
TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

ONDER REDACTIE VAN

IR. N. VAN POETEREN, PROF. DR. W. K. J. ROEPKE EN
PROF. DR. JOH.^A WESTERDIJK

Vijf en dertigste Jaargang — 2e Aflevering — Februari 1929

OVER APARASITAIRE UITWASSEN AAN
HOUTIGE PLANTEN

DOOR

DR. H. A. A. VAN DER LEK.

I. INLEIDING. APARASITAIRE UITWASSEN AAN KRUIDACHTIGE
PLANTEN.

Weinig onderzoekingen op plantenziektenkundig gebied hebben ook buiten den kring der phytopathologen zoo zeer de aandacht getrokken als die van ERWIN SMITH over *Bacterium tumefaciens*, den verwekker van de „kroongal” ¹⁾ bij tal van kruid- en houtachtige gewassen. Het feit, dat hier als oorzaak van, niet zelden kwaadaardige, tumoren van planten een organisme werd aangewezen, een bacterie, die in reïnculturen gekweekt kon worden, zoodat men naar willekeur weder zulke uitwassen te voorschijn kon roepen, was uit een algemeen pathologisch oogpunt dan ook wel zeer belangrijk. Immers, voor de maligne tumoren (carcinomen en andere kwaadaardige kankergezwellen) bij mensch en dier was dit nog nooit met zekerheid gelukt, zoodat vele onderzoekers dan ook aannemen, dat deze niet van parasitairen oorsprong zijn. SMITH zelf was er sterk van overtuigd, dat de door hem bestudeerde kroongal als een echten plantenkanker te beschouwen was; een plantenziekte dus, die verschillende belangrijke punten van overeenkomst zou vertoonen met den kanker van mensch en dier. Hij was sterk doordrongen van het gewicht van zijn ontdekking en de draagwijdte zijner beschouwingen en

¹⁾ Men spreekt ook in de Nederlandsche vakliteratuur veelal van „crown gall”. Aangezien dit woord echter alleen wil zeggen, dat een „gal” zich aan de kroon (der boomen) voordoet — in tegenstelling dus van een wortelgal — verdient het m.i. de voorkeur in het Nederlandsch van „kroongal” te spreken.

hij heeft dan ook meermalen de aandacht der dierpathologen er op gevestigd.

Het is hier niet de plaats op al de vraagstukken, die hiermede samenhangen in te gaan. Ik wil volstaan met te zeggen, dat verschillende jongere onderzoekers tot resultaten gekomen zijn, die niet met de zienswijze van E. F. SMITH in overeenstemming zijn; zoo o.a. ROBINSON en WALKDEN (1923), die na een nauwkeurig onderzoek tot de conclusie kwamen, dat in het bijzonder de verspreiding van de bacteriën in de gallen er op wijst, dat er geen nauwe overeenkomst bestaat tusschen de kroongal der planten en de maligne tumoren der dieren. Niettemin geven ook zij toe, dat er bepaalde trekken zijn in deze plantenziekte, die aanleiding geven tot algemeene vergelijkingen met dierlijke kankers; in beide gevallen b.v. worden de cellen geprikkeld tot actieve atypische vermeerdering. Zij achten het dan ook niet uitgesloten, dat een diepere kennis van den aard der veranderingen, die onder invloed van *Bacterium tumefaciens* plaats grijpen, licht zal kunnen werpen op dat wat er in de dierlijke weefsels plaats vindt bij het ontstaan van maligne tumoren.

Ook afgezien van de beteekenis, die zij wellicht voor de dierpathologie kunnen hebben, zijn de onderzoekingen van SMITH over de kroongal der planten hoogst belangrijk; zij hebben voor het wetenschappelijk onderzoek weer verschillende nieuwe wegen geopend. Het is dan ook niet te verwonderen, dat dit werk, met zijn hooge mate van nauwkeurigheid en zijn overvloed van bewijsmateriaal, grooten indruk gemaakt heeft, in de eerste plaats op de landgenooten van SMITH, de Amerikanen.

Zoo zien wij, dan ook hier weer het gewone verschijnsel zich voordoen, dat steeds optreedt, wanneer een wetenschappelijke ontdekking sterk de aandacht trekt: Men is aanvankelijk geneigd de beteekenis er van te overschatten. Dientengevolge zien wij, vooral in Amerika, een neiging opkomen, alle uitwassen, die zich bij planten voordoen (voor zoover zij althans niet tot andere goed bestudeerde ziekten, met bekende oorzaak terug te brengen zijn) toe te schrijven aan *Bacterium tumefaciens*. Vooral in een land als de U. S., waar een sterk streven bestaat de wetenschap ten spoedigste aan de practijk dienstbaar te maken en op grond van de resultaten van het onderzoek bepalingen in het leven te roepen ter bescherming der culturen, kan een zoodanig generaliseeren noodlottige gevolgen hebben, zooals ook uit het volgende zal blijken. Vraagt men of het werk van SMITH zelf aanleiding geeft tot deze misvatting, dan moet m.i. het antwoord ontkennend luiden. Integendeel, uit zijn publicaties blijkt, dat SMITH het bestaan van aparasitaire

uitwassen bij planten erkent en meer zelfs: dat hij ook onderzoekingen gedaan heeft teneinde langs empirischen weg zoodanige uitwassen te voorschijn te roepen. (Men zie in het bijzonder: SMITH, 1920, p. 477.) Hij werd hiertoe gebracht door zijn pogingen het wordingsproces der plantentumoren, onder invloed van *Bacterium tumefaciens*, te analyseeren. Uitgaande van het denkbeeld, dat deze tumoren hun ontstaan te danken hebben, aan de inwerking van de afscheidingsproducten der bacteriën op de weefselcellen, deed hij verschillende proeven met een aantal stoffen, die naar hij meende, als zoodanige afscheidingsproducten te beschouwen waren, zooals azijnzuur, formaldehyd, mierenzuur en ammonia. Werden b.v. bloemkoolplanten gedurende korten tijd in een gesloten ruimte aan ammoniakdamp blootgesteld, dan nam men waar, dat de bladeren eenigszins vlekkelig werden, doordat er water in de intercellulairen binnendringt. Brengt men de plant nu weder in normale omgeving, dan verdwijnen deze vlekken spoedig, maar weldra beginnen zich op de bladeren kleine uitwassen te vormen en binnen enkele dagen is het geheele bladoppervlak er mede bedekt.

Eveneens ontwikkelen zich tumoren op de bladeren der bloemkoolplanten, wanneer deze blootgesteld werden aan den damp van alcohol en azijnzuur; of wel, wanneer ze besproeid werden met verdund azijnzuur (b.v. 1 %). In deze gevallen gaat de tumorvorming uit van de huidmondjes, waardoor de stoffen naar binnen dringen. Lang groeien deze uitwassen echter niet door, volgens de opvatting van SMITH, omdat de aanvankelijke prikkel is uitgewerkt en zich niet meer herhaalt, in tegenstelling met het vormingsproces der kroongallen, waarbij de bacteriën doorgaan met de prikkelende stoffen af te scheiden.

In een andere reeks van proeven plaatste SMITH blokjes van levende aardappels (uitwendig gesteriliseerd, daarna geschild en in stukjes gesneden) in cultuurbuizen, waarin zich een vochtige wattenprop bevond. Van boven werden de buizen luchtdicht, met lak gesloten. Deze blokjes nu vormden meestal een kurklaag en daaronder ontstonden weefselwoekeringen, die de kurk veelal deden barsten, en zich ontwikkelden tot kleine tumoren. Voorts vermeldt hij de proeven van HARVEY (1918), die aantoonde, dat koolbladeren, tot -3° afgekoeld, aanvankelijk onregelmatig in kleine plekjes beginnen te bevriezen en dat, wanneer het bevriezen op het juiste moment onderbroken wordt, er zich uitwassen ontwikkelen, die hun oorsprong nemen in deze bevrozen plekjes.

Ik wil hier niet ingaan op de theoretische beschouwingen, die SMITH aan deze waarnemingen vast knoopt en de wijze, waarop hij hieruit een theorie betreffende de parasitaire tumor-

vorming ontwikkelt. Waar ik alleen op wilde wijzen is, dat SMITH de vorming van kleine tumoren, langs aparasitairen weg, allerm minst uitgesloten acht.¹⁾

Nu hebben de hier genoemde voorbeelden alle betrekking op kleine, min of meer vergankelijke uitwassen, ontstaan door woe-
kering in parenchymatische weefsels. Dat echter ook aan hout-
gewassen harde houtige uitwassen geheel zonder medewerking
van parasieten kunnen ontstaan is een feit, dat men in Amerika
vaak over het hoofd gezien heeft. Het heeft aanleiding gegeven
tot veel verwarring en tot volkomen overbodige, ja verkeerde
maatregelen. In den laatsten tijd hebben N. BROWN (1924), een
leerlinge van SMITH, doch vooral C. F. SWINGLE (1925—1927)
en A. J. RIKER (1925—1928) hier front tegen gemaakt.

