

SMETSTOF EN PLANTENCEL BIJ ENKELE VIRUSZIEKTEN VAN DE TABAKSPLANT III

*(Infective principle and plant cell in some virus diseases
of the tobous plant III)*

DOOR

T. H. THUNG

1. INLEIDING

Deze bijdrage tracht na te gaan in hoeverre met behulp van immuniteitsverschijnselen, veroorzaakt in tabaksplanten door virusziekten tegen andere virusziekten, nieuwe eigenschappen dezer groep van ziekten zijn op te sporen. Kortheidshalve wordt hier naar de voorgaande artikelen van deze serie (15, 16) en naar de publicaties van AINSWORTH (1), CALDWELL (2), KUNKEL (3), MCKINNEY (7), MANIL (8), OORTWIJN BOTJES (9), PRICE (10, 11, 12) en SALAMAN (13) verwezen wat betreft de immuniseerende eigenschappen, die in planten ontstaan na infecties door bepaalde virusziekten.

In het onderstaande wordt het gedrag nagegaan van zes verschillende virusziekten, waarover eerder reeds enkele studies werden meegedeeld, nl. de „gewone” mozaiekziekte (ordinary mosaic), de „ernstige” mozaiekziekte (severe mosaic), het „necrose”-mozaiek (ring spot necrosis), het Vorstenlanden „vervormende” mozaiek I (distorting mosaic I) en het „vervormende” mozaiek van HOLMES (HOLMES' distorting mosaic strain). De vijf eerste zijn in den loop der jaren in Klaten geïsoleerd; de laatste kregen wij van Dr HOLMES uit Princeton, Amerika.

Bij de thans meegedeelde proeven werden de inoculaties telkens op series van 10 potplanten verricht; waarbij elke proef steeds meerdere malen werd herhaald. De planten stonden meestal buiten; in enkele gevallen, die speciaal vermeld zijn, geschieden de inoculaties bij kasplanten.

2. DE SYMPTOMEN DER VERSCHILLENDE VIRUSZIEKTEN

Voor zoover nodig zij hier nog in het kort de door de bovengenoemde vira veroorzaakte symptomen vermeld.

De „gewone” mozaiekziekte kunnen wij identiek stellen met JOHNSON'S tobacco virus I (4).

Het „witte” mozaiek werd eerder uitvoerig beschreven (15); hier zij alleen nog vermeld, dat ze slechts sporadisch op het veld voorkomt.

Vaker treft men op het veld de mengvormen aan van het „witte” mozaiek met het „gewone” mozaiek of met het „ernstige” mozaiek. De door JOHNSON (4) gegeven afbeelding van yellow tobacco mosaic doet aan deze mengvormen denken, maar komt niet overeen met het beeld van ons zuivere „witte” mozaiek.

Het „ernstige” mozaiek komt vrij veel op de velden voor, meest onregelmatig verspreid. De symptomen zijn meestal donkergroene vlekken, gerangschikt in een boog langs de randen van het blad; het basale middengedeelte is gewoonlijk egaal lichtgroen (foto 1). Doch soms gelijken de teekeningen ook veel op die van gewone mozaiek.

De naam „ernstige” mozaiek slaat op het optreden van zware necrose-strepen langs de nerven der volwassen bladeren; op de potplanten komen deze necroseverschijnselen weinig voor. Op de veldplanten met „ernstige” mozaiek zijn ze regel.

Het „necrose”-mozaiek komt in den aanplant weinig voor; de symptomen zijn op de jonge bladeren wazige groene strepen, die op ons gewone mozaiek lijken; bij uitgroei der bladeren echter ontstaan groote necrose-plekken en necrose-ringen; langs de secundaire nerven treden zig-zagsgewijze necrose-lijnen op (foto 2). Er is niet nagegaan of de ziekte dezelfde is als WINGARD's ringspot (17). In de plantenkas bij diffuus licht en bij hooge temperaturen blijft de necrose vaak achterwege en lijkt de ziekte op het gewone mozaiek. Worden de betreffende planten buiten gebracht, dan treedt de necrose weer in.

Het Vorstenlanden „vervormende” mozaiek noemen wij „vervormende” mozaiek I, omdat er in de Vorstenlanden waarschijnlijk verschillende soorten vervormende mozaiek zijn. Deze ziekte komt op het veld gewoonlijk complexgewijze voor, meest aan de randen van den aanplant, grenzende aan dessa's; complexen van 50 tot meer dan 30.000 planten worden aangetroffen. De ziekte is matig infectieus met sap; de overbrenging op de velden geschiedt zeer waarschijnlijk door insecten. Hierover zijn nog studies gaande. De symptomen zijn groote, wazige, donkergroene vlekken meest tusschen de secundaire nerven in; het fond is lichtgroen (foto 3). Daarnaast treden sterke vervormingen van de bladeren op. In enkele gevallen worden bij deze ziekte op het veld kleine uitgroeiingen aan de rugzijde van de bladeren in de oksels der secundaire nerven gevonden (zie foto 4).

HOLMES' „vervormende” mozaiek heeft in Amerika vervormingen opgewekt. Doch in Klaten veroorzaakt ze volmaakt de-

zelfde verschijnselen als ons „gewone” mozaiek. Alleen haar immuniseerende eigenschappen zullen blijken anders te zijn. Hierdoor wordt het mogelijk om haar van het gewone mozaiek te onderscheiden.

3. DE TEGENWERKENDE ACTIES DER VIRUSZIEKTEN

Het immuniteitsgedrag ten opzichte van het witte mozaiek is als volgt: het „gewone” mozaiek geeft reeds na 3 à 4 dagen na infectie aan de tabaksplant volledige immuniteit tegen het „witte” mozaiek, terwijl HOLMES' distorting strain dit pas na ongeveer 10 dagen geeft. Het „ernstige” mozaiek geeft geen immuniteit; planten met deze ziekte kunnen nog door het witte mozaiek-virus worden besmet. Er treedt dan een mengvorm op; bij het „necrose”-mozaiek is dit ook het geval; hierbij moet worden vermeld, dat bij deze mengbeelden vaak de necroseverschijnselen van het „necrose”-mozaiek gereduceerd worden of geheel weg-blijven.

De componenten der mengbeelden van witte mozaiek met een der andere virusziekten geven verschillende soorten van antagogenismen te zien:

a. *Het vormen van een evenwicht.*

Bij inoculatie met een sap-mengsel van „ernstige” mozaiek met „witte” mozaiek verkrijgt men op de nieuw ontwikkelde bladeren een bepaald ziektebeeld bestaande uit groene en witte deelen (zie foto 6). Uit deze onderscheidene deelen zijn de beide mozaieksoorten weer zuiver te isoleeren. Dit mengbeeld blijft voor alle bladeren, die verder door de plant gevormd worden, practisch dezelfde verhouding van witte en groene deelen behouden. Wij kunnen hier spreken van een evenwicht. Ook de bladeren van de later gevormde zijscheuten vertoonen dezelfde verhouding. Deze verhouding blijkt ook niet anders te worden, als wij de plant eerst met het ernstige mozaiek inoculeeren en pas veel later met het witte, of wanneer wij inoculaties uitvoeren op verschillende bladeren bijv. met „necrose”-mozaiek op een jong blad en met „witte” mozaiek op een veel lager blad of omgekeerd.

b. *Het overheerschen.*

Anders is dit gesteld met mengbeelden van het „gewone” mozaiek en het „witte”. Inoculeert men de plant met een sapmengsel van ongeveer gelijke hoeveelheden „gewone” en „witte” mozaiek, dan krijgt men al spoedig het mengbeeld te zien van ongeveer gelijke partijen groen en wit; doch de daarna gevormde bladeren beginnen een overwicht van groen te vertoonen (zie

foto 7), totdat ten slotte niets anders dan het „gewone” mozaïek op de jongste bladeren te zien is.

Ook wanneer men het „witte” mozaïek eerst inoculeert en pas na 1 à 2 etmalen het „gewone” mozaïek, dan zal het „gewone” mozaïek in de topbladeren het „witte” overheerschen.

Dit is zelfs ook het geval wanneer planten reeds geheel met „witte” mozaïek zijn besmet en het — onder bepaalde omstandigheden — gelukt om ze alsnog met het „groene” mozaïek te besmetten (zie foto 8c). Gewoonlijk geeft het „witte” mozaïek volledige immuniteit tegen het „gewone” mozaïek. Op dit punt komen wij hieronder nog terug.

Tusschen het „witte” en het „groene” mozaïek treedt dus geen evenwicht in, maar heerscht langzamerhand een volledige dominantie van het „gewone” mozaïek.

c. Het regelbaar evenwicht.

