormde CO₂.

2^o. werden enige (slechts 4) afgesneden takken in verschillende vloeistoffen gezet, n.l. 1 in water, 1 in alkohol-3%, 1 in water met graphium-gist en 1 in water met graphium-gist en glucose. Alle takken bleven goed in de oplossing, behalve welke in alkohol stond; deze was na enige uren verwelkt, en leverde aldus het controle-bewijs.

Deze proeven heb ik ter kontrolering herhaald, waarbij de volgende resultaten werden bereikt:

1^o. Bij 6 reageerbuisen, die op de aangegeven wijze geënt waren, kon noch na 24 uur, noch na langere tijd de lucht van gevormde alkohol worden waargenomen (gekontroleerd door verschillende personen), terwijl ook geen der kurken met een knal van de buis afsprong. Uit een en ander meen ik wel te mogen afleiden, dat v. Linden en Zenneck bij haar proeven niet met *Graphium ulmi*, doch met een of andere gistsoort te maken hebben gehad.

2^o. Een aantal (onder water afgesneden) takken werden in

verschillende vloeistoffen gezet n.l.: 6 in alcohol-3%, 6 in leidingwater en 4 in leidingwater met glucose. De takken in alcohol verwelkten na 4 à 5 dagen, de overige eerst na 7—10 dagen.¹⁾ Bij onderzoek kon alleen thyllenvorming worden waargenomen bij de takken, die in alcohol hadden gestaan. Bovendien kwam bij alle takken gomvorming in enkele vaten voor, het meest nog bij de „alcohol-takken.” In geen geval kon echter bij deze laatste het typiese anatomiese beeld van de iepenziekte worden waargenomen (Zie ook blz. 48, 49). Ook deze proeven kunnen geen steun voor de opvatting van v. Linden en Zenneck zijn, terwijl ook de vroeger beschreven injectieproeven met alcohol niet in deze richting wijzen. De fysiologische invloed van een schimmel op het weefsel kan ook moeilijk op een dergelijke eenvoudige wijze verklaard worden.

¹⁾ Dit verschil in verwelkingstijd hangt waarschijnlijk hiermee samen, dat deze proeven pas in September werden ingesteld, terwijl die van v. L. en Z. in de zomer geschieden, als de takken vlugger op dergelijke invloeden reageren dan in het najaar.

HOOFDSTUK VI.

Enige opmerkingen over wondgom.

§ 1. Literatuur.

In het voorgaande heb ik er reeds meerdere malen op gewezen, dat thyllenvorming meestal gepaard gaat met een min of meer sterke gomvorming. Ook zijn er planten, waar nooit thyllen maar alleen gom in de vaten wordt gevormd.

Het feit, dat wondhout door gomvorming min of meer bruin wordt gekleurd, is reeds lang bekend en o. a. beschreven door Th. Hartig (1857), Sanio (1863), Prillieux (1875), de Bary (1877), R. Hartig (1878 en '82) en Böhm (1879). Meer uitvoerige onderzoekingen verschenen hierna van Gaudersdorfer (1882), Frank (1884), Temme (1885), Praël (1888) en Will (1889).

Tschirch (1889) was de eerste onderzoeker, die de verschillende wijzen van gomvorming onderzocht. Hij onderscheidt dan in de eerste plaats de vorming van *pathologische gom*, die ontstaat door vervloeiing van het weefsel. Latere onderzoekers spreken van *gomvloed* (Gummifluss) of van *gummosis*. Op deze wijze ontstaat de gom der Amygdalaceën, de Arabiese gom, de traganth, enz.¹⁾

Verder onderscheidt Tschirch de *fysiologische gom*, zoals die gevormd wordt in het kernhout en in het wondhout. In het *kernhout* zijn de vaten gevuld met gom, hars of thyllen; hetzelfde geldt ook voor het *wondhout* in tegenstelling met het even oude splint.

Door de gomvorming in de vaten ondergaat het hout ook bepaalde veranderingen. Vooreerst wordt het *specifiek gewicht*

¹⁾ Bij Coniferen spreekt men op analoge wijze van harsvloed of resinose. Zie: Tschirch (1904).

van het hout hoger, zoals duidelijk blijkt uit onderstaande tabel, die door Temme (1885) werd gepubliceerd.

Houtsoort	Specifiek gewicht van		
	Kernhout	Wondhout	Splint
Quercus pedunculata . . .	1,604	1,130	0,946
Gleditschia triacanthos . . .	1,574	0,657	0,202
Prunus avium	1,677	2,187	1,512
Pirus malus	1,648	1,523	1,162
Juglans regia	1,177	1,155	1,100

Verder is zowel het kernhout als het wondhout ondoordringbaar voor water en lucht, wat duidelijk bleek uit talrijke proeven, die Temme op dit gebied nam.

Deze gom werd het eerst door Th. Hartig beschreven als „Kernstoff” of „Xylochrom”; Temme, e. a. spreken echter van „Schutzgummi”, Frank, e. a. van „Wundgummi”, Will ten slotte van „Bassorin” of „Schutzbassorin”. De gom is wat vorm en kleur betreft zeer verschillend. Ze doet zich in de vaten voor als een samenhangende, homogene of korrelige massa of als aggregaten van kleine bolletjes. De kleur wisselt van lichtgeel tot donkerbruin.