Wij zullen in de volgende hoofdstukken een overzicht geven
van hetgeen er tot nu toe over de vorming dezer aparasitaire
uitwassen bekend is geworden. Wij zullen hierbij, behoudens
één uitzondering, niet stilstaan bij die knobbelvormingen, die
hun ontstaan te danken hebben aan grove beschadigingen, zoo-
als b.v. het overgroeiingen van takstompen, calluswallen, wond-
hout of wondschors, zooals die b.v. bij ringwonden, aan de basis
van stekken enz. kunnen optreden. Hiervoor kan ik verwijzen
naar de bekende handboeken, zooals dat van E. KÜSTER, Patho-
logische Pflanzenanatomie en P. SORAUER, Handbuch der Pflan-
zenkrankheiten, Bd. I, Die nichtparasitären Krankheiten; 4e
Auflage, bearbeitet von P. GRAEBNER.

II. EERSTE WAARNEMINGEN EN BESCHRIJVINGEN VAN UIT- WASSEN AAN HOUTACHTIGE PLANTEN; DE OPVATTING VAN SORAUER.

T. A. KNIGHT (1759—1838), de uitstekende Engelsche planten-
kweeker en waarnemer, vooral bekend door zijn onderzoekingen
over den invloed der zwaartekracht op den groei der planten,
vermeldt in een verhandeling over den oorsprong en de vorming
van wortels (1809), dat er een aantal appelvariëteiten zijn, waar-
van de stam en de takken bedekt zijn met „ruwe uitwassen,
gevormd door ophooping van punten, welke onder gunstige
omstandigheden wortels zouden geworden zijn” en hij voegt er
bij, dat zulke variëteiten zich steeds gemakkelijk door stekken
laten vermenigvuldigen. KNIGHT bracht bij tweejarige boompjes,

¹⁾ Verschillende voorbeelden van aparasitaire intumescenzen aan
stengels, bladeren enz. vindt men ook in het Handbuch der Pflanzen-
krankheiten door SORAUER, Bd. I. (Die nichtparasitären Krankheiten,
5e Auflage, 1924.)

waar zich deze uitwassen reeds gevormd hadden, aarde onder tegen de stammetjes en hij nam waar, dat er zich uit deze uitwassen, voor zoover zij zich in den grond bevonden, wortels vormden. Wanneer hij echter de stammetjes boven het onderste uitwas afsneed, zoodat er geen bladeren of knoppen aan den stam bleven, dan ontstonden er geen wortels, doch talrijke knoppen „en al deze knoppen ontsprongen uit de plaatsen en punten, die onder andere omstandigheden wortels zouden hebben opgeleverd”. Daarentegen ontstonden uit de uitwassen van de afgesneden stengelstukken, als deze op de gewone wijze gestekt werden, weder wortels.

Op het eerste gezicht doet deze mededeeling van KNIGHT wat vreemd aan. Wat zijn het voor knobbels of uitwassen, die al naar gelang der omstandigheden tot stengels of tot wortels kunnen uitgroeien? Bevatten zij ongedifferentieerde „Anlagen”, die zich of in de eene of in de andere richting kunnen ontwikkelen? Dit is a priori al heel onwaarschijnlijk. De verklaring is dan ook een andere. Deze opzwellingen vormen zich in hoofdzaak in de nabijheid der knoppen, vlak er boven of zijdelings er onder. Bij verdere ontwikkeling groeien zij uit tot onregelmatige uitwassen, waarin zoowel (slapende) knoppen als wortelbeginsels aanwezig zijn en welke van deze tot ontwikkeling komen hangt geheel van de omstandigheden af.

Het door KNIGHT vermelde feit, dat deze uitwassen van sommige appelvariëteiten gemakkelijk wortels vormen, schijnt in Engeland reeds zeer lang bekend te zijn. Dit althans blijkt uit een artikel van HATTON c.s. (1926): „Het voorkomen van bovenaardsche wortelknobbeltjes wordt door de Engelsche tuinbouwers in verband gebracht met een gemakkelijke beworteling van afleggers of stekken. Inderdaad bestaat er een nauwe betrekking tusschen beide verschijnselen. Reeds vanaf de 17e eeuw waren deze feiten in Engeland bekend en zij vormden de belangrijkste basis voor de selectie van de zgn. Paradijs-onderstammen” (HATTON).

Des te meer treft het ons, dat er in Duitschland en Amerika tot voor korten tijd zooveel misverstand hieromtrent heerschte; in Amerika wel in hoofdzaak onder invloed van het kroongalonderzoek.

In Duitschland waren het vooral de phytopathologen (in het bijzonder FRANK en SORAUER), die hun aandacht gewijd hebben aan de uitwassen der boomen. Voor hen hadden in Frankrijk vooral DUTROCHET (1837) en TRÉCUL (1853) er zich mee bezig gehouden. In Duitschland zijn voorts te noemen de onderzoekingen van TH. HARTIG (1852) en van F. KRICK (1891) over de

schorsknobbels van den beuk en die van C. VON GERNET (1860) over uitwassen aan oude lijsterbessenboomen.

Een goed overzicht van de op dit onderwerp betrekking hebbende literatuur bestaat er, voor zoover mij althans bekend, nog niet. Het zou echter te ver voeren den inhoud der verschillende verhandelingen uitvoerig te bespreken. Ik moet mij er toe beperken hier enkele hoofdpunten in het licht te stellen. Over de wijze van ontstaan, de oorzaken, tast men vaak nog zeer in het duister. De aanvangsstadiën ontsnappen gewoonlijk aan de aandacht en tot een experimenteel onderzoek leent zich het onderwerp niet al te best; toch zou door proefnemingen, over verscheidene jaren zich uitstrekkend, ons inzicht allicht wel vermeerderd worden. Een goede indeeling van de hiertoe behoorende verschijnselen ontbreekt ook nog. Ook in SORAUER's handboek is de stof weinig overzichtelijk behandeld; wat m.i. een gevolg is van het feit, dat de schrijver getracht heeft deze „nichtparasitären Krankheiten” in verschillende hoofdstukken, volgens de oorzaken in te deelen. Hierin is echter zooveel onzekerheid, zooveel hypothese, dat men — ondanks vaak zeer uitvoerige beschrijvingen van den anatomischen bouw der uitwassen — toch niet het gevoel krijgt, vasten grond onder de voeten te hebben.

TRÉCUL (1853) heeft het eerst een onderscheiding gemaakt tusschen:

- 1e. „Exostosen” (van DUHAMEL overgenomen) of houtige hypertrophieën, producten van den stam of tak zelf, gevormd door „une exubérance de sa végétation”, die door verschillende oorzaken kan optreden; en
- 2e. „Loupes”, die steeds uit een knop ontstaan en dus (althans in den aanvang) in directe verbinding staan met het houtlichaam van den boom.

Daarnaast dan nog als derde groep, die uitwassen, die — b.v. in verband met snoei en andere beschadigingen — ontstaan door schors- en knopwoekering.

Heel duidelijk is de onderscheiding, die TRÉCUL maakte echter nog niet.

Een van de vragen, die de onderzoekers het meest heeft bezig gehouden, is die of de uitwassen als regel hun ontstaan te danken hebben aan een of meer knoppen (slapende of adventiefknoppen) en of zij met het houtlichaam al of niet samen hangen, twee vragen die met elkaar in het nauwste verband staan. SORAUER (Handbuch, Bd. I) behandelt (onder de „algemeene verschijnselen van voedsel- of waterovermaat”) in de eerste plaats de „Kropfmasern (Holzknollen, Knollenmaser)”, waarvan hij zegt: „De mazelkrop-uitwassen ontstaan, doordat normale knoppen belemmerd wor-

den uit te loopen en uit de knopschubben zijoogen vormen. Deze oogen vormen evenmin takken of de gevormde takjes sterven spoedig weer af en uit de oksels der basale knopschubben ontstaan weer nieuwe oogen, zoodat ten slotte een klein nest van bladknoppen ontstaat." Zoodanige uitwassen vindt men bij verschillende boomsoorten, aan willekeurige plaatsen van de bovenaardsche plant. Vooral treden ze op aan plaatsen waar takken afgesneden zijn. Hier beginnen de slapende en de adventiefknoppen zich sterk te vermeerderen. Zij vormen even zoovele hindernissen voor de door het cambium van den moederstam gevormde houtelementen, die nu een geslingerd verloop aan nemen. Hierdoor ontstaat de zgn. mazelstructuur (of „vogeloog”) dezer uitwassen. SORAUER meent nu, dat hierdoor een vertraging optreedt in den afvoer van het plastische materiaal in basale richting; dientengevolge verhooging van de cambiale productie en verdikking van het houtlichaam, waardoor de „krop” ten slotte zeer groot kan worden.