De verhoudingen van groene en witte deelen in mengbeelden van HOLMES' „distorting strain” en het „witte” mozaïek zijn willekeurig te regelen. Men kan een evenwicht verkrijgen met bijna gelijke hoeveelheden groen en wit en ook met voornamelijk groene partijen en er tusschen in kleine vlekjes wit (zie foto 9A, B, C). Heeft men een bepaalde verhouding gekregen, dan blijft deze verhouding gehandhaafd in de later gevormde bladeren. Foto 9A toont een bijna volkomen domineering van het groen; deze verhouding werd verkregen door een bepaald blad van de plant met HOLMES' distorting strain te inoculeeren en het tweede lager gelegen blad (dus met overslaan van 1 blad) met „witte” mozaïek. Het met HOLMES' distorting strain geïnoculeerde blad is dus dichterbij het groeipunt dan het met „witte” mozaïek besmet blad.

Foto 9B toont een veel belangrijker aandeel van de witte partijen. Dit werd bereikt door het hoogere blad met „witte” mozaïek te inoculeeren en het tweede lagere blad met HOLMES' distorting strain; dus in omgekeerde volgorde als bij foto 9A. Foto 9C geeft een tusschenvorm tusschen 9A en 9B; ze werd verkregen door twee op elkaar volgende bladeren te inoculeeren en wel het bovenblad met „witte” mozaïek en het vlak daaronder staand blad met het andere mozaïek. Het interval is in dit geval dus niet zoo groot als bij de foto's 9A en 9B. De hoogere bladeren direct volgende op de geïnoculeerde vertoonen nog eerst de halveerende werking, die in de voorgaande publicatie (16) werd vermeld, nl. het verschijnen der twee ziekten op verschillende bladhelften. Doch de iets hoogere topbladeren geven het mengbeeld 9c weer.

Foto 8b toont weer een anderen evenwichtsvorm nl. met nage-

noeg gelijke deelen wit en groen. Ze is ontstaan door toediening van HOLMES' distorting mosaic in reeds 12 dagen van te voren met wit geinoculeerde planten. Dus de plant was reeds geheel bezet met wit, wat nog te zien is aan de onderste bladeren. Ook hier is het — evenals dit boven met het „gewone” mozaiek bij het „witte” mozaiek het geval is — alleen onder bepaalde omstandigheden mogelijk om in planten, die reeds witte mozaiek hebben, nog HOLMES' distorting strain binnen te krijgen. Gewoonlijk geeft het „witte” mozaiek volledige immuniteit. Een studie over deze omstandigheden is nog gaande.

d. *Een partieel overwicht.*

Een ander soort evenwicht — beter gezegd overwicht — krijgen wij met het Vorstenlanden-, „vervormende” mozaiek en het „witte” mozaiek. Hiervan werd reeds melding gemaakt in het voorgaande artikel (16). Worden tabaksplanten eerst geinoculeerd met het „vervormende” mozaiek en kort daarop of gelijktijdig op een willekeurige plaats met het „witte”, dan overheerscht deze volkomen en krijgt men zuiver het „witte” mozaiek. Gebeurt echter de tweede inoculatie pas na verloop van één of meer etmalen na de eerste, dan krijgt men alleen een domineering van de kleur. De kleur is dan nl. die van het witte mozaiek, maar de vorm is die van ons „vervormende” mozaiek (foto 5). Hier treedt dus naast een partieele domineering een bepaald soort evenwicht op; alle later gevormde bladeren krijgen dezen typischen mengvorm. Inoculeert men echter sap van dezen mengvorm in gezonde planten, dan krijgt men uitsluitend het witte mozaiek terug. Hier krijgt men dus weer het geval van gelijktijdige toediening en wordt het „vervormende” mozaiek weggedrongen.

4. DE SNELHEID VAN TEGENWERKENDE ACTIES

Hierboven en in de voorgaande mededeeling (16) werd reeds melding gemaakt van het optreden van verschillende ziektesymptomen op de twee helften van hetzelfde blad. Dit verkrijgt men door inoculatie van verschillende smetstoffen in twee elkaar opvolgende bladeren.

Bij de gebezigde tabaksplanten waarbij de bladstand $2/5$ bedraagt, hebben deze twee bladeren de grootste hoeksafstand nl. 144° . Dit is ook het geval met een gegeven blad in betrekking tot het 4e eronder- of erboven-staand blad. Het 5e blad eronder of erboven staat loodrecht onder of boven het gegeven blad.

Bij de inoculaties verricht in twee elkaar opvolgende bladeren en in een blad met 4e blad eronder of erboven krijgt men in meer of mindere mate de halveerende werking, waardoor bij

enkele bladeren de verschillende ziektesymptomen op de helften apart optreden. De plant is hierbij als het ware in twee sectoren verdeeld.

In dit hoofdstuk worden de resultaten meegedeeld van de inoculaties in deze verschillende series van bladeren.

a. *Inoculatie in twee elkaar opvolgende bladeren.*

Eén der bladeren wordt geïnoculeerd met één der 4 virusziekten: „gewone” mozaïek, „ernstige” mozaïek, HOLMES' distorting strain of „necrose”-mozaïek en het andere blad met het „witte” mozaïek. Foto 10 geeft de infecties weer op jonge potplanten, waarvan het hoogere blad met één der 4 virusziekten werd geïnoculeerd en het lagere blad met het „witte” mozaïek; foto 11 geeft het omgekeerde van de bladstand-infecties weer.

De daaropvolgende jongere bladeren en vooral het direct volgend blad (C) vertoonen na een achttal dagen de halveerende werking, waarbij al spoedig blijkt, dat de meeste witte partijen te vinden zijn bij de combinatie „necrose”-mozaïek en „witte” mozaïek (foto 10B) en de minste witte partijen bij de combinatie HOLMES' distorting strain en „witte” mozaïek (foto 10C). De combinaties „gewone” mozaïek en „witte” mozaïek (foto 10A) en „necrose”-mozaïek en „witte” mozaïek (foto 10D) vertoonen een hoeveelheid witte vlekken, die ongeveer het midden van beide houdt.

Ditzelfde blijkt ook het geval bij beschouwing der bladeren van de foto's 11A, B, C, en D.

De verdringende werking tegen het „witte” mozaïek is het sterkst of het snelst geweest bij HOLMES' distorting strain en het minst bij „necrose”-mozaïek.

b. *Inoculaties in een topblad en in het 4e daaronder staand blad.*

In het bovenblad wordt één der 4 voorgaande „groene” mozaïeksoorten geïnoculeerd en in het 4e blad het „witte” mozaïek.

Op foto 12 zijn de bladeren a geïnoculeerd geweest, de bladeren (b) en (c) zijn de direct daaropvolgende bladeren, waarop de tegenwerkende actie is te constateeren. Ook weer in dit geval is de tegenwerking het sterkst of het snelst geweest bij HOLMES' distorting strain (foto 12C) en het minst bij „necrose”-mozaïek (foto 12B); de mate van actie der andere twee ligt er tusschen in. Waarschijnlijk kunnen wij hieruit de gevolgtrekking maken, dat de snelheid van beweging der 4 smetstoffen van uit de geïnoculeerde bladeren naar den top verschillend is.

Duidelijk komt het verschil in actie ook uit in het omgekeerde geval nl. als de inoculatie van het bovenblad met het „witte” mozaïek geschiedt en die van het lagere, 4e blad met één der andere mozaïeksoorten.

Foto 13 geeft weer de tegenwerkende actie van „witte” mozaïek bij het blad a ingebracht en HOLMES' distorting strain bij het blad b.

De gebezigde planten zijn in dit geval van foto 13 en in dat van foto 14 kasplanten geweest. De hoek tusschen 2 opeenvolgende bladeren is — zooals boven reeds is vermeld — 144° , zoodat twee bijna tegenoverelkaar staande sectoren door de twee vira worden beheerscht. Dit komt bij de bladeren 1, 2, 5 en 6 tot uiting. De eene helft dezer bladeren wordt beheerscht door het „witte” mozaïek en de andere door HOLMES' distorting strain. De bladeren 3 en 4 bevinden zich geheel in de „witte sector”. Deze sectorenwerking kan een aanwijzing zijn voor een banen-transport der smetstoffen. Hierop komen wij later terug.

Vergelijkt men de bladeren 1, 2, 5 en 6 van foto 13 met de overeenkomstige bladeren bij foto 14, waarbij de inoculatie geschied is met „witte” mozaïek boven en „necrose”-mozaïek beneden, dan ziet men in deze bladeren van foto 14 een overheersching van het wit. Ook hier komt het verschil in snelheid van tegenwerking van HOLMES' distorting strain en „necrose”-mozaïek naar voren. De hoogste topbladeren vertoonen de eerder behandelde mengbeelden.