De chemiese natuur van de wondgom blijkt uit de volgende reaksies: de gom is *onoplosbaar* in koud en heet water, in alcohol, aether, KOH, H₂SO₄, in koud HNO₃ en koud Koningswater; *oplosbaar* in warm HNO₃ en in HCl + chloorzure kali (na $\pm \frac{1}{2}$ uur); uit fuchsine neemt ze de kleurstof op, terwijl ze door phloroglucine + HCl intensief rood gekleurd wordt.¹⁾

Over het *ontstaan* van de „Wund-” of „Schutzgummi” zijn de meningen der verschillende onderzoekers zeer verdeeld. In hoofdzaak zijn echter twee opvattingen te onderscheiden. Volgens de eerste, die o. a. verdedigd wordt door R. Hartig (1878 en 1882), Gaunersdorfer (1882), Tuzson (1905) en Münch (1910), is de gom niets anders dan een *degeneratieprodukt* („Zersetzungserscheinung”) van de inhoud der houtparenchym- en mergstraalcellen, *nadat* deze door een of andere oorzaak zijn afgestorven.

¹⁾ Ter vergelijking laat ik hier ook de reaksies van de pathologische kersengom volgen: deze gom zwelt in water, is gedeeltelijk oplosbaar in water en verder oplosbaar in NaOH en in met H₂SO₄ aangezuurd water (bij 40–50° C.).

Hiertegenover staat de mening van Frank (1880, '84 en '95), die o.a. gesteund wordt door Temme ('85), Praël ('88), Tschirch ('89), Will ('99) en Herse ('08), n.l. dat de gom ontstaat als een *reaksie van de levende celinhoud* op verschillende schadelijke invloeden; het is dus een vitaal proces. De wijze, waarop die reaksie echter tot uiting komt, wordt door deze onderzoekers weer verschillend verklaard.

Volgens Fank, Praël en Herse ontstaat de gom door de werking van het protoplasma uit stoffen van de celinhoud; volgens Temme zijn het in hoofdzaak de zetmeelkorrels, die tot gom omgezet worden.

Will ten slotte is van mening, dat een zeer dun protoplasma-laagje, dat tegen de binnenste celmembraam aanligt, gemodificeerd wordt. Door dit laagje, dat Will de „bassorinogene“-laag noemt, wordt uit stoffen van het celvocht het sekreet gevormd, dat Will de naam van „Bassorin“ heeft gegeven.

Alle auteurs zijn het er over eens, dat de omzetting geleidelik plaats heeft; de laatste veranderingen hebben ten slotte in de vaten plaats. De gom komt volgens sommige onderzoekers (Temme, e.a.) in de vaten door diffusie door de celwanden; volgens andere onderzoekers (Herse, e.a.) in hoofdzaak door de stippels in de cel- en vaatwanden.

Tijdens het proces van de gomvorming verandert natuurlijk ook de funktie van de parenchym- en mergstraalcellen, altans wanneer men de gomvorming als een vitaal proces beschouwt. Als een cel gom vormt, is het met haar taak in het voedingsproces e.d. gedaan en is haar enige funktie het vormen van gom. Is dit eenmaal gebeurd, dan zijn deze cellen in de plant ten slotte dode, hoewel fysiologies zeer belangrijke bestanddelen.

De wondgom heeft ten slotte in de plant een belangrijke funktie, in zover het gezonde houtweefsel er door beschermd wordt tegen het indringen van lucht en water. Hierover zijn alle auteurs het wel eens. Münch e.a. voegen hier nog bij de funktie van „Pilzschutz“, omdat wondgom en kernstof de zuurstoftoevoer voor de schimmeldraden bemoeilijken en infectie verhinderen.

§ 2. Eigen waarnemingen.

De aanleiding om nog iets nader op de vorming en de aard van de wondgom in te gaan, was een artikel van Brussoff (1924/'25), waarin de mening wordt uitgesproken, dat de gom, die bij het iepenzieke hout in de vaten wordt gevormd, *niet* als wondgom aangemerkt kan worden. Brussoff steunt deze uitspraak op de volgende feiten: Echte wondgom lost slechts op in warme HNO_3 . De gom uit de vaten van ziek iepenhout ver-

dween bij behandeling met alkohol, aether, aceton, chloroform en chloral-hydraat, d.w.z. de lichtbruin gekleurde gom; de donkerbruine massa slechts gedeeltelijk. Bovendien waren gekleurde glycerine-preparaten na verloop van 14 dagen bijna geheel ontkleurd.