Een geheel ander type van uitwassen vormen de bekende schorsknobbels van den beuk, die reeds vroeg de aandacht der onderzoekers getrokken hebben. Deze zouden, volgens de onderzoekingen van TRÉCUL en TH. HARTIG, hun ontstaan te danken hebben aan praeventiefknoppen (slapende knoppen). Aanvankelijk zouden zij dus samenhangen met het houtlichaam. Na ongeveer twintig jaar (volgens HARTIG) beginnen deze knoppen af te sterven. Doch het in de schors zich bevindende deel blijft, ofschoon het verband met het houtlichaam verbroken wordt, in leven, als het ware dus een parasiet in het schorsweefsel. Door voortgaande afzetting van concentrische houtlagen ontstaan dan die knobbels, die ter grootte van erwten tot hazelnoten uit de schors naar buiten puilen. Later is echter uit het onderzoek van KRICK (1891) gebleken, dat er ook bij den beuk verschillende typen van uitwassen optreden en dat er, behalve die, welke uit slapende knoppen ontstaan, ook andere zijn, die geheel onafhankelijk van een knop en zonder aanvankelijke verbinding met het houtlichaam in de schors zelf hun oorsprong hebben. Ook VON GERNET (1860), die een onderzoek instelde naar de schorsknobbels van oude lijsterbessenboomen, komt tot de conclusie, dat er hierbij in den regel (ook bij de kleinste door hem waargenomen) geen sprake is van samenhang met het houtlichaam van den stam en dat zij in hun ontstaan noch met slapende, noch met adventiefknoppen iets te maken hebben. Op grond van zijn onderzoekingen over de schorsknollen van appel- en pereboomen (1879) kon SORAUER zich met deze conclusie vereenigen. S. vond in de schors van appelboomen zulke houtige knollen;

centraal waren daarin harde bastbundels aanwezig; daaromheen houtparenchym, radiaal gegroepeerd. Zulke knollen treden vooral op in de nabijheid van „überwallende Wundflächen" KÜSTER, 2e druk, pag. 98) en zij behooren daardoor, evenals door hun histologisch karakter in de buurt van de wondreacties der planten thuis. De conclusie, waar S. dus toe komt, is deze: De mazelknol is een geïsoleerde houtkogel, in het schorslichaam gelegen; zijn oppervlakte wordt gevormd door een cambium- en schorsmantel, die zijn voedsel uit het omringende schorsweefsel ontvangt. Deze knollen kunnen zich uit een rustenden knop ontwikkelen en dus oorspronkelijk met het houtlichaam van den tak samenhangen. In vele gevallen echter ontstaan zij als concentrische houtafzettingen om een harden bastbundel of een andere schorsweefselgroep, zonder samenhang met den houtcylinder. Met de toenemende dikte van den boom komt de knol in de buitenste schorslagen te liggen en ten slotte kan hij afgestooten worden. Over het eerste ontstaan van deze, niet op knoppen terug te voeren knollen laten, voor zoover mij bekend noch SORAUER, noch KÜSTER zich uit. Daar waar zij in de nabijheid van groote wonden optreden, moeten wij wellicht de verklaring zoeken in het optreden van kleine geïsoleerde cambia, die zich bolvormig sluiten, b.v. rondom een harden bastbundel. STEFFEN (1908) nam in het callusweefsel, dat tusschen onderstam en ent gevormd wordt (bij *Ribes species*) het optreden waar van „kleine kugelige, nach kurzer Zeit Holzreaction gebende Zellen oder auch Zellcomplexe, die in ihrer Peripherie ein Kambium erscheinen lassen". Deze complexen, die een elliptischen vorm aannemen, geven hier aanleiding tot de vorming van wondhout tusschen ent en onderstam. Naar mej. A. HAREMAKER mij meedeelde, nam zij bij het onderzoek van den anatomischen bouw van entplaatsen eveneens bolvormig zich sluitende cambia waar. Het laat zich denken, dat dg. bolvormige cambia in de schors in leven blijven en als het ware als parasieten zich verder ontwikkelen.

Behalve de tot nu toe behandelde typen van uitwassen worden door SORAUER, door KISSA (1900) en door JAEGER (1908) een aantal gevallen beschreven, waarin er zeker geen direct verband is met knoppen, doch waarin verbredening en woekering van mergstralen een van de eerste en meest op den voorgrond tredende verschijnselen is. Reeds FRANK (1895) heeft er met nadruk op gewezen, dat de mazelhoutstructuur van het hout volstrekt niet in alle gevallen kan worden toegeschreven aan een ophooping van knoppen. Hij wijst er op, dat deze ook, geheel afgescheiden daarvan, het gevolg kan zijn van een verandering in de samen-

stelling van het hout, in de eerste plaats door een abnormale vergroting en vormverandering der mergstralen.

In het bijzonder de typen van mazelkropvorming, waarbij geen knoppen in het spel zijn, toonen veelal volgens SORAUER de beteekenis van het mergstraalweefsel en de verbreeding daarvan. S. heeft nu een theorie ontwikkeld betreffende de oorzaken van de verbreeding der mergstralen. Dit moeten, meent hij, „inwendige storingen in het evenwicht der groeiprocessen” zijn. Hij knoopt hierbij aan bij onderzoekingen van L. KNY (1901), die waarnam, dat onder den invloed van een mechanischen druk de deelingswanden in het mergstraalmeristeem een andere richting kunnen aannemen, waardoor tweerijige mergstralen tot stand komen. SORAUER meent nu, dat de wederzijdsche druk der weefsels — wanneer deze door verhoogde turgor toeneemt — tot iets dergelijks aanleiding zal kunnen geven: „Daar nu de turgor afhangt van den aard van den celinhoud, van zijn rijkdom aan water-aantrekkende verbindingen, zal iedere vermeerdering in den toevoer van plastisch materiaal een verschuiving van de onderlinge drukverhoudingen der afzonderlijke weefsels veroorzaken” enz. SORAUER stelt zich nu verder voor, dat een zoodanige toevoervermeerdering van plastisch, materiaal ontstaat „bij verwijdering van verbruikshaarden”. Hij meent, dat de hier bedoelde uitwassen vooral optreden ten gevolge van het afsnijden van takken, zooals dit b.v. bij het opknappen („ausputzen”) der stammen en bij den snoei geschiedt.

Men kan niet zeggen, dat deze beschouwingen van SORAUER zeer overtuigend zijn en een experimenteele basis ontbreekt er geheel aan. SORAUER heeft waargenomen, dat verbreede mergstralen veelal het uitgangspunt zijn voor de vorming van uitwassen. Hij heeft daarop als vanzelf sprekend aangenomen, dat deze verbreede mergstralen op zichzelf reeds een abnormaal verschijnsel vormden (dus het begin van het ziekteproces). Hij heeft daarop er een beschouwing over gegeven, hoe men zich dit verschijnsel ontstaan kan denken. Doch hij heeft verzuimd den bouw der „zieke” planten te vergelijken met dien van normale, teneinde na te gaan of deze verbreede mergstralen ook al in het normale bouwplan van de plant voorkomen. Zooals wij in het volgende hoofdstuk zullen zien is dit inderdaad het geval: Deze verbreede mergstralen komen bij tal van planten ook in normalen toestand voor en alleen in sommige gevallen vormen zij het uitgangspunt van uitwassen.

III. WORTELBEGINSELS EN HUN VERBAND MET DE VORMING VAN UITWASSEN.

Uit het voorafgaande bleek, dat men in de phytopathologie, zooals die zich in Duitschland onder FRANK en SORAUER ontwikkelde, de houtige uitwassen in den regel opvatte als reacties op verwondingen, als storingen in de normale stofwisseling en hun optreden meestal in verband bracht of met de aanwezigheid van knoppen, met abnormale, overvloedige knopvorming of wel met een abnormale vergrooing en vormverandering der mergstralen zonder aanwezigheid van knoppen.