Aan de teekeningen van den stam is voor de verscheidenheid van werkzaamheid vaak een aanwijzing te vinden. Waar het „witte” mozaïek zich over den stam uitbreidt, ziet men een witte zone. Deze witte zone spreidt zich bij de combinatie „necrose”-mozaïek en „witte” mozaïek tot ver beneden het 4e blad (b) over den geheelen stam uit (foto 15); bij de combinatie HOLMES' distorting strain en „witte” mozaïek echter loopt een band wit en een band groen naast elkaar (foto 16). De groene band gaat uit van het 4e blad (b), waarin HOLMES' mozaïek is ingebracht en loopt van daar uit zoowel naar boven als naar beneden. Bij de combinatie „gewone” mozaïek en „witte” mozaïek loopt het „witte” mozaïek geheel over den stam door tot aan het 4e blad (b); van hieruit loopt een groene band naar beneden (foto 17). Hieruit kunnen wij dus ook weer een aanduiding vinden voor de snellere actie van HOLMES' distorting strain; dan komt die van het „gewone” mozaïek en het minst snelle is de werkzaamheid van het „necrose”-mozaïek. Dat bij het „gewone” mozaïek alleen een groene streep naar beneden loopt, komt waarschijnlijk door de snelle komst van het „witte” mozaïek van boven, die daardoor de uitwerking naar boven van de gewone mozaïek op den buitenkant van den stam verhindert.

Verder moet worden opgemerkt, dat een geheel witte zône nog niet beteekent, dat in den stam uitsluitend het witte mozaïek

aanwezig is. Binnenin kunnen via nog niet uitgemaakte banen de andere mozaiekvira naar boven worden getransporteerd; immers in de topbladeren komt een mengbeeld tot uiting (foto 14).

c. *Inoculatie in een topblad en in het 5e daaronder staand blad.*

Het hoogere blad wordt met het „witte” mozaiek geinoculeerd en het 5e daaronder staand blad met één der 4 andere mozaieksoorten. Het eerst ontstane ziektebeeld op de jonge bladeren is zuiver dat van het „witte” mozaiek; ook de stam is bij het met „witte” mozaiek geinoculeerde blad spoedig geheel wit. Doch na langer of korter tijd komt het beneden geinoculeerde mozaiek in den top tot uiting door het vormen van mengbeelden. Het allereerst openbaart zich ook thans weer HOLMES' distorting strain, die reeds na 8 dagen na inoculatie met het „witte” mozaiek in de topbladeren een mengbeeld te voorschijn roept. Bij de andere combinaties is tegen dezen tijd nog alleen de werkzaamheid van het „witte” mozaiek te zien.

Na $1\frac{1}{2}$ maand blijken in den top de verhoudingen der groene en witte partijen der verschillende mengbeelden vastgelegd te zijn; alleen bij de infectie met „witte” mozaiek versus „gewone” mozaiek heeft het „gewone” mozaiek langzamerhand in de topbladeren het „witte” geheel overheerscht. Dit wijst op het reeds boven behandelde overheerschen van het „gewone” mozaiek.

Zeer typeerend is ook voor het verschil van de actie der verschillende smetstoffen het volgende:

Wordt het „witte” mozaiek in het lagere blad geinoculeerd en één der andere mozaieksoorten in het 5e daarboven staand blad, dan ziet men alleen bij de met „necrose”-mozaiek geïnfecteerde planten witte vlekken optreden in het blad, dat met dit mozaiek is geinoculeerd geworden. Dit is bij de andere mozaieksoorten nog nooit geconstateerd; het betreffende blad blijft dan door de werkzaamheid van de ingebrachte smetstof blijkbaar gevrijwaard voor het optreden van verschijnselen van het „witte” mozaiek, dat van beneden naar boven komt. De werkzaamheid van het „necrose”-mozaiek echter blijkt te langzaam te zijn om het blad van deze „witte verschijnselen” te kunnen vrijwaren.

De sectoren-werking, zooals die te vinden is bij inoculatie van bijna tegenover elkaar staande bladeren, is hier bij de vlak onder elkaar staande bladeren niet aanwezig.

5. DE RICHTING VAN VIRUS-VERSPREIDING

Allereerst dient te worden opgemerkt, dat het ontstaan der witte en groene zônes, banen en strepen op den stam bij de gecombineerde infectie nog nadere studie behoeft, doch de indruk

is wel, dat de werkzaamheid van het „witte” mozaiek bestaande in het doen ontstaan van de witte stamoppervlakte zich vooral naar beneden richt. De vraag komt thans op, of wij hier een bevestiging zullen kunnen vinden van SAMUEL's opvatting (14), dat de smetstof van het geïnfecteerde blad zich eerst naar beneden tot aan de wortels begeeft en pas van daar uit naar den top. Getracht is hieromtrent een nader inzicht te verkrijgen door inoculatie in de bladeren en in den stam op verschillende hoogten te verrichten. Inoculeert men potplanten van ± 90 cm hoogte in een jong topblad (ongeveer het 3e blad gerekend vanaf de allerkleinste topblaadjes en met een lengte van ± 10 cm) met het „witte” mozaiek, dan zullen na vijf dagen de eerste verschijnselen in de jongere topbladeren duidelijk te onderscheiden zijn. Inoculeert men echter een lager gelegen blad (bijv. het 5e blad gerekend van af een blad overeenkomende met het bovengenoemde 3e blad en met een lengte van ± 20 cm), dan zullen de verschijnselen in den top zich pas na zeven dagen openbaren, dus twee dagen later dan in het geval van infectie van het hoogere blad.

Neemt men een nog lager blad (bijv. het daarnakomende 5e blad, lengte ± 30 cm), dan komt de infectie in de meeste gevallen niet in den top. De planten zijn dan geheel uitgegroeid. Maar wel openbaart zich het slagen der infectie binnen twee weken door het ontstaan van witte teekeningen in het geïnoculeerde blad en het wit worden van den stam bij de betreffende bladsteel. Deze witte verkleuring gaat snel naar beneden verder, maar kruipt slechts zeer langzaam naar boven. De in deze witte zône ontstane zijscheuten krijgen het „witte” mozaiek, maar de top blijft gewoonlijk geheel gezond. Dit is nagegaan tot twee maanden na de inoculatie. Hetzelfde verschijnsel van verschil in optreden van het „witte” mozaiek in den top krijgt men ook door de inoculatie op verschillende hoogten in den stam te verrichten. Hoe lager de plaats van inoculatie is, hoe later de verschijnselen zich in den top openbaren. Bij inoculatie geheel onderaan den stam slaagt de infectie wel, maar deelt zich niet aan den top mee; alleen op de geïnoculeerde plaatsen wordt de kleur wit; welk wit worden zich ook snel naar beneden, maar zeer langzaam naar boven uitstrekt. Dit is nagegaan tot vier maanden na de inoculatie.

De staminoculaties werden uitgevoerd door den stam met een watje met smetstof tot aan het houtgedeelte te kneuzen.

Als consequentie van SAMUEL's opvatting van het primair benedenwaartsche transport der smetstof zou men willen concluderen, dat hoe lager de smetstof in den stam wordt ingebracht, hoe korter de af te leggen baan naar den top moet zijn. Dit zou

dan niet gedekt worden door de resultaten der bovengenoemde infectieproeven, die voor de jonge bovendeelen uitmaken, dat hoe dichter de inoculatie bij den top plaats vindt, hoe sneller de resultaten zich in dezen top openbaren; hieruit zou volgen, dat de weg van de smetstof direct naar den top voert en niet via de wortels. Echter is deze laatste conclusie niet gerechtvaardigd, aangezien hoe lager de plaats van inoculatie in blad of stam is, hoe ouder de geïnfecteerde cellen zijn. Hierdoor zal waarschijnlijk ook de reproductie van de smetstof langzamer gebeuren.

Verder blijft het nog onverklaarbaar waarom de smetstof niet spoedig door de transportbanen in den top komt in de gevallen van witte verkleuring van het benedengedeelte van den stam. Bij het ontstaan der zijscheuten worden deze geheel met het „witte” mozaiek besmet en zou men mogen verwachten, dat de transportbanen van deze zijscheuten die van den hoofdstam besmetten. Aan de mogelijkheid van besmetting der banen is ook gedacht bij het inbrengen der smetstof tot aan het houtgedeelte van den stam ¹⁾).

Volledigheidshalve zij opgemerkt, dat bij inoculatie van jonge topbladeren de witte verkleuring van den stam zich ook voornamelijk benedenwaarts begeeft. Een mogelijke verklaring ligt ook hier waarschijnlijk in het feit, dat de cellen naar beneden toe veel ouder zijn dan naar boven. De jongere cellen kunnen, zooals reeds eerder is meegedeeld (15), in bepaalde gevallen in verband met de ligging ten opzichte der nerven, groen blijven, hoewel ze wel geïnfecteerd worden. Het slagen der infecties in jonge bladeren openbaart zich nog voor het vormen van witte zônes het snelst in de jongste topbladeren, die na 5 dagen lichtgele nerven vertoonen.

Door middel van bovengenoemde methode is dus geen uitsluitel te vinden betreffende de richting van virusverspreiding.