Hiertegen valt in de eerste plaats op te merken, dat verschillende kleurstoffen gemakkelijk door alkohol of glycerine uitgetrokken worden. Het verdwijnen van de kleurstof uit het preparaat hoeft daarom geen bewijs te zijn voor de oplosbaarheid van de gom zelf. Bovendien wordt de opvatting van Brussoff weerlegd door de volgende proef:

Coupes van takken van iepenzieke bomen, die het ziektebeeld duidelijk vertoonden, werden gekleurd met phloroglucine + HCl, waardoor de gom intensief rood gekleurd werd. Deze coupes werden nu gedurende 24 uur in alkohol (96%) bewaard, waardoor de kleur geheel wegtrok en de preparaten enigszins ophelderden. Hierna werden nu de coupes weer gekleurd met phloroglucine + HCl, waarna bleek, dat overal waar de gom zich eerst gekleurd had, ook nu de rode kleur weer te voorschijn kwam. M.a.w. er was niets van de gom in oplossing gegaan. Met aether en aceton werd dezelfde proef herhaald, waarbij telkens hetzelfde resultaat bereikt werd.

Bij de beschrijving van het voorkomen van gom in de vaten van zieke iepen maakt Brussoff bovendien een onderscheid tussen een lichtbruine, korrelige massa, die speciaal in de vaten voorkomt en een roodgele tot donkerbruine substantie, die in de omgevende parenchymcellen wordt gevormd en van daaruit door de stippels in de vaten geraakt. De donkerbruine substantie kan wel een druppelachtige structuur vertonen, maar ze is nooit korrelig. Wat betreft die „korrelige” massa schrijft Brussoff dan woordelijk:

„Wenn man die Schnitte mit körniger, dunkelbrauner Substanz auf dem Objektträger mittels zwei Nadeln zerquetscht, die groberen Teile entfernt und den Rest über der Flamme fixiert, so erscheinen nach der Färbung des Präparats mit Fuchsin, Methylenblau, Säureviolet, u.a. unter dem Mikroskop schön gefärbte Kokken und Diplokokken”.

Derhalve: hoewel volgens alle auteurs de wondgom-massa's nooit homogeen zijn, maar de meest verschillende vorm kunnen hebben, moet volgens Brussoff de „korrelige” massa afzonderlijk bekeken worden, omdat deze de Kokken en Diplokokken (volgens hem de „veroorzakers” van de iepenziekte) blijkt te bevatten.

Nu is uit de onderzoeken van Wollenweber en Stapp (1927, 1928) reeds duidelijk gebleken, welke waarde men aan de *Micrococcus* van Brussoff moet hechten. In dit verband krijgt

men dan ook sterk de indruk, dat de scheiding van de wondgom in een korrelige lichtbruine substantie en een meer egale roodgele tot donkerbruine massa in sterke mate is geforceerd.

Dit blijkt ook uit de volgende proeven, die ik naar aanleiding hiervan heb genomen.

Onderzocht werd het hout van een iep, die zeer sterk door *Graphium ulmi* was aangetast. Alle grote vaten waren vrijwel gevuld met thyllen en gom. In enkele vaten was ook de „korrelige” gom aanwezig.

Op deze gom konden alle „wondgom-reaksies” zonder uitzondering worden toegepast. Bij coupes, die in aether gelegd werden, was de kleur van de gom na 24 uur wel iets lichter geworden, maar van oplossen was geen sprake. Hetzelfde geldt ten opzichte van alkohol (96%). Bij al deze reaksies gedroeg de korrelige massa zich evenals de andere gommassa's.

Nu werden hiernaast coupes vergeleken van iepenhout, dat aangetast was door *Polyporus squamosus*. In vele mergstraalcellen en in sommige vaten bleek het lumen gevuld te zijn met kleine, min of meer doorschijnende, lichtbruine bolletjes. Deze bolletjes bleken geheel overeen te komen met de meer genoemde „korrelige substantie”. Op deze korrelige massa werden nu enige reaksies uitgevoerd.

Jood-joodkali gaf geen reaksie, zodat zetmeel uitgesloten was. In alkohol, aether, aceton en KOH loste deze korrelige massa niet op. Daarentegen was een groot deel van de bolletjes verdwenen in preparaten, die 3 à 4 uur in chloorzurekali + HCl hadden gelegen. Door phloroglucine + HCl ten slotte werd de massa rood-bruin gekleurd. Uit deze resultaten mag dus afgeleid worden, dat de korrelige massa wel degelijk een wondgom-massa is.

Uit alles blijkt dus wel, dat ook Brussoff's mening over de gomvorming niet als juist beschouwd kan worden, en dat alle gom, die in de vaten van iepenziek hout voorkomt, door het weefsel gevormde wondgom is.

Wat nu nog de vorming van wondgom in de vaten betreft, wil ik er op wijzen, dat ik in tal van preparaten duidelijk kon waarnemen, dat de gom in de parenchym- en mergstraalcellen wordt gevormd en door de stippels in de vaten komt (fig. 15). Zeer duidelijk was dit o.a. in de houtpreparaten van *Ulmus*, *Quercus* en *Acer*. De gom wordt dus op dezelfde wijze in de vaten gevormd als de thyllen. Gom en thyllen treden bovendien in vele gevallen gelijktijdig op als gevolg van dezelfde oorzaken. Een en ander pleit er m.i. dan ook heel sterk voor om de gomvorming, evenals de thyllenvorming, als een vitaal proces te beschouwen.