Het belangrijke onderzoek van BORTHWICK (1905) in Engeland, waardoor de samenhang tusschen bijwortels, mazelhoutstructuur en houtige uitwassen aan het licht kwam, bleef in Duitschland onopgemerkt. Evenmin werd door de phytopathologen aandacht geschonken aan het onderzoek van L. VON GRAEVENITZ (1913), waaruit het veelvuldig voorkomen van wortelbeginsels in verband met sterk verbrede mergstralen (in houtige stengels) gebleken was. Hierdoor is hun het feit ontgaan, dat de wortelbeginsels, evenzeer als de knoppen aanleiding kunnen geven tot de vorming van houtige uitwassen en dat in vele gevallen, zoo niet alle, waarin de uitwassen werden toegeschreven aan het optreden van „mergstraalwoekeringen”, deze uitwassen in hun ontstaan nauw samenhangen met de aanwezigheid van wortelbeginsels.

Wij hebben dus te doen met het merkwaardige feit, dat er twee groote groepen van houtige uitwassen bestaan, die beide, wat hun oorsprong betreft, zijn terug te voeren tot de aanwezigheid van „Anlagen”: de eene tot die van stengelknoppen, de andere tot die van wortelbeginsels. Daar wij ons nu verder in hoofdzaak met deze tweede groep zullen bezig houden, zal het gewenscht zijn over deze wortelbeginsels zelf iets mee te deelen:

Wortelbeginsels (of rhizogenen) zijn groepen van meristematische cellen, die op de grens van bast en hout, in samenhang met het cambium gelegen zijn. Men zou ze gevoegelijk „slapende wortels” kunnen noemen. Zij kunnen onder bepaalde omstandigheden tot wortels uitgroeien en voor zoo ver wij weten, ook uitsluitend en alleen tot wortels. Het zijn dus „orgaanreserven”, die wanneer een stengelstuk van de plant wordt afgescheiden, dit in staat stellen zich snel te bewortelen. Het is een merkwaardig feit, dat men bij verschillende boomsoorten (b.v. vele wilgen en populieren) in de geheele kroon tallooze van zulke wortelbeginsels vindt, waardoor betrekkelijk kleine stengelstukken — door de aanwezigheid dus zoowel van slapende knoppen als van wortelbeginsels — een sterk regeneratievermogen hebben. Wij

vinden de wortelbeginsels bij vele planten, die op vochtige standplaats thuis behooren, waar zulke afgescheiden, zich snel wortelende stukjes, een groote levenskans hebben. Zoo heeft b.v. *Cornus alba* wortelbeginsels, terwijl deze bij *C. alba* en *C. sanguinea*, die op droge gronden voorkomen, ontbreken (volgens VON GRAEVENITZ). De wortelbeginsels werden reeds in 1846 door TRÉCUL beschreven, o.a. bij *Salix viminalis* en *Populus fastigiata*. Nadat ze vrijwel vergeten waren, heeft L. VON GRAEVENITZ (1913), die een onderzoek instelde naar de factoren, welke het bewortelingsvermogen van stekken bepalen, ze weder gevonden. Ook dit onderzoek schijnt vrijwel onopgemerkt te zijn gebleven. Ik heb het in het Landbouwkundig Tijdschrift (October, 1928) uitvoerig besproken en wil daarom hier alleen vermelden, dat de schrijfster bij een twintigtal houtgewassen het voorkomen van wortelbeginsels geconstateerd heeft. Hieronder zijn een aantal bloemheesters, b.v. *Deutzia* en *Philadelphus* soorten; voorts *Salix viminalis* en *pentandra*, *Populus nigra* en *Cydonia vulgaris*. Van den appel onderzocht zij slechts één variëteit (één boom) en zij vond daarbij geen wortelbeginsels; evenmin bij den peer. Vervolgens heb ik (1925) wortelbeginsels beschreven bij verschillende *Salix* en *Populus*-soorten en bij *Ribes nigrum*. Sindsdien werden zij nog gevonden bij bepaalde variëteiten van appel (doucin) en kwee en zeer krachtig ontwikkeld bij de gage, *Myrica Gale* (Van Vloten, 1928).

Men vindt de wortelbeginsels bij sommige planten hoofdzakelijk of uitsluitend in de omgeving der knoopen (nodale wortelbeginsels), bij andere ook in de internodiën (internodale wortelbeginsels). Bij vele planten zijn het in het bijzonder de knoopen waar zich, bij stekken en afleggers de wortels vormen. Wanneer er echter krachtige internodale wortelbeginsels aanwezig zijn (b.v. bij *Populus trichocarpa* en *Ribes nigrum*) kan men in den regel een snelle ontwikkeling van wortels over de geheele internodiën waarnemen. Alle wortelbeginsels, zoowel nodale als internodale hebben gemeen, dat men ze aan de grens van hout en bast vindt, in samenhang met het cambium en dat ze gelegen zijn voor een of meer verbrede mergstralen (meestal primaire) of, voor zoover het de nodale betreft, bij de breede mergverbindingen, die in de knoopen ontstaan door het uittreden der bladbundels en de vertakkingen van de as, de zgn. blad- en knopleemten in den houtcylinder. De mate van ontwikkeling, die de wortelbeginsels bereiken, loopt bij verschillende planten uiteen. Onder het microscoop zijn alle echter duidelijk te kennen aan de kleine protoplasmarijke cellen, die sterk afsteken bij de ontwikkelde cellen der omringende „Dauergewebe”.

Reeds in den aanvang van mijn onderzoek naar de wortelbeginsels trof het mij, dat in sommige gevallen hun ligging reeds aan de oppervlakte zichtbaar is. Bij *Populus trichocarpa* kan men soms kleine verhevenheden aan de schors waarnemen. Bij onderzoek blijkt dan, dat zich een krachtig ontwikkeld wortelbeginsel hieronder bevindt. Dat echter deze wortelbeginsels ook aanleiding kunnen geven tot de vorming van groote knobbels en uitwassen, werd mij eerst duidelijk bij het onderzoek der kwee- en doucin-onderstammen. Voorts bleek mij toen uit het reeds genoemde artikel van BORTHWICK (1905), dat deze hetzelfde verschijnsel reeds bij verschillende andere boomsoorten opmerkte.

BORTHWICK nam bij verschillende boomen, zoowel coniferen als loofboomen, uitgroeisels waar, die zich voordeden in den vorm van papilachtige wratten, b.v. bij *Cupressus Lawsoniana* en *Thuja gigantea*; bij *Acer spec.*, waar zij afzonderlijk optraden of wel vereenigd tot grootere wrattige massa's; bij *Ulmus campestris*, waar veelal was waar te nemen, dat korte cylinders het periderm der wratten doorboorden. Of wel, zij deden zich voor (bij appel) als koraalachtige massa's, die vooral aan de basis van kort- en langloten optraden en soms groote stukken van stammen en takken bedekten.

Het anatomisch onderzoek leerde, dat al deze uitgroeisels in wezen terug te brengen waren tot bijwortels. De schr. geeft goede afbeeldingen, b.v. voor *Cupressus Lawsoniana*, waarbij men op de dwarse doorsnede kan waarnemen, dat men de uitwassen naar binnen kan volgen, door verscheidene jaarringen, als cylindrische verlengingen, tot zij ten slotte, naar het centrum toe, overgaan in normale mergstralen. In dit punt komen alle door hem onderzochte uitwassen overeen: zij ontspringen alle van mergstralen, die door een proces van celdeeling abnormaal breed zijn geworden, zoodat zij zich voordoen als cylinders, die door hout en bast heen loopen en zich door een proces van apicalen groei (radiaal t.o. van de stengelas) in de schors voortzetten als wortelbeginsels („root-rudiments"). Door hun groei, speciaal in tangential richting, dwingen zij de elementen van xyleem en phloem tot het aannemen van een gebogen of geslingerd verloop, zooals men dat vindt in de zgn. vogelooestructuur („bird eye"). De schr. is het uitvoerigst in zijn beschrijving van de vorming der uitwassen der beide genoemde Coniferen, *Cupressus Lawsoniana* en *gigantea*. Deze zijn onregelmatig over den stengel verspreid; zij ontstaan uit internodale wortelbeginsels. Op dwarse doorsnede ziet men, dat het cambium van den stengel overgaat in het uitwas en dat men in het laatstgenoemde