DISCUSSIE, AANVULLING EN RECTIFICATIE

a. De „sterkten” der verschillende virusziekten.

In de voorgaande mededeeling (16) werd in tabel 1 een schema gegeven van de „sterkten” der verschillende virusziekten. Hierbij werd een scherpe grens getrokken tusschen de met *Myzus persicae* niet besmettelijke en de wel met dit insect besmettelijke soorten.

Van de eerste groep is het „witte” mozaiek één van de „sterkten”. Evenals het „gewone” mozaiek veroorzaakt ze resistentie tegen de andere „zwakkere” mozaieksoorten. Boven werd reeds

¹⁾ Zie ook blz. 23 noot.

medegedeeld, dat deze resistentie onder bepaalde omstandigheden wegblijft. Nadere onderzoekingen hebben aangetoond, dat de resistentie pas volkomen is wanneer een bepaalden tijdsduur na de inoculatie is verstreken en bij een bepaalden ouderdom van de geïnfecteerde planten. Voordien blijken soms enkele der planten nog vatbaar te kunnen zijn zoowel voor de „sterkere” als voor de „zwakkere” smetstoffen. Zoo werden jonge potplanten van ongeveer 20 cm hoogte in de topbladeren met het „witte” mozaïek geïnoculeerd en 6 dagen daarna in een pas later gevormd topblad met het „gewone” mozaïek; na 46 dagen bleek de tweede inoculatie in 3 van de 10 planten te zijn geslaagd. Met HOLMES’ distorting strain was dit het geval met 5 van de 10 planten. Dezelfde proef herhaald 15 dagen na de 1e inoculatie bleek met HOLMES’ distorting strain geen slagen der 2e inoculatie te hebben gegeven; met het „gewone” mozaïek was dit wel het geval bij 3 van de 7 overlevende planten (3 andere waren afgestorven). Ook bij infecties met de „zwakkere” smetstoffen („necrose”-mozaïek, „ernstige” mozaïek”, „gele ringen”-mozaïek) bleek de 2e infectie bij een klein gedeelte der planten nog mogelijk te zijn geweest bij een tijdsverloop van 14 dagen tusschen de 1e en de 2e inoculatie. Uit deze complicaties blijkt wel, dat smetstof en cel aan bepaalde eischen moeten voldoen om een andere smetstof te kunnen weren. Slechts het besmet zijn door een bepaalde smetstof vrijwaart de cellen nog niet voor „zwakkere” vira, die later worden ingebracht.

b. *Typen van antagonismen.*

Zooals in hoofdstuk 3 werd uiteengezet, moeten wij 4 typen van antagonismen onderscheiden: *a.* het vormen van een evenwicht, *b.* het overheerschen, *c.* het regelbaar evenwicht en *d.* het partieel overwicht; deze conclusie is getrokken uit de verschillende soorten mengbeelden, die in den top kunnen ontstaan. Om te trachten hiervoor een verklaring te vinden zou men in de groeipunten een concurrentiestrijd der vira kunnen aannemen, in welke strijd het succes behaald wordt of door de „sterkere” of door de „snellere” smetstof. In het geval *a*, waarbij op een gegeven oogenblik een evenwicht optreedt, waardoor complexen wit naast complexen groen in de verder gevormde bladeren gelijken tred met elkaar houden, kunnen beide attributen („sterkte” of „snelheid”) met evenveel waarschijnlijkheid als hypothese worden aangenomen, waarbij dan de twee vira als even „sterk” of even „snel” moeten worden beschouwd. Immers één der twee smetstoffen zou dan een bepaalde groep van cellen in de groeipunten kunnen bezetten en de andere daaruit weren, om straks in een andere groep van cellen door de andere te worden geweerd,

iets wat bij gelijke „sterkte” mogelijk zou moeten zijn.

Nemen wij de „snelheid” gelijk, dan zouden wij moeten veronderstellen, dat de smetstofdeeltjes nagenoeg om beurten in de groeipunten arriveeren en ook om beurten bepaalde cellen in beslag nemen.

Bij het geval *b* krijgt men het geleidelijk overheerschen van het „gewone” mozaïek over het „witte”; hierbij zou men dan een grootere „sterkte” of een grootere „snelheid” aan het „gewone” mozaïek moeten toekennen.

Echter moet men als consequentie verder aannemen, dat deze „sterkten” en „snelheden” niet dezelfde attributen zijn als de „sterkten” en „snelheden” waarvan in de voorgaande hoofdstukken sprake is. Immers thans zou het „gewone” mozaïek de „sterkste” of de „snelste” zijn en dan zouden op een lijn volgen het „ernstige” en het „witte” mozaïek.

Volgens ons vroeger schema (16), zou echter het „gewone” en het „witte” mozaïek op dezelfde „sterkte” moeten worden gewaardeerd en het „ernstige” als veel minder. En wat de „snelheid” van actie betreft, zouden volgens hoofdstuk 4 het „gewone” en het „ernstige” mozaïek ongeveer van dezelfde grootte zijn.

Bij de gevallen *c* en *d* komt een verdere complicatie, aangezien de virusverhouding in bepaalde bladeren van invloed blijkt te zijn op de daarna gevormde bladeren, die de betreffende virusverhouding dan verder reproduceeren. In dezen heeft naast de acties der vira zelf de plantencel invloed uit te oefenen. Het één en ander leert wel, dat het een groot verschil uitmaakt of een virus van buiten uit voor het eerst in de plant komt of dat het zelfde virus van uit de plant in de groeipunten binnendringt.

c. Snelheid van actie.

De actie is volgens hoofdstuk 4 het snelst bij HOLMES’ *distorting strain*, dan volgen het „gewone” en het „ernstige” mozaïek; het minst snel is het „necrose”-mozaïek. In de voorgaande publicatie (16) deelden wij mede, dat planten, die reeds volledig besmet zijn door het „ernstige” mozaïek eerder de witte vlekken vertoonen van een latere infectie met „witte” mozaïek dan planten, die door „necrose”-mozaïek besmet zijn. Deze vertragingen vergeleken met die veroorzaakt door andere smetstoffen, corresponderen met de „sterkte”-verschillen der vira wat betreft het opwekken van de immuniteit.

Thans moeten wij dus tot de conclusie komen, dat de „snelheid” van tegenwerkende acties van twee vira, die nagenoeg op denzelfden tijd in de plant worden ingebracht, niets te maken heeft met de „sterkten” van afweer bij bepaalde vira, die reeds veel eerder in de plant zijn ingebracht.

Bij infecties van gezonde planten met de verschillende vira treden de verschillende verschijnselen in de topbladeren gelijktijdig op bij het „gewone” mozaïek, bij HOLMES' distorting strain, bij het „witte” mozaïek en ruim een dag later bij het „ernstige” mozaïek en bij het „necrose”-mozaïek. Ook met deze gegevens komen de tegenwerkende acties niet geheel overeen.

d. *Banentransport.*

De bovenvermelde sectorenwerking, waarbij een virussoort een bepaalde sector van de plant kan beheerschen, kan een aanwijzing zijn, dat het transport van de smetstof hoofdzakelijk via de vaten geschiedt, waarbij dan nog moet worden uitgemaakt of het het zeefgedeelte of het houtgedeelte is, dat zich er toe leent. Daartegenover wijst echter het zeer langzaam voortgaan van de smetstof van uit het lagere stamgedeelte naar de hogere deelen op de mogelijkheid van een transport van cel tot cel in het parenchymatisch weefsel, evenals op de mogelijkheid, dat een bovenwaartsche verplaatsing via houtvaten niet plaats vindt ¹⁾. Een nadere uiteenzetting van deze resultaten ten aanzien van de resultaten van andere onderzoeken betreffende de verspreiding der smetstoffen van virusziekten zal nog noodig zijn.

e. *Immuniteit ten opzichte van een derde smetstof.*

In de voorgaande publicatie (16) werd medegedeeld, dat het „necrose”-mozaïek geen ingang vindt bij planten, die reeds het mengbeeld „witte” en „ernstige” mozaïek vertoonen, zelfs niet wanneer het „necrose”-mozaïek speciaal geïnoculeerd wordt op de groene partijen der mengbeeldbladeren, uit welke partijen uitsluitend het „ernstige” mozaïek is te herisoleren. Aangezien het „ernstige” mozaïek op zichzelf geen immuniteit tegen het „necrose”-mozaïek geeft en het „witte” wel, kwamen wij tot de conclusie, dat in de groene gedeelten van het mengbeeld-blad ook de werkzaamheid van het „witte” mozaïek invloed uitoefent. Dit verschijnsel kunnen wij thans nog bevestigen met infecties met het gewone mozaïek en met HOLMES' distorting strain.