Dan wil ik er nog even op wijzen, dat in zeer veel prepa-

raten van ziek iepenhout geen gomvorming in de mergstraalcellen was waar te nemen. In de meeste gevallen waren deze cellen geheel of gedeeltelijk gevuld met zetmeelkorrels. Bovendien waren in sommige gevallen ook groepen parenchymcellen met zetmeelkorrels waar te nemen. Hieruit mag wel afgeleid worden, dat het ontstaan van wondgom in geen verband staat met het voorkomen van zetmeelkorrels en dat de mening van Temme (1885) hierover dus waarschijnlijk foutief is, zoals ook door Will (1899) reeds besproken werd.

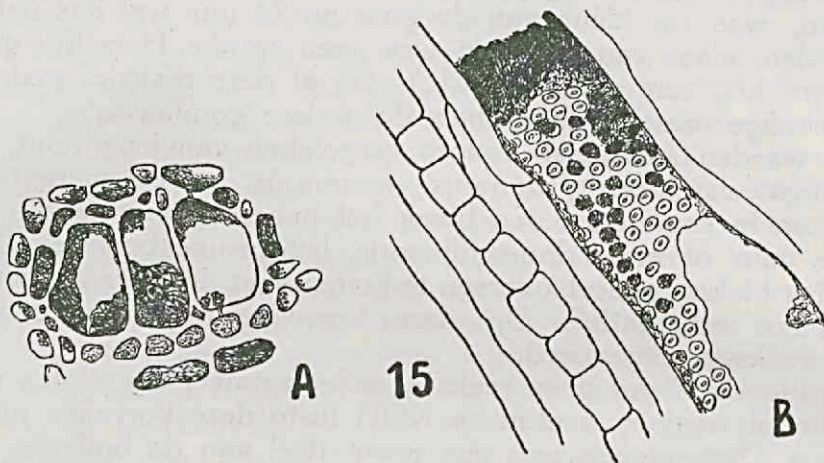


Fig. 15. — Gomvorming in het hout van *Acer*, dat aangetast was door *Graphium ulmi* Schw. A: dw. ds.; B: lg. ds. (Vergr. 320 maal).

Ten slotte wil ik nog even een kleurmethode vermelden, waarmee ook in dauer-preparaten een goed resultaat werd verkregen.

Coupes van ziek iepenhout worden gekleurd met *carbolfuchsine*. Na kleuring wordt gedifferentieerd in ijsazijn (1%). Het gehele weefsel is nu nog egaal rood. De coupes worden nu even in alcohol-96% gebracht en vervolgens in alcohol-glycerine (1 dl. alk. 96%, 1 dl. glycerine, 1 dl. water).

Deze vloeistof laat men bijna geheel indampen, waarna ten slotte dauer-preparaten gemaakt kunnen worden in glycerine-gelatine.

Onder de laatste behandelingen loopt de kleur wel nog iets terug, doch de gom is nu intensief gekleurd, terwijl de meeste celwanden lichtroze zijn. De kleur van de gom varieert tussen bruin-geel, bruin-rood en oranje-rood.

Samenvatting der resultaten.

Het voorgaande onderzoek leidt tot een aantal konklusies en resultaten, die ik als volgt wil samenvatten:

1. Als thyllen worden beschouwd *die* vormingen, die ontstaan *in de houtvaten* door uitgroeiing van de aangrenzende parenchymcellen, dóór de stippels heen.
2. Het binnendringen van lucht in de vaten is niet van invloed op de vorming der thyllen, noch door het spanningsverschil dat ontstaat, noch door het zuurstof-gehalte.
3. Het ophouden van de waterstroom is geen oorzaak voor thyllenvorming. Thyllen kunnen ook worden gevormd in vaten, waarin de waterstroom *niet* is onderbroken. Wel kan gekonstateerd worden, dat de waterstroom min of meer remmend optreedt; echter niet absoluut, zoals Lohse aanneemt.
4. Het inbrengen van chemiese stoffen in het houtweefsel veroorzaakt wondreaksies. Sommige bomen (*Ulmus*, *Quercus*, *Robinia*, *Tilia*) vormen thyllen en gom in de vaten, andere (*Acer*, *Aesculus*) produceren alléén gom.
5. Van de stoffen, waarmee ingespoten werd, bleken zuren de meest intensieve werking op het weefsel uit te oefenen. Hoe kleiner de pH-waarde, des te sterker de invloed.
6. Van de onderzochte boomsoorten bleek *Ulmus* het snelst en het sterkst (meeste gom en thyllen) op schadelike invloeden te reageren, waardoor het begrijpelijk wordt, waarom deze boom met zulke akute ziekteverschijnselen op de infectie met *Graphium ulmi* Schw. reageert.