kan onderscheiden tusschen een centraal, of asgedeelte en een peripheer gedeelte. De schors is niet verdikt, neemt dus feitelijk geen deel aan de vorming van het uitwas. De eerste veranderingen vinden plaats in den mergstraal. De cellen daarvan worden zeer rijk aan protoplasma en krijgen groote kernen. Zij gaan zich radiaal deelen, zoodat de straal in de breedte toeneemt en ten slotte zijn plaatvormige gedaante verliest en (op tangentielle doorsnede) meer cilindrisch wordt. Een van de afgebeelde doorsneden toont een zoodanigen straal, die zich hier, op dwarse doorsnede, als een wig voordoet, naar den omtrek toe breder wordt en op de grens van hout en schors overgaat in een knopvormig lichaam, dat geheel uit protoplasmarijke cellen, met groote kernen, bestaat. Dit is een volkomen wortelbeginsel, internodaal; de overeenkomst met die van sommige Dicotylen, zooals b.v. die van *Ribes nigrum*, door mij afgebeeld (VAN DER LEK, 1925, 1928) is werkelijk treffend. (Zie Plaat II, fig. 1 en 2). Bij den eschdoorn (*Acer*, zonder vermelding van de soort) vond de schr. bij jonge boomen op vochtige standplaats, dat op verscheidene plaatsen de adventiefwortels het periderm doorboord hadden en als korte cylinders naar buiten staken. Dwarse doorsneden door deze cylinders toonden duidelijk, dat men hier met wortels te doen had. De wortels sterven in den regel vrij spoedig af, waarbij zich van tevoren een kurklaag vormt als afscheidingsweefsel, een proces, dat dus doet denken aan het afwerpen der bladeren. Op sommige plaatsen hoopen zich de wortelbeginsels en de rudimentaire wortels sterk op, waardoor wrattige verhevenheden ontstaan. Op doorsnede, tangential t.o. van den stam, toonen deze duidelijk een „vogeloog-structuur”. Het beeld komt sterk overeen met dat wat SORAUER geeft van een „mazelkrop” van den ahorn (*Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 4e druk, Bd. I, fig. 89, pag. 391). Er valt niet aan te twijfelen, dat deze structuur bij den eschdoorn ontstaan kan door verhoude rhizogene mergstralen. Bij *Ulmus campestris* werden in grooten getale eenvoudige wratten waargenomen en het bleek, dat dit eveneens rudimentaire wortels waren.

Belangrijker zijn de waarnemingen bij *Ulmus montana*. Hier vond de schr. ten eerste afzonderlijke wratten, in het bijzonder aan waterloten, die dicht aan de basis ontsprongen. De schr. merkt op, dat de wratten hier hoofdzakelijk aan de onderzijde dezer takken voorkomen. Dit is interessant in verband met soortgelijke waarnemingen, die wij hier deden bij appel en kwee; het staat ongetwijfeld in verband met het feit, dat in het algemeen de vorming van bijwortels vaak bevorderd wordt door de zwaartekracht (zie b.v. LOEB, 1924).

Behalve in deze eenvoudige wratten vond de schr. de rudimentaire wortels ook in de groote knobbels, die deze planten aan hun basis vertoonden. Deze knobbels waren zooals gewoonlijk dik bedekt met kleine adventiefknoppen, maar bij zorgvuldig onderzoek bleek, dat er ook talrijke wortelrudimenten aanwezig waren, die licht voor knoppen konden worden aangezien. Schr. beeldt beide naast elkaar af; zijn waarnemingen zijn ongetwijfeld juist. Hieruit volgt, dat men bij *Ulmus montana* uitwassen aantreft, bij welker vorming zoowel stengelknoppen als wortelrudimenten in het spel zijn. Hetzelfde nam de schr. waar bij den lijsterbes, *Sorbus Aucuparia*. De waarnemingen bij den laurierkers, *Prunus Laurocerasus*, zijn van eenig belang, omdat wij hierbij met een van de weinige in de literatuur vermelde gevallen te doen hebben, waarbij het verschijnsel een beslist pathologisch karakter droeg. Er is een tak afgebeeld, die dicht bezet is met adventiefwortels. Deze schijnen, voor zoover uit de figuur is op te maken, hier door de schors naar buiten te zijn gekomen en zij doen zich meer voor als korte aanhangsels, dan als wratten of knobbeltjes. De schr. vermeldt, dat zulke takken steeds vroegtijdig afsterven. Op de doode takken vond hij geregeld de fructificatie van een en dezelfde zwam, waarvan hij echter niet weet te zeggen, of zij iets met de ontwikkeling der bijwortels te maken heeft. Wij blijven hier dus omtrent het verloop van het proces in het onzekere. Misschien hebben de naar buiten doorbrekende wortels eenvoudig de ingangspoorten gevormd voor de een of andere schimmel, of wel het is een saprophyt geweest. Het is echter ook niet uitgesloten, dat de schimmelaantasting zelf aanleiding gaf tot de ontwikkeling der bijwortels.

Ten slotte zijn, in verband met het volgende, vooral ook zijn waarnemingen bij twee appelboompjes (welke variëteit wordt niet vermeld) van belang. Hier vond hij groote stukken van stam en takken bedekt met koraalachtige uitwassen, vooral aan de basis van kort- en langloten. Het is duidelijk, dat wij hier met soortgelijke uitwassen te doen hebben, als waarvan reeds KNIGHT melding maakt. Ook hier bleek, dat zij bij warmte en vochtigheid zeer snel uitgroeien tot typische bijwortels. Zij vertoonen positieve geotropie en bedekken zich in vochtige lucht met wortelharen. Volgens hun anatomischen bouw zijn het normale bijwortels. Zij nemen ook hier hun oorsprong uit sterk verbreedde mergstralen, die „aan hun toppen opzwellen”. De schr. geeft daar een afbeelding van; ook hier hebben wij te doen met een typisch wortelbeginsel. De kleine protoplasmarijke cellen zijn goed zichtbaar. Deze wortelbeginsels kunnen nu een begin van ontwikkeling doormaken en tot cylindervormige organen uitgroeien, zonder

dat de schorslaag verbroken wordt. Bovendien hebben deze rudimentaire wortels neiging zich reeds vroeg aan hun basis te vertakken, waardoor de dicht opeen gepakte wortelrudimenten ontstaan. Op deze wijze vormen zich dan de wrattige uitwassen.

IV. TOEPASSING VAN HET VOORAFGAANDE OP EENIGE OUDERE ONDERZOEKINGEN.

Het onderzoek van BORTHWICK, eenigszins verborgen in de „Notes” van den Botanischen Tuin te Edinburgh, is — ofschoon zoowel voor morphologen als phytopathologen belangrijk — vrijwel onopgemerkt gebleven. Kort samengevat waren zijn resultaten dus deze: Bij een aantal houtgewassen kunnen mergstralen breed en cilindrisch worden en zich voortzetten in adventiefwortels. Veelal treden bij deze gewassen, in verband met deze mergstralen, met de wortelrudimenten en met de adventiefwortels, eenvoudige of samengestelde uitwassen op. In sommige gevallen is waar te nemen, dat de rudimentaire wortels reeds vroeg zich aan hun basis vertakken, waardoor wrattige uitwassen met opeengepakte wortelrudimenten ontstaan; in andere gevallen, dat in de uitwassen, behalve deze wortelrudimenten ook adventiefknoppen optreden.

Deze feiten kunnen er nu m.i. toe strekken verschillende andere waarnemingen, in het bijzonder van Duitsche phytopathologen, in een beter licht te stellen. Noemen wij in de eerste plaats een onderzoek van SORAUER (1891) betreffende „kanker” bij zwarte bes (*Ribes nigrum*). SORAUER beschrijft hier aan eenjarige takken halfkogelvormige uitwassen, hard, kurkkleurig en, onder doorbreking van de buitenste lagen, voortkomend uit het binnenste van de schors. Soms staan er twee à drie dicht bij elkaar; aan ouder hout vindt men soms een ophooping, meerdere over elkaar. De tak wordt dan abnormaal dik; hierbij is ook het houtlichaam in dikte toegenomen. Op dwarse doorsnede ziet men, dat de witte houtring waaivormig in het uitwas uitstraalt. Knopvorming is daaraan nooit waar te nemen. Uit het anatomisch onderzoek blijkt, dat deze wratten hun oorsprong nemen uit verbrede mergstralen, waarvan in het bijzonder ook het periphere, in de binnenste schors gelegen eind, een eigenaardige ontwikkeling vertoont en hier een „Wuchergewebekegel” vormt, klaarblijkelijk uit kleine, meristematische cellen bestaande. SORAUER beschrijft, hoe hieruit reeds binnen in de schors een cylindervormig orgaan ontstaat, dat zich in een door houtelementen gescheiden merg- en schorscylinder differentieert. Het is

wel vreemd dat SORAUER de wortelnatuur hiervan niet heeft opgemerkt; vooral als wij zien, dat zijn afbeelding (fig. IIa) van de dwarse doorsnede den typischen radialen bouw van een jongen wortel vertoont. Hij beschrijft, hoe men reeds in zeer jonge takdeelen zulke „abnormale mergstralen” kan vinden. De „ongelijkmatigheid” in den bouw der mergstralen is reeds op te merken in den nog zeer zwakken houtring van den jongen stengel. Ook de vertakking van „das wuchernde Achsengewebe” heeft SORAUER beschreven. Dit is het wat aanleiding geeft tot de genoemde waaivormige uitstraling en (uitwendig gezien) de ophooping van twee en meer uitwasjes.