Bij uitgegroeide planten met het mengbeeld, „ernstige” mozaïek en „witte” mozaïek kan men in het grootste aantal gevallen geen indringing verkrijgen van deze beide mozaïeksoorten, hoe-

¹⁾ Volgens CALDWELL, Further Studies on the movement of mosaic in the tomato plants; Ann. Appl. Biol. XVIII, 1931, kan het mozaïek-virus zich wel in de houtvaten bewegen maar het kan er zijn werking op de levende cellen niet ontplooien. Dit is pas mogelijk als het virus komt in parenchymcellen en zeefvaten, die nog levende protoplasten bevatten. Wanneer men aanneemt, dat de jonge scheuten door de zeefvaten assimilaten toegevoerd krijgen uit de nabije bladeren, die hun vollen wasdom bijna of volledig bereikt hebben en dat het virus dezelfde weg volgt is het op blz. 20, alinea 2 gezegde beter te begrijpen. H. M. QUANJER.

wel ze „sterker” zijn dan het „ernstige” mozaïek.

Ook hier moeten echter uitzonderingen vermeld worden.

Bij 10 planten, waarin op 8/7/36 het sapmengsel van „witte” en „ernstige” mozaïek werd ingebracht werd op 25/7/36 het „gewone” mozaïek geïnfecteerd in de ontstane mengbeeld-bladeren. Pas 40 dagen hierna traden bij 1 plant de eerste kenmerken op van het slagen der laatste infectie. Hier kwam nl. de dominantie van het groen op met de typische teekeningen van het „gewone” mozaïek. Bij de 9 andere mengbeeld-planten kwamen deze niet op. Dit werd nagegaan tot 65 dagen na de laatste infectie.

Met HOLMES' distorting strain werd met dezelfde data van inoculaties besmetting verkregen op eveneens slechts 1 plant, maar pas na $\pm$ 50 dagen. Met geheel uitgegroeide planten, die reeds 35 dagen de eerste smetstoffen herbergden, werd geen infectie der twee „sterkere” smetstoffen verkregen. Dit werd tot 65 dagen na de laatste infectie nagegaan bij telkens 60 planten. Grooter wordt echter het aantal geslaagde infecties met de 3e smetstof als het tijds-interval tusschen deze infectie en het optreden van het mengbeeld „ernstige” mozaïek en „witte” mozaïek kleiner wordt genomen en als jongere planten worden gebezigd. Dus ook hier heeft de hoedanigheid van de cel invloed. Een uitvoeriger studie over deze aangelegenheid is nog gaande, evenals over het volgende punt.

f. *Rectificatie betreffende accumulatie van „sterkten” van vira.*

Het is noodig thans voorloopig terug te komen op het meege-deelde in de voorgaande publicatie (16), waarbij de mengbeelden van „necrose”-mozaïek met „ernstige” mozaïek en van „necrose” mozaïek met „vervormende” mozaïek I weerstand zouden bieden tegen het „witte” mozaïek, dat „sterker” is dan elk dezer drie smetstoffen. Bij de tot nu toe verrichte herhalingen dezer proeven werd in het overgrootste deel der gevallen geen bevestiging van deze waarnemingen gevonden.

g. *Mutatie of infectie bij „ernstige” mozaïek?*

Een enkele keer komt het voor, dat bij een honderdtal planten met het mengbeeld „ernstige” mozaïek en „witte” mozaïek een plant van af een bepaald blad naar boven steeds meer dominantie der groene partijen te zien geeft (vergelijk foto 18A met 18B). In den top blijft dan tenslotte alleen een groen mozaïek over.

Verricht men thans inoculaties op gezonde planten met sap uit groene deelen van bovengenoemde plant, dan krijgt men niet het „ernstige” mozaïek terug, maar men vindt het „gewone” mozaïek (of HOLMES' distorting strain) in de nieuwe planten; deze planten blijken dan ook niet vatbaar te zijn voor infecties

met „witte” mozaiek. Men krijgt steeds dezelfde resultaten of men uitgaat van groene deelen van benedenbladeren of van die van bovenbladeren van de plant met het veranderend mengbeeld.

Men heeft hier twee mogelijkheden nl. 1e dat infectie van buiten is gekomen, die zeer toevallig gunstige omstandigheden voor het slagen heeft aangetroffen en 2e dat op een gegeven oogenblik „ernstige” mozaiek tot één der beide „sterkere” mozaieksoorten is gemuteerd.

Welke mogelijkheid het waarschijnlijkst is, kan niet worden uitgemaakt; wel dient te worden opgemerkt, dat infecties van buiten zeer weinig voorkomen blijkens de gezonde contrôleplanten. Dat mogelijkheden van virusmutatie optreden, komt uit de studies van o.a. JOHNSON en HOGGAN (5) en HOLMES (3) naar voren.

7. SUMMARY

Immunity studies have been performed with the following tobacco-viruses: ordinary mosaic, white mosaic, severe mosaic, ring spot necrosis, Vorstenlanden distorting strain I and HOLMES' distorting strain.

A. FOUR TYPES OF ANTAGONISM WERE FORMED:

a. An equilibrium.

The severe mosaic and the white mosaic give a mixture pattern with green and white parts on all the developing leaves in about the same proportions (fig. 6). Here we have an equilibrium which always will appear in the younger leaves independent of the proportions of severe mosaic and white mosaic in the older leaves.

b. A domination.

The infection with the ordinary mosaic and the white mosaic will always give an absolute domination of the ordinary mosaic in the younger leaves. It is found that under some circumstances it is possible to inoculate the ordinary mosaic into plants already infected with white mosaic. Even in this case the ordinary mosaic will gradually dominate (fig. 8 C).

c. A regulable equilibrium.

The proportions of green and white parts of the mixture patterns of HOLMES' distorting strain and the white mosaic are to regulate. By inoculating a young leaf with HOLMES' distorting

strain and the second leaf underneath with white mosaic the mixture patterns of the new formed leaves will show large green parts and very few small white spots (fig. 9 A). Bij inoculating the white mosaic into the upper leaf and HOLMES' distorting strain into the second leaf underneath, the mixture pattern will be composed of more and larger white spots (fig. 9 B). By inoculating two leaves directly following each other the pattern will be an intermediate between the above mentioned two (fig. 9 C). This pattern will be found in the highest leaves, as the 2 leaves directly coming above the inoculated ones will show the two diseases on the different leaves (mentioned in former publication 16).

The proportions of green and white parts being fixed, all the new formed leaves will always produce the same proportions. So different forms of equilibrium are established.

d. A partial overweight.

As already is communicated in the former publication (16) only the white mosaic will appear when Vorstenlanden distorting mosaic I and white mosaic are inoculated at the same time.

Bij inoculation of the white mosaic time (24 hours and longer) after that of the Vorstenlanden distorting mosaic I, a mixture form will arise; the shape will be that of the distorting mosaic but the colour will be that of the white mosaic (fig. 5). This partial overweight is a kind of equilibrium as all the younger leaves will keep this mixture pattern. Inoculation with sap of this mixture pattern into healthy plants will only produce the pure white mosaic.

B. THE RAPIDITY OF ANTAGONISTIC ACTIONS.

As already is mentioned (16) the antagonistic action of two virus diseases is to be seen in the different halves of the leaf following the two inoculated leaves. As the disposition of the leaves of our tobaccoplants is $2/5$, two leaves following each other have the largest possible opposite position (144°) as also a fixed leaf with the 4th leaf underneath or above. The 5th leaf is just straight under or above the fixed leaf. Inoculation of the white mosaic into a fixed leaf and of one of the other viruses (ordinary mosaic, severe mosaic, HOLMES' distorting strain and ring spot necrosis) into a following leaf or into a 4th leaf above this fixed leaf results into the appearance of more or less white patterns on one half of the leaf following the youngest inoculated one.

The least white patterns will be found in the combination with

HOLMES' distorting strain and the most with ring spot necrosis (figs. 10, 11, 12). Two different sectors are to be seen in fig. 13 in the leaves 1, 2, 5 and 6, the white mosaic being inoculated into leaf a and HOLMES' distorting strain into leaf b. Each of these two viruses are dominating one sector. This is not the case with fig. 14 in the leaves 1, 2, 5 and 6, the leaf b being inoculated with ring spot necrosis.

So the rapidity of antagonistic action is different; the quickest is HOLMES' distorting strain, the slowest is the ring spot necrosis, and the severe and ordinary mosaic are intermediate. A slight indication of this difference is often to be found in the white and green coloration of the stem (figs. 15, 16, 17).

Inoculation of white mosaic into a young leaf and one of the other virus diseases into the 5th leaf underneath results in the beginning only in the appearance of white mosaic in the young leaves and white discoloration of the stem. Soon, the mixture patterns will appear in the youngest leaves; the quickest will act HOLMES' distorting strain. In the reversed case the white mosaic being inoculated into the 5th leaf underneath, the young leaf inoculated with ring spot necrosis will also show white spots. This will not be the case with the leaf inoculated with one of the other virus diseases. So even in the own leaf the antagonistic action of the ring spot necrosis is slow. In these series of infections no sectorial activity is to be found, the infected leaves standing straight under each other.