7. Er is een duidelijk verschil tussen de reaksie van het houtweefsel op chemiese- en op parasitaire invloeden. Vergelijken bij de injecties met chemiese stoffen veroorzaakt een parasitaire schimmel:
 - a. een sterkere thyllen- en gomvorming in de vaten;
 - b. een vrij sterke thyllenvorming in naburige vaten en bovendien in breder kring en over groter afstand.
8. Als met het extract of het filtraat van een schimmel wordt ingespoten, is de uitwerking hiervan niet zo sterk als van de schimmel zelf.
9. De verklaring, die v. Linden en Zenneck geven voor de fysiologische invloed, die van *Graphium ulmi* op het weefsel uitgaat, is veel te eenvoudig en werd door uitgebreider kontrôle-proeven in geen enkel opzicht bevestigd.
10. Gom en thyllen ontstaan in vele gevallen gelijktijdig als gevolg van dezelfde oorzaken. De gom ontstaat ook op dezelfde wijze in de vaten als de thyllen, n.l. vanuit de parenchymcellen door de stippels. De gomvorming moet dus waarschijnlijk evenals de thyllenvorming als een vitaal proces worden beschouwd.
11. De mening, die Brussoff over de aard van de gom in iepenziek hout heeft verkondigd, is na de beschreven kontrôle-reakties onmogelijk als juist te beschouwen. Ook de lichtbruine, korrelige massa in de vaten is een vorm van *wondgom*, waarmee de iep op de infectie van *Graphium ulmi* Schwarz reageert.

Thyllen- und Wundgummibildung bei Holzgewächsen und ihre Beziehung zur Ulmenkrankheit.

(Zusammenfassung.)

1. Als Thyllen werden diejenigen Bildungen in den Holzgefässen bezeichnet, die dadurch entstehen, dass die anliegenden Parenchymzellen durch die Tüpfel in die Gefässe hineinwachsen.
2. Der durch Eindringen von Luft in den Gefässen hervorgerufene Spannungsunterschied hat ebensowenig Einfluss auf die Thyllenbildung wie die damit verbundene Sauerstoffzuführung.
3. Die Unterbrechung der Wasserzuführung verursacht keine Thyllenbildung; Thyllen werden auch in solchen Gefässen gebildet, wo die Wasserzuführung *nicht* unterbrochen ist. Allerdings wurde beobachtet, dass eine kontinuierliche Wasserzufuhr mehr oder weniger hemmend auf die Thyllenbildung wirkt, jedoch nicht in dem Ausmass wie es von Lohse behauptet wird.
4. Das Einspritzen von Stoffen verschiedener chemischer Zusammensetzung in das Holzgewebe verursacht eine Wundreaktion. Es gibt Bäume (Ulmus, Quercus, Robinia, Tilia u. a.), die in den Gefässen *Thyllen und Wundgummi*, und andere (z. B. Acer und Aesculus), die *nur Wundgummi* bilden.
5. Von den geprüften Stoffen übten die Säuren die intensivste Wirkung auf das Gewebe aus; und zwar war der Einfluss um so grösser je kleiner die pH-Zahl der Säure war.

6. Von den untersuchten Baumarten wies die *Ulme* die schnellste und stärkste Reaktion gegenüber allen schädigenden Einflüssen auf.
7. Es sind deutliche Unterschiede in dem Grad der Reaktion des Holzgewebes auf Einwirkungen chemischer oder parasitärer Art vorhanden. Die Infektion mit einem pilzlichen Parasiten ergibt:
 - a. eine intensivere Thyllen- und Wundgummibildung in den befallenen Gefässen selbst;
 - b. eine stärkere Thyllenbildung in den benachbarten Gefässen und eine grössere Ausdehnung derselben in der Längsrichtung der Gefässe.
8. Pilzextrakt und Pilzfiltrat (die Stoffwechselprodukte aus flüssigen Nährmedien) haben eine weniger intensive Wirkung als der Pilz selbst.
9. Die durch v. Linden und Zenneck gegebene Erklärung über den physiologischen Einfluss von *Graphium ulmi* Schw. auf das Holzgewebe ist nicht zutreffend und konnte durch vielfache Wiederholungen ihrer Versuche in keiner Hinsicht bestätigt werden.
10. Wundgummi und Thyllen entstehen oft gleichzeitig bei gleichen Ursachen. Das Wundgummi in den Gefässen entsteht in ähnlicher Weise wie die Thyllen; es wird nämlich in den Parenchymzellen gebildet und dringt später durch die Tüpfel in die Gefässe ein. Sowohl die Thyllenbildung als auch die Wundgummibildung können als ein vitaler Prozess angesehen werden.
11. Die Ansichten Brussoff's über das Wesen der Gummibildung in krankem Ulmenholz sind nach den obengenannten Versuchen nicht mehr aufrecht zu halten. Auch die hellbraunen, körnigen Massen in den Gefässen sind eine Art *Wundgummi*, das als Reaktionsprodukt der Wirtspflanze bei Infektion durch *Graphium ulmi* Schwarz entsteht.

Lijst van geraadpleegde literatuur.