Ondanks de groote uitvoerigheid van de anatomische beschrijving, die ik hier niet zal weergeven, dient men op te merken, dat de hoofdzaken hier feitelijk aan SORAUER ontgaan zijn. Immers, het is gebleken (VAN DER LEK, 1925), dat de geheele eigenaardige bouw van den stengel, de sterk verbrede mergstralen, de „woekerkegel” enz. tot het normale bouwplan van den stengel behooren. Wanneer SORAUER dan ook nadrukkelijk zegt: „Man hat hier ganz zweifellos den Beweis, dass bei diesen Krebs die Hypertrophie der Markstrahlen die Primärererscheinung ist” is dit m.i. volkomen onjuist. Aan de theoretische beschouwingen betreffende de oorzaken van deze hypertrophie wordt daardoor de basis ontnomen. SORAUER meent nl. ook hier te doen te hebben met „eine Disposition des Individuums zur leichten Bildung von Wuchergewebe. Der aktive Ausdruck dieser Neigung, d.h. das wirkliche Auftreten von Krebsknoten wird erst veranlasst durch eine Störung des bisherigen Wachstumsmodus”. Die storing zoekt SORAUER hier in het feit, dat de bedoelde struik nog niet lang van te voren verplant was en in de daarmee gepaard gaande wortelbeschadiging. Waar echter dit alles nu op geheel losse gronden berust, zal men naar een andere verklaring voor het optreden dezer uitwassen moeten zoeken. Een feit is, dat — ofschoon de wortelbeginsels en de daarmee in verband staande breede mergstralen bij *Ribes nigrum* talrijk en krachtig ontwikkeld zijn — deze (althans voor zoover mij bekend) slechts hoogst zelden tot de vorming van uitwassen, zooals door SORAUER hier beschreven, aanleiding geven. Uit de beschrijving van SORAUER blijkt, dat vaak mycelium was waar te nemen: „das auch auf die äusseren, gebräunten und im Absterben begriffenen oder bereits toten Zellen des primären Krebskegel übergeht”. Deze primaire kankerkegel is echter niets anders dan het wortelbeginsel. Beteekenis hecht SORAUER aan dit mycelium niet, zoodat wij dan ook omtrent deze zwam geheel in het duister blijven. Toch acht ik het in dit geval het waarschijnlijkst, dat men hier te doen

heeft met een parasiet, die den prikkel gegeven heeft tot deze abnormale woekering der wortelbeginsels. Zekerheid hieromtrent zou men alleen door isolatie van de schimmel en infectieproeven met reïnculturen kunnen krijgen. Wij komen hier dus niet verder dan een veronderstelling. Door experimenteel onderzoek zou kunnen blijken of het mogelijk was door een plotselinge wijziging in de uitwendige factoren, door een „Störung des bisherigen Wachstumsmodus”, ook zonder medewerking van een parasiet, zulke uitwassen bij *Ribes nigrum* te veroorzaken; doch de kans op positieve resultaten lijkt mij hierbij niet groot. Hoe het zij, mochten zij weder worden aangetroffen, dan zal een hernieuwd onderzoek misschien meer licht op deze, pathologisch-anatomisch interessante uitwasvorming kunnen werpen.¹⁾

In de tweede plaats moet ik hier vermelden een publicatie van N. W. KISSA (1900), over uitwassen bij *Pirus Malus Chinen-sis*. Als „ein Beispiel richtiger Kropfmaserbildung” beschrijft KISSA hier de uitwassen, die, zooals wij zagen KNIGHT reeds in 1809 vermeldde en die in Engeland reeds lang onder den naam van „burr-knots” of „rootknots” bekend waren. KISSA vond ze aan twee- en driejarige takken op willekeurige plaatsen, als talrijke, den tak omgevende of slechts aan de onderzijde geplaatste uitwassen, ophooping van kegelvormige wratten, die stervormige groepen of „spiessige Polster” vormden. Een van de belangrijkste kenmerken dezer uitwassen ziet KISSA in het feit, dat zij met het houtlichaam van den tak in verbinding staan, „da die Bildung hier von den Markstrahlen ausgeht”. Men treft er nl. kegelvormige „Spiesse” in aan, waarvan het centraallichaam uit verbrede, meestal primaire, mergstralen ontstaat. Zeer merkwaardig is de volgende uitspraak: „Zufolge seines anatomischen Baues erweist sich der Maserspiess als ein Zweig ohne Augen”. Evenals een normale tak vertakt zich de „Maserspiess” en verlengt zich door topgroei, „aber weder der primäre Maserspiess noch die secundären Abzweigungen lassen jemals die Anlage von Blättern oder Knospen erkennen”. Dat deze „takken zonder oogen” niet anders zijn dan adventiefwortels, is ook dezen schrijver niet duidelijk geworden, iets wat toch een dwarse doorsnede door zulk een „Spiess” had kunnen leeren. Overigens geeft het artikel een

¹⁾ Na de voltooiing van dit artikel blijkt mij, dat J. H. WAKKER reeds in 1889 soortgelijke uitwassen beschreven heeft bij *Ribes alpinum* en *Ribes cynosbati*. Hem is het verband met de bijwortelvorming volkomen duidelijk geworden. Het korte maar voortreffelijk stukje is te vinden in de Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles, Tome XXIII (1889), pag. 396—400. WAKKER heeft het verschijnsel aangeduid als „rhizomanie”. In de door hem beschreven gevallen was „geen spoor van een parasiet” waar te nemen.

duidelijk beeld van het ontstaan dezer uitwassen: de differentieering der weefsels (in schors, cambium en hout) vindt reeds in de eerste ontwikkelingsstadiën plaats, nog binnen in de schors van den moedertak; deze laatste vertoont dan meestal alleen nog slechts een geringe opzwellung. Bij onderzoek vindt men dan daarin een aantal sterk ontwikkelde „mit meristematischer Kappe versehene” mergstralen. Door den verderen groei daarvan ontstaat een uitwas, die dan doorbroken wordt door de „Maser-spiesse”, welke nog eenigen tijd doorgroeien, doch spoedig hun groei staken en verdrogen. De geheele beschrijving en de afbeelding toonen ons, dat wij hier te doen hebben met een uitwasvorming, die ten nauwste verband houdt met de aanwezigheid van wortelbeginsels en daarmee corresponderende mergstraalverbredingen, welke beide ook hier naar alle waarschijnlijkheid een kenmerk van de normale plant moeten geweest zijn en dus in hun oorsprong nauwelijks pathologisch genoemd kunnen worden.

Een meer pathologisch karakter hadden, naar het schijnt, de door J. JAEGER (1908) beschreven uitwassen bij appelboompjes. Het stuk geeft een vrij uitvoerige beschrijving dezer „Kropfmaserbildungen”; verder veel theoretische beschouwingen van twijfelachtige waarde. De uitwassen vertoonden zich bij ongeveer dertienjarige zaailingen, als kropachtige gezwollen, die aan het onderste deel der struiken het grootst waren en dicht bijeen stonden, echter ook aan oude en jonge takken, zij het ook zwakker ontwikkeld voorkwamen; zij waren hoogstens 2 c.M. hoog en 5 c.M. in doorsnede. De schrijver vermeldt, dat zij langzamerhand afsterven en dat, waar zij dicht bijeen staan, in de verdere stadiën ook de aangetaste tak door verdroging ten gronde gaat.