C. THE DIRECTION OF VIRUS MOVEMENT

In consequence of SAMUEL's result (14) being a travelling of the virus from an inoculated leaf first to the roots and afterwards to the top, inoculations with the white mosaic on different heights into the leaves and into the stem, were performed. The higher the place of inoculation is, the quicker the symptoms of white mosaic will appear in the top.

On the lower leaves and on the lower parts of the stem the inoculation will succeed, the stem getting a white discoloration. The white colour will spread rapidly downwards but very slowly upwards. In some cases more than 4 months after the inoculation the white colour did not reach half of the height of the stem. The appearing of the symptoms in the top has not yet been observed. The young sprouts formed on the white parts of the stem are totally infected by the white mosaic.

The question was whether it should be possible to get the symptoms the sooner in the top, the lower the place of infection was

the distance via the roots being shorter. This is not the case with the results of our experiments. Possibly the age of the lower parts causes a retardation of the reproduction of the virus. A detailed discussion of these results in connection with the results of other researches on the movement of the virus agent will be given.

D. THE CONDITION OF THE PLANT CELL IN RELATION TO IMMUNITY

It is communicated in the former publication (16) that the white mosaic is one of the „strongest” viruses on account of the immunity. But now it appears that this immunity from other virus diseases is only completely afforded a certain time after the inoculation and after a certain age of the plants. Before then some of the plants will be invaded by other viruses even by the „weaker” ones. So the condition of the plant cells is of influence.

It was also communicated that into the mixture pattern of the severe mosaic and the white mosaic the ring spot necrosis is not able to invade, even in the parts with only the severe mosaic. So we concluded that also on these parts possibly a blocking element from the white mosaic is to be found.

A confirmation for this immunizing effect in other cells than those infected with the concerned virus, is observed by the inoculations into the mixture pattern of severe mosaic and white mosaic with the ordinary mosaic and with HOLMES' distorting strain. Here these „stronger” viruses are not able to invade into the parts which contain only the „weaker” severe mosaic.

Exceptions of this observation are to be found when the formation of the mixture patterns has been performed within a certain time and the inoculated plants are younger than a certain age.

So here also the conditions of the plantcell are of influence. A rectification of the observation of the accumulation of immunizing effects of „weaker” viruses against a „stronger” one (mentioned in the former communication 16) is provisionally necessary as new experiments mostly do not confirm the facts of immunizing plants from the white mosaic as a result of inoculation with sap mixtures of severe mosaic, with ring spots necrosis and of distorting mosaic I with ring spot necrosis.

T. H. THUNG.

Proefstation voor Vorstenlandsche Tabak. Klaten (Java).

AANGEHAALDE LITERATUUR

(Literature cited)

1. AINSWORTH, G. C., „A comparison of certain English and Canadian potato viruses found infecting tomatoes.” *Ann. Appl. Biol.*, XXI, 581-587, 1934.
2. CALDWELL, J., „On the interactions of two strains of a plant virus; experiments on induced immunity in plants.” *Proc. Roy. Soc. B.*, 117, 120-139, 1935.
3. HOLMES, F. O., „A masked strain of tobacco-mosaic virus.” *Phytopathology*, 24, 845-873, 1934.
4. JOHNSON, J., „The classification of plant viruses.” *Agr. Exp. Sta., University of Wisconsin, Res. Bull.* 76, 1927.
5. JOHNSON, J. and HOGGAN, I. A., „A descriptive key for plant viruses”. *Phytopathology*, 25, 328-343, 1935.
6. KUNKEL, L. O., „Studies on acquired immunity with tobacco and aucuba mosaic.” *Phytopathology*, 24, 437-466, 1934.
7. MACKINNEY, H. H., „The inhibiting influence of a virus on one of its mutants.” *Science n.s.*, 82, 463-464, 1935.
8. MANIL, P., „De la différenciation de certains virus phytopathogènes par l'action des complexes”. *Comptes r. Sc. Soc. Biol.* CXVIII, 376, 1934.
9. OORTWIJN BOTJES, J. G., „Verzwakking van het virus der topnecrose en verworven immuniteit voor aardappelrassen ten opzichte van dit virus.” *Tijdschr. Plantenziekten*, 39, 249-262, 1933.
10. PRICE, W. C., „Acquired immunity to ringspot in *Nicotiana*.” *Centr. Boyce Thompson Inst.*, 4, 359-403, 1932.
11. PRICE, W. C., „Acquired immunity from cucumber mosaic in *Zinnia*.” *Phytopathology*, 25, 776-789, 1935.
12. PRICE, W. C., „Specificity of acquired immunity from tobacco ring-spot diseases.” *Phytopathology*, 26, 665-675, 1936.
13. SALAMAN, R. N., „Protective inoculation against a plant virus.” *Nature*, 131, 468, 1933.
14. SAMUEL, G., „The movement of tobacco mosaic virus within the plant.” *Ann. Appl. Biology*, 21, 90-111, 1934.
15. THUNG, T. H., „Smetstof en plantencel bij enkele virusziekten van de tabaksplant.” *Hand. VI. Ned.-Ind. Natuurw. Congres*, 450-463, 1931.
16. THUNG, T. H., „Infective principle and plantencel in some virus diseases of the tobacco plant II.” *Hand. VII. Ned.-Ind. Natuurw. Congres*, 496-507, 1935.
17. WINGARD, S. A., „Kosts and symptoms of ring spot, a virus disease of plants.” *Journ. Agr. Res.* 37, 127-153, 1928.

VERKLARING DER PLATEN

(Explanation of plates)

PLAAT I (PLATE I)

- Fig. 1. De meest typische symptomen van „ernstige” mozaiek.
The most typical symptoms of severe mosaic.
- Fig. 2. Symptomen van „necrose”-mozaiek.
Symptoms of ring spot necrosis.
- Fig. 3. Symptomen van Vorstenlanden „vervormende” mosaic I.
Symptoms of Vorstenlanden distorting mosaic I.
- Fig. 4. Sporadisch voorkomende uitgroeiingen bij Vorstenlanden „vervormende” mozaiek I.

Sporadically occurring outgrowths at Vorstenlanden distorting mosaic I.

Fig. 5. Mengvorm van Vorstenlanden „vervormende” mozaiek I en „witte” mozaiek.

Mixture form of Vorstenlanden distorting mosaic I and white mosaic.

Fig. 6. Mengvorm van „ernstige” mozaiek en „witte” mozaiek.

Mixture form of severe mosaic and white mosaic.

Fig. 7. De overheersching van „gewone” mozaiek over „witte” mozaiek.

The domination of ordinary mosaic on white mosaic.

PLAAT II (PLATE II)

Fig. 8. A. Een plant met „witte” mozaiek.

B. Een plant met „witte” mozaiek; later geïnoculeerd met HOLMES' distorting strain; de onderste bladeren vertoonen nog zuiver „witte” mozaiek.

C. Een plant met „witte” mozaiek; later geïnoculeerd met „gewone” mozaiek; de onderste bladeren vertoonen nog zuiver „witte” mozaiek.

A. Plant with white mosaic.

B. A plant with white mosaic; later on inoculated with HOLMES' distorting strain; the lower leaves still show the pure white mosaic.

C. A plant with white mosaic; later on inoculated with ordinary mosaic: the lower leaves still show the pure white mosaic.

Fig. 9. A. De top van een plant met een sterke overheersching van HOLMES' distorting strain over „witte” mozaiek.

B. De top van een plant met belangrijk minder geprononceerd overwicht van HOLMES' distorting strain over het witte mozaiek.

C. Een tusschenvorm tussen beide mengvormen A en C. Foto 59 dagen na de inoculaties.

A. The top of a plant with a strong domination of HOLMES' distorting strain on white mosaic.

B. The top of a plant with less pronounced domination of HOLMES' distorting strain on the white mosaic.

C. An intermediate form of both mixture patterns A and C. Foto taken 59 days after the inoculations.

PLAAT III (PLATE III)

Fig. 10. Jonge potplanten, waarvan het onderste blad *b* geïnoculeerd is geweest met „witte” mozaiek en het daaropvolgend jonger blad *a* bij A met „ernstige” mozaiek, bij B met „necrose”-mozaiek, bij C met HOLMES' distorting strain, bij D met „gewone” mozaiek. De bladeren *c* vertoonen na 10 dagen de verschillende maten van antagonistische actie. Het meest is *c* bij B met wit geïnfecteerd en het minst bij C.

Foto genomen 10 dagen na inoculatie.

Young pot plants of which the lower leaf *b* has been inoculated with white mosaic and the following younger leaf *a* at A with severe mosaic, at B with ring spot necrosis, at C with HOLMES' distorting strain, at D with ordinary mosaic. The leaves *c* show the different grades of antagonistic action. The most infected with white is *c* at B and the less at C. Photograph taken 10 days after inoculation.