- Alten, H. v. — „Beitr. zur vergl. Anat. der Wurzeln, nebst Bemerkungen über Wurzelthyllen." Dissert. Göttingen. 1908.
- . „Kritische Bemerk. und neue Ansichten üb. d. Thyllen." Botan. Zeitung. 1909. Bd. 67, Abt. I; S. 1.
- . „Zur Thyllenfrage; Callusartige Wucherungen in verletzt. Blattst. von Nuphar." Botan. Zeitung. 1910. Bd. 68, Abt. II; S. 88.
- Bary, A. de — Handb. der physiol. Botanik. Bd. III: Vergleich. Anatom. d. Vegetationsorg. d. Phanerog. und Farne. — 1877.
- Bavendamm, W. — „Neue Unters. über die Lebensbedingungen holzzerst. Pilze. Ein Beitrag zur Immunitätsfrage." Ber. Deutsche Botan. Ges. 1927. Bd. XLV, H. 6.
- . „Neue Unters. üb. d. Lebensbed. holzzerst. Pilze." Centralbl. f. Bakt. 1928. Abt. II: Bd. 75 u. 76.
- Böhm, J. — „Über Funktion u. Genesis der Zellen i. d. Gefäßen des Holz." Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1867. Bd. LV.
- . „Über die Funktion der vegetat. Gefäße." Bot. Zeitung. 1879. Bd. 37.
- Brooks, F. T. — „Silver-leaf" Disease. II. Journ. Agricult. Sc. 1913. Vol. 5, Pt. 3.
- . and Moore, W. C. — „Silver-leaf" Disease V. Journ. Pom. a. Horticult. Sc. 1926. Vol. 5, Pt. 2.
- Brussoff, A. — „Die holländische Ulmenkrankheit: eine Bakteriosis." Centralbl. f. Bakt. 1925. Abt. II: Bd. 63; S. 256.
- Buisman, C. J. — „De oorzaak van de lepenziekte." Tijdschr. Ned. Heide-Mij. 1928. Afl. 10.
- . en Westerdijk, J. — „Onderzoek naar den oorzaak van de lepenziekte." Uitgave v. d. Nederl. Heide-Mij. 1929.

- Büsgen, M. — „Bau und Leben unserer Waldbäume.“ 1897. Jena; Verlag-Fischer. (S. 168).
- Chrysler, M. A. — „Tyloses in tracheids of Conifers.“ *The New Phytologist*. 1908. Vol. VII.
- Conwentz, H. — „Über Thyllen und thyllen-ähnl. Bild., vornehm. im Holz d. Bernsteinbäume.“ *Ber. Deutsche Botan. Ges.* 1889. Bd. VII.
- Daniel, L. — „Sur la formation des thylls chez les plantes greffées.“ *Comptes rendus, Acad. des Sciences*. 1928. T. 187; No. 1; p. 58.
- Dörries, W. — „Beitr. zur spez. Anat. der Lianen, mit bes. Berücks. der Thyllenfrage.“ *Dissert. Göttingen*. 1910
- Féhér. — „Anatomie der vegetativen Organe der Robinie.“ *Botan. Zentralbl.* 1923. II; (Referat, S. 132.)
- Frank, B. — „Über die Gummibild. im Holz u. der. physiol. Bedeut.“ *Ber. Deutsche Bot. Ges.* 1884. Bd. II; S. 321.
- . „Die Krankheiten der Pflanzen.“ *Breslau*, 1895. 2. Aufl., Teil I.
- Gaunersdorfer. — „Beitr. zur Kenntn. d. Eigensch. u. Entsteh. des Kernholzes.“ *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien*. 1882. Bd. LXXXV.
- Gertz, O. — „Unters. über sept. Thyllen nebst ander. Beitr. zu ein. Monographie d. Thyllenfrage.“ *Lunds Univ. Årsskrift*. 1916. N. F.-Bd. XII.
- . „Callushypertrophien etc.“ *Bot. Notis*. 1918. H. 3. — S. 121—139. (Refer.: *Zentralbl. f. Biochemie*, 1920. Bd. XXI; S. 64.)
- . „Über einen neuen Typus stomatärer Thyllbild., usw.“ *Ber. Deutsche Bot. Ges.* 1919, Bd. XXXVII; S. 237.
- . „Über einen neuen Typus stomatärer Thyllbild.“ *Lunds Univ. Årsskrift*. 1919. (N. F.)
- Gerry, E. — „Tyloses, their occur. and pract. signif. in some Americ. woods.“ *Journ. Agricult. Res.* 1914, Vol. I; p. 445—470.
- Haberlandt, G. — „Über d. Beziehung zw. Funktion u. Lage des Zellkerns bei den Pflanzen.“ *Jena*, 1887. (S. 71—75.)