Toch hebben wij ook hier, zooals uit de beschrijving van den anatomischen bouw blijkt, ongetwijfeld te maken met een vorm van „burr-knots” en de vorming hangt ook hier onmiddellijk samen met de aanwezigheid van wortelbeginsels en daarmee in verband staande mergstraalverbredingen. In het bijzonder laat de beschrijving en afbeelding van een beginstadium der uitwasvorming (Afb. 3) daaromtrent geen twijfel. De afbeelding toont duidelijk het beeld van den verbreedten mergstraal, die daar waar hij in de schors overgaat, eindigt in een afgerond lichaam uit kleine dunwandige protoplasmarijke cellen bestaande. Ook het beeld van de tangentiale doorsnede (afb. 5) is karakteristiek: een groep van kleine, isodiametrische plasmarijke, chlorophyll-vrije cellen, met dunne onverhoude membranen. Dit kunnen niet anders dan de meristematische cellen van het wortelbeginsel zijn. De overeenstemming b.v. met de afbeelding van BORTH-

WICK (Pl. XI, fig. 42), die eveneens op appel betrekking heeft en een doorsnede toont door een tak „showing beginning of adventitious root”, is volkomen. De hier door JAEGER beschreven uitwassen onderscheiden zich van die door BORTHWICK door een geringe neiging tot uitgroeiing van de wortelbeginsels. Volgens haar beschrijving zijn de jonge uitwassen geheel glad; de oudere worden vaak, doch niet altijd wrattig. Wij hebben hier blijkbaar te doen met het eerste type van burr-knots, genoemd door HATTON c.s. (1926) en afgebeeld op fig. 4 en fig. 5. Naar mijn meening is dan ook het door JAEGER beschreven geval niet anders, dan een gewone veelvuldig voorkomende burr-knotvorming, die dus nauwelijks pathologisch mag heeten. Eenigszins vreemd blijft dan wel het door de schr. vermelde pathologische karakter van het verschijnsel. Voor zoover uit de literatuur blijkt, zou dit een vrijwel op zichzelf staand feit zijn. Of het inderdaad goed is waargenomen blijft een open vraag.

V. ALGEMEENE BESCHOUWINGEN OVER DE VORMING VAN UITWASSEN, IN SAMENHANG MET DE AANWEZIGHEID VAN ORGAANRESERVEN.

Wij hebben reeds gewezen op het merkwaardige feit, dat er twee groote groepen van houtige uitwassen zijn, die beide, wat hun vorming betreft, nauw samenhangen met de aanwezigheid van „Anlagen”, hetzij knoppen, hetzij wortelbeginsels. Wij willen thans hierop nog wat dieper ingaan. In de eerste plaats moeten wij dan opmerken, dat een scherpen grens tusschen deze beide groepen niet altijd te trekken is. Zoo vermeldde ik reeds, dat BORTHWICK bij *Ulmus montana* en *Sorbus Aucuparia* uitwassen waarnam, waarin zoowel knoppen als wortelbeginsels aanwezig waren.

Deze samenhang van „Anlagen” en de vorming van uitwassen is niet zoo eenvoudig te verklaren. In een aantal gevallen is de aanwezigheid van knoppen niet als het primaire te beschouwen, doch veel meer als een gevolg. Dit is zeker het geval, waar als reactie op verwonding, verdikkingen, vorming van callus, wondhout enz. optreedt en dan secundair (wellicht door een ophooping van voedingsstoffen) zich adventiefknoppen ontwikkelen. In andere gevallen kan men met recht den knop als het primaire beschouwen. Dit althans schijnt wel te gelden voor die gevallen, waarin slapende knoppen na verloop van tijd het aanvankelijk verband met het houtlichaam verliezen en min of meer onafhankelijk, als het ware als onschadelijke parasieten, in de schors verder vegeteeren.

Zien wij van deze gevallen af, dan bestaat er verder een groote overeenkomst tusschen de slapende knoppen en de wortelbeginsels. De slapende knoppen handhaven het oorspronkelijk verband met den moederstam, zoolang zij in leven blijven (zie o.a. JOST, 1925). Het knopstammetje („Knospenstämmchen”) dat zich binnen in het houtlichaam van den moedertak bevindt, verlengt zich door een proces van intercalaren groei; het hangt samen met het merg en het houtlichaam van den tak. Waar zich derhalve een slapende knop bevindt, is er een opening in den cambiummantel. Door de genoemde intercalaren groei van het knopstammetje volgt echter de slapende knop den diktegroei van den tak, zoodat de normale cylindervorm behouden blijft. Nu heeft reeds TH. HARTIG (1878) waargenomen, dat deze intercalare groei vaak de eigenaardigheid vertoont zich in de omgeving van het cambium te splitsen, zoodat een oorspronkelijk enkelvoudig knopstammetje zich naar buiten toe gaat vertakken. Een snel opeenvolgende vertakking van het knopstammetje (die dus samen gaat met vermeerdering der slapende knoppen) veroorzaakt nu, volgens TH. HARTIG, een plaatselijke „mazelvorming”; deze gaat in den regel gepaard met een knollige verdikking van het weefsel, waarvan de vezels door de talrijke knopstammetjes tot een onregelmatig gekronkeld verloop gedwongen worden. Nu kunnen wij wel veronderstellen (op de wijze van SORAUER en in het algemeen verschillende oudere auteurs), dat de onderbreking van den regelmatigen bouw door de talrijke vertakkingen der knopstammetjes de oorzaak is van een zekere opstuwing van plastisch materiaal, die op haar beurt aanleiding geeft tot plaatselijke verdikking van de as, maar het blijft m.i. toch zeer moeilijk in dit geheele proces oorzaak en gevolgen scherp te onderscheiden.

Richten wij nu nog eens onze aandacht op de wortelbeginsels dan blijkt, dat wij hier met een beperkter gebied van verschijnselen te doen hebben. Voor zoo ver wij weten worden de wortelbeginsels alle reeds zeer vroeg aangelegd. Zoo niet alle dan toch verreweg de meeste hangen samen met de primaire as door middel van de primaire mergstralen of de nodale parenchymatische leemten in den houtcylinder. Dientengevolge zijn de verschijnselen, die zich hier voordoen, geheel analoog aan wat wij waarnemen bij de slapende knoppen. Ook hier wordt gedurende verscheidene jaren een verbinding met het centrum van den moedertak onderhouden; ook het wortelbeginsel is de oorzaak, dat er plaatselijk een onderbreking is in de normale cambiumwerkzaamheid. In hoeverre hier ook in detail overeenkomst is, zal nader onderzoek moeten uitmaken. Ik wil hier slechts op een

in dit verband belangrijk punt wijzen: Ook hier vinden wij de neiging zich (in de omgeving van het cambium) te splitsen, waardoor vertakking, vermeerdering der bijwortels optreedt; het verschijnsel, dat het eerst door BORTHWICK (1905) voor de appel werd beschreven en ook in de reeds genoemde verhandelingen van SORAUER, KISSA en JAEGER (zie hoofdstuk IV) werd genoemd. Dezelfde beschouwing, als boven voor de slapende knoppen werd ontwikkeld, kan wellicht dus ook hier tot op zekere hoogte gelden. Intusschen is het m.i. niet aan twijfel onderhevig, dat er bij de vorming dezer uitwassen nog andere factoren in het spel zijn. Dit blijkt alleen reeds uit het feit, dat er bij tal van planten slapende knoppen en (of) wortelbeginsels aanwezig zijn, zonder dat deze aanleiding geven tot de vorming van uitwassen. Ik wees hier, wat de wortelbeginsels betreft, reeds op bij de bespreking van het door SORAUER waargenomen geval van uitwasvorming bij *Ribes nigrum* en het zou niet moeilijk zijn tal van voorbeelden aan te halen van planten, die rijkelijk voorzien zijn van wortelbeginsels, zonder dat deze als regel uitwassen vertoonen.

In sommige gevallen is het wellicht aantasting door parasieten, die aanleiding geeft tot een abnormale ontwikkeling, gepaard met uitwasvorming. Dit was, naar ik veronderstelde, het geval bij *Ribes nigrum* en wellicht geldt het ook voor het door BORTHWICK beschreven geval van *Prunus Laurocerasus*. Doch regel is dit zeker niet: in de meeste gevallen zullen bepaalde uitwendige omstandigheden of wel physiologische condities in de plant mede aanleiding er toe zijn, dat de wortelbeginsels uitgangspunten worden van uitwasvorming. Met zekerheid is hieromtrent niets te zeggen. Wel weten wij, zooals in het volgende nog nader zal blijken, dat in een aantal gevallen deze uitwasvorming tot een vrij vast variëteitskenmerk wordt. Bij zulke variëteiten moeten dus steeds factoren aanwezig zijn, die de van wortelbeginsels uitgaande uitwasvorming bevorderen.