Fig. 11. Hetzelfde als bij fig. 10, alleen is hier het jonger blad (*a*) geïnoculeerd met „witte” mozaiek.

Same as at fig. 10; only here the younger leaf (*a*) has been inoculated with white mosaic.

Fig. 12. Groote potplanten, waarvan een hooger blad (*a*) bij A geïnoculeerd is geweest met „ernstige” mozaiek, bij B met „necrose”-mozaiek, bij C met HOLMES' distorting strain, bij D met „gewone” mozaiek en het 4e blad daaronder telkens met „witte” mozaiek. De bladeren *b* en *c* vertoonen de antagonistische acties. Foto genomen 10 dagen na inoculatie.

Large pot plant of which a higher leaf (*a*) at A has been inoculated with „severe” mosaic, at B with ring spot necrosis, at C with HOLMES' distorting strain, at D with ordinary mosaic and the 4th lower leaf with white mosaic.

The leaves *b* and *c* show the antagonistic actions. Photograph taken 10 days after inoculation.

PLAAT IV (PLATE IV)

Fig. 13. Een kasplant, waarvan blad *a* geïnoculeerd is geweest met „witte” mozaiek en het 4e blad daaronder (*b*) met HOLMES' distorting strain. De bladeren 1, 2, 5 en 6 vertoonen de antagonistische acties; de bladeren 3 en 4 staan in de „witte sector”. Foto genomen 29 dagen na inoculatie.

A glasshouse plant of which leaf *a* has been inoculated with white mosaic and the 4th lower leaf (*b*) with HOLMES' distorting strain. The leaves 1, 2, 5 en 6 show the antagonistic action; the leaves 3 and 4 are standing in the „white sector”.

Photograph taken 29 days after inoculation.

Fig. 14. Een kasplant als in fig. 13, thans echter is blad *b* geïnoculeerd geweest met „necrose”-mozaiek. (De bladstand heeft een tegenovergestelde winding als bij fig. 13).

A glasshouse plant as in fig. 13; now however leaf *b* has been inoculated with ring spot necrosis. (The standing of the leaves has an opposite turning as in fig. 13).

PLAAT V (PLATE V)

Fig. 15. Stam van een kasplant waarvan een hooger blad geïnoculeerd is geweest met „witte” mozaiek en het 4e lagere blad (*b*) met „necrose”-mozaiek. De stam is op dit gedeelte geheel wit. Foto genomen 29 dagen na inoculatie.

Stem of a glasshouse plant of which a higher leaf has been inoculated with „white” mosaic and the 4th lower leaf (*b*) with rings pot necrosis. The stem on this part is entirely white.

Photograph taken 29 days after inoculation.

Fig. 16. Als bij fig. 15, alleen is hier blad *b* geïnoculeerd geweest met HOLMES' distorting strain. Een groene band loopt naar boven en naar beneden.

As at fig. 15, only here leaf *b* has been inoculated with HOLMES' distorting strain. A green band is developed upwards and downwards.

Fig. 17. Als bij fig. 15, alleen is hier blad *b* geïnoculeerd geweest met „gewone” mozaiek; een groene band loopt alleen naar beneden.

As at fig. 15, only here leaf *b* has been inoculated with ordinary mosaic. A green band is developing downwards.

Fig. 18. A. Een plant met „ernstige” en „witte” mozaiek geïnoculeerd.

- B. Een plant uit dezelfde inoculatieserie; hier begint in de hogere bladeren een overheersching van groen op te treden.
Foto genomen 90 dagen na inoculatie.
- A. A plant inoculated with severe mosaic and white mosaic.
- B. A plant of the same serie of inoculation; here in the higher leaves a domination of green is shown.
Photograph taken 90 days after inoculation.

I N H O U D

	blz.
1. Inleiding	11
2. De ziektesymptomen der verschillende virusziekten . . .	11
3. De tegenwerkende acties der virusziekten	13
a. Het vormen van een evenwicht	13
b. Het overheerschen	13
c. Het regelbaar evenwicht	14
d. Een partieel overwicht	15
4. De snelheid der tegenwerkende acties	15
a. Inoculaties in twee elkaar opvolgende bladeren . .	16
b. Inoculaties in een topblad en het 4e daaronder staand blad	16
c. Inoculaties in een topblad en het 5e daaronder staand blad	18
5. De richting van virusverspreiding	18
6. Discussie, aanvulling en rectificatie	20
a. De „sterkten” der verschillende virusziekten . . .	20
b. Typen van antagonismen	21
c. De snelheid van actie	22
d. Banentransport	23
e. Immuniteit ten opzichte van een derde smetstof . .	23
f. Rectificatie betreffende accumulatie van „sterkten” van vira	24
g. Mutatie of infectie bij „ernstige” mozaiek?	24
7. Summary	25
A. Four types of antagonism were formed	25
a. An equilibrium	25
b. A domination	25
c. A regulable equilibrium	25
d. A partial overweight	26
B. The rapidity of antagonistic action	26
C. The direction of virus movement	27
D. The conditions of the plant cell in relation to the immunity	28
8. Aangehaalde literatuur (Literature cited)	29
9. Verklaring der platen (Explanation of figures)	29