- Hartig, R. — „Die Zersetz. erschein. des Holzes der Nadelb. u. der Eiche.“ Berlin, 1878. Verlag: J. Springer.
- . „Über d. Vertheil. d. organ. Substanz des Wassers u. Luftraumes i. d. Bäumen.“ Berlin, 1882. Verlag: J. Springer.
- . „Lehrbuch der Baumkrankheiten.“ Berlin, 1882. Verlag: J. Springer.
- Hartig, Th. — „Über die Vegetationsperioden der Waldbäume u. der. Produkte.“ Allgem. Forst- u. Jagdzeitung. 1857, S. 283.
- Hering, M. — „Die Oekologie der blattminierenden Insektenlarven.“ Zoolog. Baust. 1926. Bd. 1, H. 2.
- Herse, F. — „Beitr. zur Kenntn. der histol. Erschein. bei der Veredl. der Obstbäume.“ Landwirtsch. Jahrb. 1908. Bd. XXXVII, — Erg.bd. IV, S. 71.
- Höhnel, F. v. — „Über d. negat. Druck d. Gefäßluft.“ Dissert. Wien. 1876.
- Hursh, C. R. — „The reaction of plant-stems to fungous products“ Phytopathology. 1928. Vol. 18; p. 603.
- Krieg, Aug. — „Beitr. zur Kenntn. d. Kallus- u. Wundholzbild. geringelt. Zweige.“ Dissert. Würzburg. 1908.
- Küster, E. — „Patholog. Pflanzen-Anatomie.“ 1925. 3. Edit.
- Leblois, A. — „Product. de thyll. inter. des canaux secrét.“ Bull. Soc. bot. de France. 1887. T. 34.
- Linden, Gräf. v. und Zenneck, L. — „Untersuch. über das Ulmensterben i. d. Beständen d. städt. Gartenverw. d. Stadt Bonn u. a. Orte.“ Centralbl. f. Bakt. 1927. Abt. II: Bd. 69; S. 340.
- Lohse, R. — „Entwurf ein. Kritik d. Thyllenfrage mit Ergebn. eigener Versuche.“ Botan. Archiv. 1924. Bd. V, H. 5—6; S. 345.
- Malpighi, M. — „Anatomia plantarum.“ 1675. Bearb. v. M. Moebius, in Ostw. Klassiker d. exact. Naturwiss. 1811. Vol. CXX.
- Mellink. — „Zur Thyllenfrage.“ Botan. Zeitung. 1886. Bd. XLIV; S. 745—753.
- Molisch, H. — „Zur Kenntniss der Thyllen.“ Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. 1888. Bd. XCVII, 1. Abth., S. 264.
- . „Über Thyllen u. Wundheilung i.d. Pflanzen.“ Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien; 1888. Bd. XXXVIII, Sitz. ber. S. 81.

- Molz, E. — „Über ein plötsl. Absterben zweier Stöcke von Vitis.“ Zeitschr. f. Pfl.krankh. 1909. Bd. XIX, S. 68—74.
- Münch, E. — „Untersuch. über Immunität und Krankh.empfänglichk. der Holzpflanzen.“ Naturw. Zeitschr. f. F.- u. Landw. 1909. Bd. 7; S. 54, 87, 129.
- . „Versuche über Baumkrankheiten.“ Naturw. Zeitschr. f. F.- u. Landw. 1910. Bd. 8; S. 389 u. 425.
- . „Über krankhafte Kernbildung.“ Naturw. Zeitschr. f. F.- u. Landw. 1910. Bd. 8; S. 533 u. 553.
- Pfeiffer, J. Ph. — „De waarde v. wetensch. onderz. voor de vaststelling v. techn. eigensch. v. hout.“ Dissert. Delft. 1917.
- . „De houtsoorten van Suriname.“ Med. Kon. Ver „Kol. Inst.“ A'dam. 1927. No. XXII; Afd. Handelsmus. No 6; Deel II, blz. 90—92.
- Picado, C. — „Sur l'action à distance des champignons phytopathogènes.“ Congr. Path. vég. Strasbourg. 1923. p. 28—34.
- Praël, E. — „Vergl. Unters. über Schutz- u. Kernholz der Laubbäume.“ Ber. Deutsche Bot. Ges. 1887. Bd. 5.
- . „Vergl. Unters. über Schutz- u. Kernholz der Laubbäume.“ Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1888. Bd. XIX; S. 1.
- Prillieux. — „Études sur la formation de la gomme dans les arbres fruitiers.“ Ann. des Sc. nat. 1875. Sér. 6; Botan. T. I; p. 176.
- Raatz, W. — „Über Thyllenbild. i. d. Tracheiden der Koniferenhölzer.“ Ber. Deutsche Bot. Ges. 1892. Bd. 10.
- Reess, M. — „Zur Kritik d. Boehmschen Ansicht über die Entstehungsgesch. u. Funktion d. Thyllen.“ Botan. Zeitung. 1868. Bd. XXVI.
- Reichenbach, H. v. — „Unters. über die zellenart. Ausfüll. der Gefässe.“ Botan. Zeitung. 1845. Bd. III.
- Sanio, C. — „Vergl. Unters. über die Elementarorgane des Holzkörpers.“ Botan. Zeitung. 1863. Bd. XXI; S. 85, 126, 401.
- Schleiden, M. J. — „Grundz. der wissensch. Botanik.“ 1842. Bd. I; S. 219.
- Solereder, H. — „Pflanzenanatomic.“ 1908. Bd. I; S. 860. (Ergänz.) Bd. II; S. 380.
- Stapp, C. — „Über die Ursache des Ulmensterbens.“ Mitt. deutsch. Dendrol. Ges. 1928. No. 40; S. 139—146.