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3

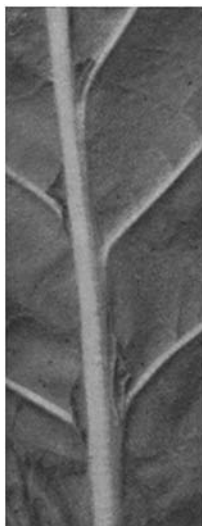


Fig. 4



Fig. 5

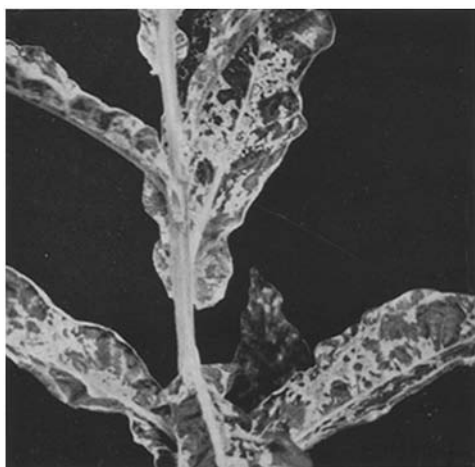


Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8

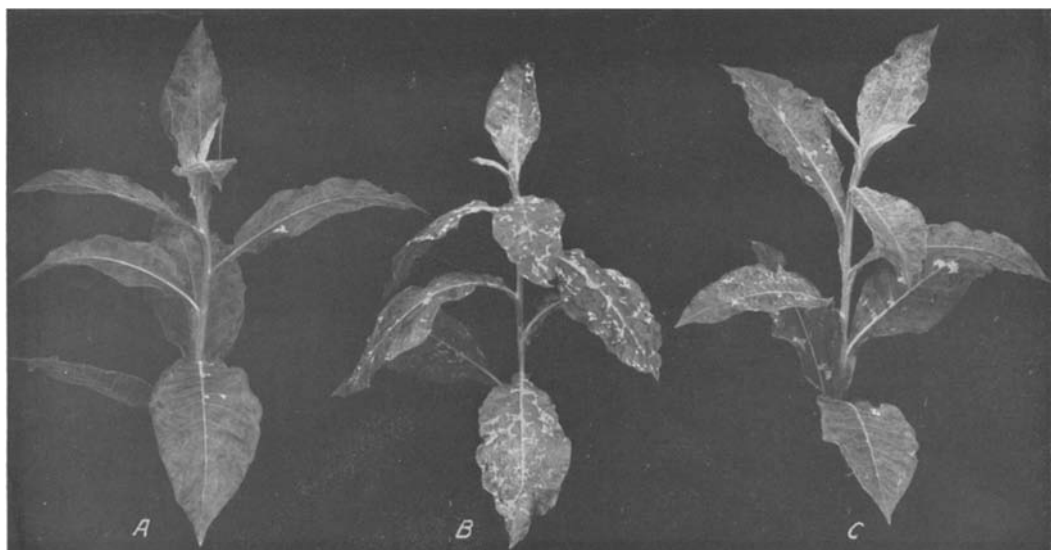


Fig. 9

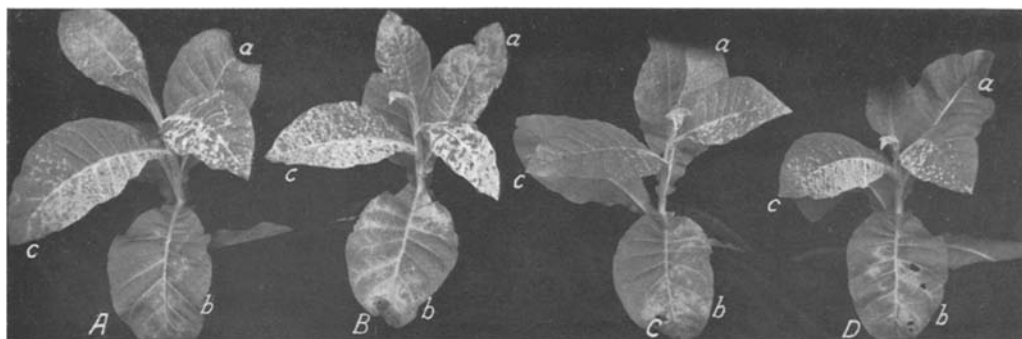


Fig. 10

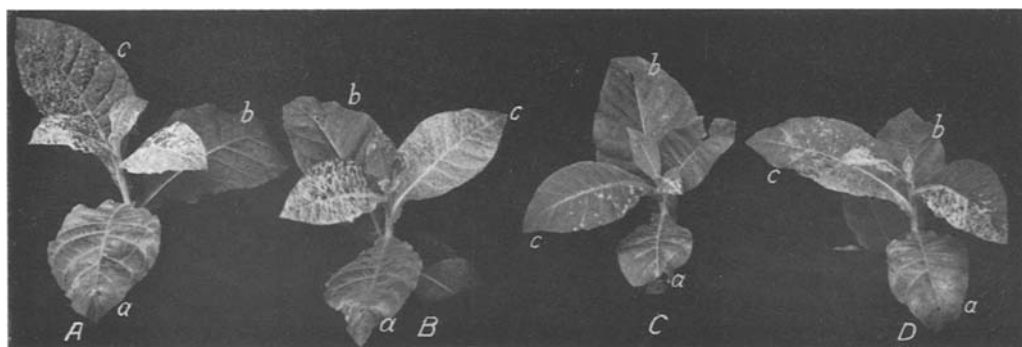


Fig. 11

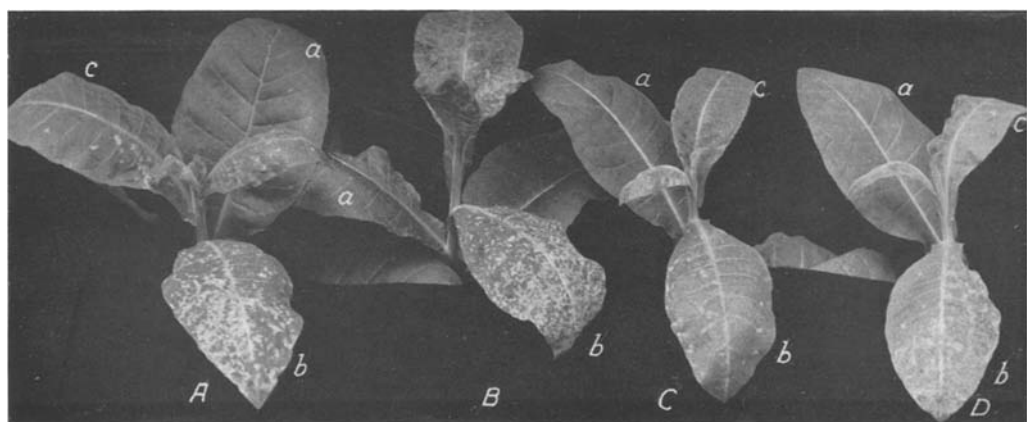


Fig. 12

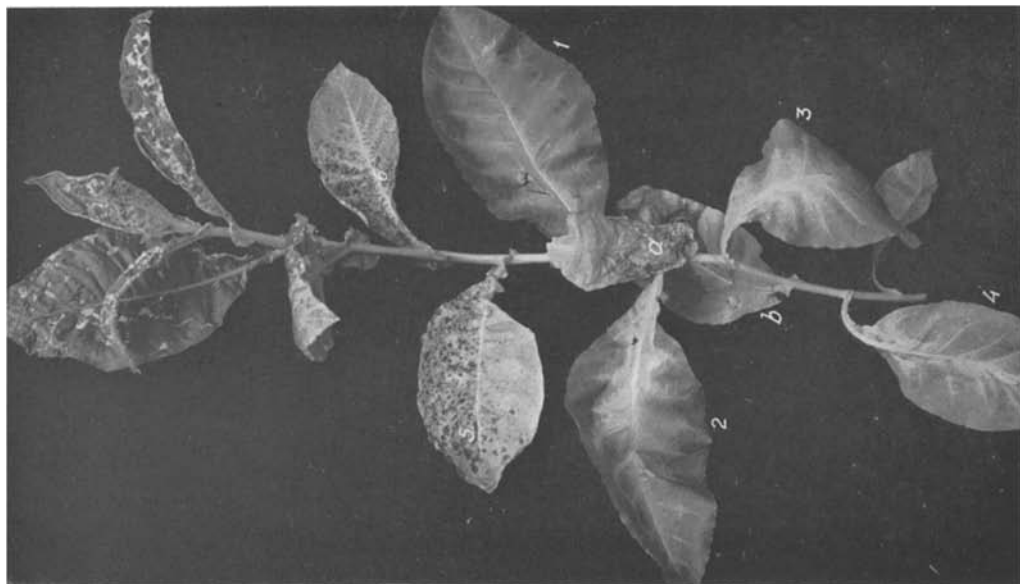


Fig. 14



Fig. 13

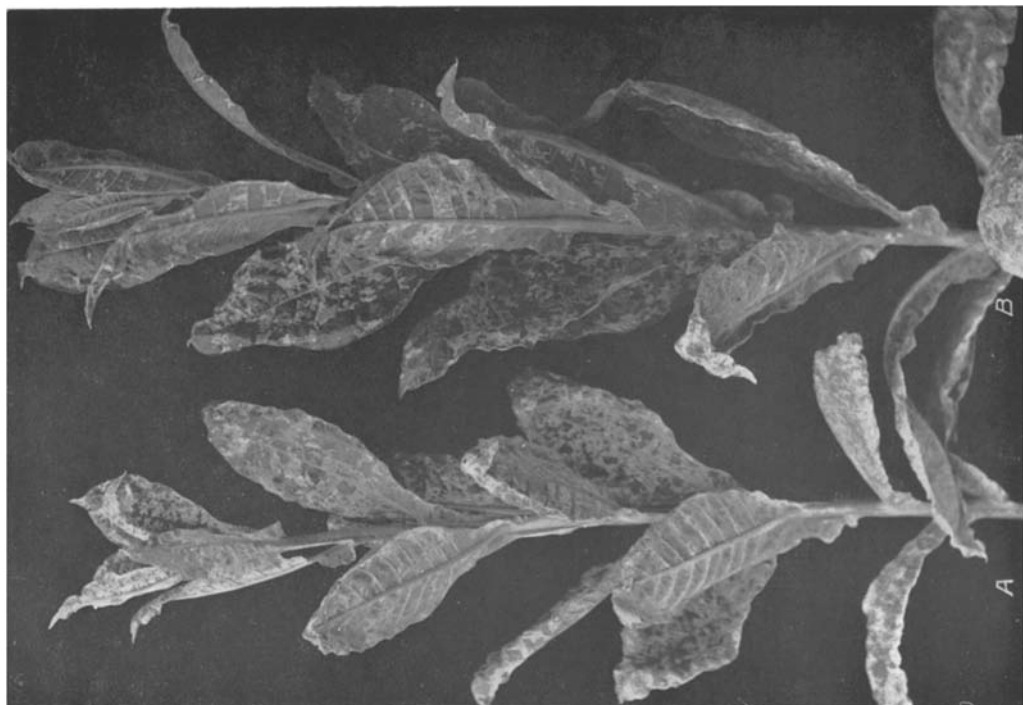


Fig. 18

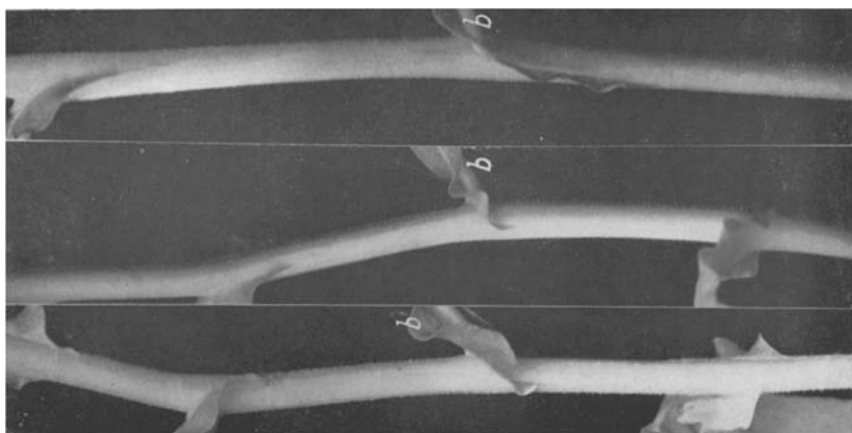


Fig. 17

Fig. 16

Fig. 15