- Stoll, R. — „Über die Bild. d. Kallus bei Stecklingen." Botan. Zeitung. 1874. Bd. XXXII.
- Temme, F. — „Über Schutz- u. Kernholz, u.s.w." Landw. Jahrb. 1885. Bd. XIV; S. 465.
- Tischler, G. — „Über die Entw. der Samenanl. in parthenok. Angiosp.-Früchten." Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. 1913. Bd. 52; S. 35.
- Tschirch, A. — „Angewandte Pflanzenanatomie." 1889.
- —. „Über den sogen. Harzfluss" Flora. 1904. Bd. XCIII.
- Tuzson. — „Anatom. u. mycolog. Unters. über die Zersetzung u. Konserv. des Rotbuchenholzes." Berlin. 1905.
- Ungenannte. — Zie: H. v. Reichenbach.
- Unger, F. — „Beitr. z. Anat. u. Physiol. XIII. — Über d. Ausfüll. alternd. u. verletzt. Spiralgefäße." Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien. 1867. Bd. LVI; Abt. I; S. 751.
- Weber, Fr. — „Zur Physiol. thylloider Verstopf. von Spaltöffnungen." Ber. Deutsche Bot. Ges. 1920. Bd. XXXVIII; S. 309.
- Weiss, F. E. — „On the tyloses of Rachiopteris." The New Phytologist. 1906. Vol. 5.
- Wieler, A. — „Über d. Anteil d. sekund. Holz., u.s.w." Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. 1888. Bd. XIX; S. 82.
- —. „Über d. Vorkommen v. Verstopf. i. d. Gefäßen mono- u. dicotyler Pflanzen." Med. Proefstation Midden-Java (Klaten). 1892.
- Will, A. — „Sekretbild. in Wund- u. Kernholz." Archiv der Pharmacie. 1899. Bd. CCXXXVII; S. 369.
- —. „Beitr. zur Kenntn. des Kern- und Wundholzes." Dissert. Bern. 1899.
- Winkler, H. — „Über ein. neuen Thyllentypus, nebst Bemerk. über die Unters. der Thyllenbildung." Ann. Jard. bot. Buitenzorg. 1906. Vol. XX.
- Wollenweber, H. W. — „Das Ulmensterben und sein Erreger, Graphium ulmi Schwarz." Nachr.bl. f. d. Deutsch. Pfl.schutzdienst. 1927. Bd. 7; S. 97.
- — und Stapp, C. — „Unters. über die als Ulmensterben bekannte Baumkrankheit." Arb. a. d. Biol. R.anst. f. L. u. Forstw. Berl.-Dahl. 1928. Bd. 16, Heft 2; S. 283—324.
- Zimmermann, A. — „Die Kukurbitazeen." Jena, Fischer. 1922. Heft 2; S. 141—156.

Inhoud.

	Blz.
<i>Inleiding</i>	1
Hoofdstuk I. — <i>Het voorkomen, ontstaan en de funksie der thyllen.</i> (Literatuuroverzicht)	3
§ 1. Eerste beschrijving; naam	3
§ 2. Ontstaan en vorm der thyllen	4
§ 3. Begrenzing van het begrip „thylle”	5
§ 4. Systematiese waarde en -verspreiding	7
§ 5. Oorzaken van thyllenvorming (Aethiologie)	8
§ 6. Funksie der thyllen	11
Hoofdstuk II. — <i>Thyllenvorming als gevolg van mechaniese verwondingen</i>	12
§ 1. Literatuur	12
§ 2. Eigen onderzoek	13
Hoofdstuk III. — <i>Thyllenvorming als gevolg van verhoogde druk in de vaten; transpiratieproeven.</i>	21
§ 1. Literatuur	21
§ 2. Eigen onderzoek	22
Hoofdstuk IV. — <i>De invloed van chemiese stoffen op de vorming van thyllen en wondgom</i> (Eigen onderzoek)	29
Hoofdstuk V. — <i>De invloed van parasitaire schimmels op de vorming van thyllen en wondgom</i>	44
§ 1. Literatuur	44
§ 2. Eigen onderzoek	48
Hoofdstuk VI. — <i>Enige opmerkingen over wondgom</i>	63
§ 1. Literatuur	63
§ 2. Eigen waarnemingen	65
<i>Samenvatting der resultaten</i>	69
<i>Zusammenfassung</i>	71
<i>Literatuurlijst</i>	73

Stellingen.

I.

De opvatting van Will, dat de gom in houtparenchymcellen wordt gevormd door een „bassorinogene” laag van de celwand, wordt niet door feiten gesteund.

II.

De mening, dat *Fusarium* door overenting van mycelium het vermogen om conidiën te vormen zou verliezen, is niet bewezen.

III.

De mening van Cooper (1928), dat bij *Phytophthora erythroseptica* Peth. slechts paragyne antheridiën voorkomen, is niet juist.

IV.

Het voorkomen van thyllen in de tracheïden van *Rachiopteris* is niet overtuigend bewezen.

V.

De phylogenetische theorie van von Wettstein geeft geen bevredigende verklaring van het ontstaan der tweeslachtige bloemen bij de Angiospermen.

VI.

De mening van van Baren (1924), dat *Menyanthes trifoliata* L. niet in staat is om zelfstandig drijftillen te vormen, is niet juist.

VII.

Longen en zwemblaas zijn wel homoloog, maar de eersten zijn phylogenetisch ouder dan de laatste.

VIII.

De opvatting van Calman en Carpenter, volgens welke de octopode Pycnogoniden primitiever zijn dan de decapode vormen, is niet juist.

IX.

Ook op biologische gronden is de oorlog niet te verdedigen als oplossing van geschillen.

Rijksasiel „Veldniehw
te Avereest.

Diss.

18