VI. VERWARRING VAN DE APARASITAIRE UITWASSEN MET „CROWN-GALL”; VERKEERDE CONCLUSIES DAARDOOR VOOR DE PRACTIJK.

Tot nu toe hebben wij ons uitsluitend met de theoretische zijde van ons onderwerp bezig gehouden. Er is echter, zooals wij in den aanvang zeiden, ook een andere kant aan: Ook voor practijk van de phytopathologie is een nauwkeurige kennis en juiste onderscheiding van de verschillende typen van uitwassen noodzake-

lijk; ook op dit gebied heeft halve kennis en slecht onderscheiden meermalen zeer verkeerde gevolgen gehad, met name in Amerika. Uit den aard der zaak heeft het bovenstaande vooral betrekking op sommige oeconomisch belangrijke boomsoorten, met name op de in het groot verhandelde onderstammen van vruchtboomen. Wij zullen ons dan ook verder in hoofdzaak met de uitwassen van bepaalde appelvariëteiten hebben bezig te houden.

In de eerste plaats willen wij dan hier deze uitwassen, zooals zij zich bij een aantal appelvariëteiten voordoen, wat nader beschouwen, waarbij wij in hoofdzaak de beschrijving van HATTON c.s. (1926) zullen volgen (Zie Plaat III):

De „burr-knots”¹⁾ doen zich hier voor als opzwellingen, die vroeg of laat wrattig worden. Men vindt ze aan stam en takken, vaak bij de vereeniging van een tak met den stam en aan de knopen, waar de zijtakken zich bevinden. In het algemeen verschijnen zij bij de knopen, veelal op plaatsen, waar, zooal geen tak of kortloot, toch slapende knoppen aanwezig zijn. Men kan twee verschillende typen van burr-knots onderscheiden: De eerste ontstaan als kleine afgeronde opzwellingen aan drie- of vierjarig hout (Pl. III, fig. 1); terwijl zij groeien, behouden zij hun afgeronden vorm, totdat zij ongeveer 5 c.M. in middellijn zijn. Dan beginnen ze onregelmatig te worden door het optreden van wrattige verhevenheden. Bij het tweede type is het uitwas onregelmatig van vorm en de wrattige verhevenheden zijn bijna van den begin af aan aanwezig (Pl. III, fig. 3); in de jonge burr-knot vindt men weliswaar slechts weinig wortelrudimenten (zich uitwendig verradend als wratten), maar met den groei van de „knot” nemen zij in aantal toe. Overgangsvormen tusschen beide typen zijn ook wel te vinden, b.v. zulke, waar het jonge uitwas aanvankelijk min of meer afgerond is, maar zijn gladden omtrek verliest, voordat het nog veel in omvang is toegenomen. Verder zijn er verschillen in het tijdstip (in de ontwikkeling van den boom) waarop zij zich vertoonen: in sommige gevallen reeds op eenjarig hout, in andere eerst veel later.

¹⁾ Het Engelsche „burr-knot” (of „root-knot”) is moeilijk door een passend Hollandsch woord te vervangen. „Burr-knots” staat, naar ik vermoed, niet in verband met „burr”, dat „ruwe kant” of ook wel een bepaalde soort steen beteekent, maar met „bur”: knoest, stekelige schil of nap, en doelt dan zeker wel op het ruwe, wrattige, van het meerendeel dezer „knots” (knoesten). Van wortelknoesten, wortelknobbels of worteluitwassen te spreken heeft het bezwaar, dat hierbij licht gedacht wordt aan knoesten enz., die aan wortels voorkomen. „Bijworteluitwassen”, wat wel de nauwkeurigste benaming is, is wel wat omslachtig, doch misschien bruikbaar. Het beste zal wellicht zijn, het Engelsche „burr-knot”, dat naar het schijnt, het eerst voorkomt bij J. C. LONDON, Encyclopaedia of Plants, 1829, over te nemen.

Er wordt soms beweerd, dat de burr-knots schadelijk zouden zijn voor den boom. Volgens de waarnemingen te East Malling (HATTON c.s., 1926) is dit niet het geval. Daarentegen is een sterke neiging tot de vorming dezer uitwassen een vaste aanduiding van gemakkelijke beworteling (bij vegetatieve vermeerdering). Volgens eenige waarnemingen, eveneens te East Malling gedaan, is dit bewortelingsvermogen bij planten met het tweede bovengenoemde type van uitwassen nog grooter dan bij zulke met het eerstgenoemde, gladdere type.

Zooals in hoofdstuk II reeds kort werd vermeld, zijn in Engeland deze uitwassen van bepaalde appelvariëteiten en de samenhang daarvan met het bewortelingsvermogen reeds lang bekend en vormden deze feiten reeds van oudsher mede de basis voor de selectie van de zgn. Paradijszonderstammen. In Duitschland was dit klaarblijkelijk niet het geval. Naar het schijnt heeft men hier deze burr-knots-dragende onderstammen niet gekend. Uit de literatuur althans kennen wij alleen de eenigszins op zich zelf staande gevallen, zooals die door KISSA (1900) en JAEGER (1908) beschreven werden en die, zooals wij in hoofdstuk IV zagen, slechts gebrekkig geïnterpreteerd werden. Hier heeft eerst in 1924 LÜSTNER, in een artikel over „Die Weiterentwicklung der Kropfmaser des Apfelbaumes” licht verspreid over deze uitwassen en de daarin optredende „Maserspässe”, „über deren weiteres Schicksal seither nichts bekannt war”. Dit laatste kan m.i. niet goed door den beugel, waar KNIGHT reeds in 1806 het uitgroeien daarvan tot wortels waarnam en bovendien de waarnemingen van HEDGCOCK (1908) in Amerika den schrijver blijkbaar bekend waren. Ondanks het feit, dat hij den wortelnatuur der mazelpunten kent, houdt LÜSTNER vast aan het pathologisch karakter van het verschijnsel, waarbij hij nog geheel op dezelfde basis staat als HEDGCOCK: „Um die Weiterverbreitung der Krankheit zu verhüten, kann mit HEDGCOCK nur empfohlen werden von kranken Bäumen kein Holz zu Vermehrungszwecken zu schneiden, selbst auch dann nicht, wenn es keine Anzeichen der Krankheit aufweist, also äusserlich gesund erscheint”. Dat LÜSTNER reden zou hebben op grond van eigen waarnemingen het verschijnsel een pathologisch karakter toe te kennen blijkt echter uit het artikel niet en is er dan ook m.i. geen reden dit aan te nemen. Waar voorts de door hem voorgestelde maatregelen lijnrecht ingaan tegen de oude en beproefde ondervinding der practici, in het bijzonder in Engeland, kunnen wij wel aanemen, dat hij hier op een dwaalspoor is en het door hem voorgestelde niet in het belang is van den tuinbouw. Het kan wellicht zijn nut hebben, hier de aandacht op te vestigen.

In Amerika is men op hetzelfde dwaalspoor geraakt en wel in de eerste plaats door het werk van HEDGCOCK. Deze heeft in 1908 eenige uitwassen van appel en kwee beschreven, die zooals uit zijn afbeeldingen blijkt, ongetwijfeld echte burr-knots zijn. HEDGCOCK meende hier echter met een vorm van „crown-gall” te doen te hebben. Deze bacterieziekte kan zich nl. behalve in den vorm van kroongallen ook uiten als zgn. „hairy-root”, een overmatige productie van dunne vezelige wortels, die aan het wortelsysteem een bossig, harig, uiterlijk verleen. In deze „hairy-root” kan men nog verschillende vormen onderscheiden; bij een daarvan (de zgn. „woolly-knot form”) ontspringen die wortelbossen van onregelmatige opzwellingen, die men gewoonlijk aan de grootere wortels, nabij het oppervlak van den grond vindt. Blijkbaar nu heeft HEDGCOCK, die het uitgroeien der wortels uit stengeluitwassen heeft waargenomen, de burr-knots verward met deze „woolly-knot form”. Hij beschouwt ze dus als een „aerial form” van de „hairy-root”, m.a.w. als een vorm van crown-gall. Ofschoon hij overtuigd is van het zuiver pathologisch karakter, vermeldt hij toch verschillende waarnemingen, die daar min of meer mee in strijd zijn en die, zou men zeggen, hem tot een ander inzicht hadden kunnen brengen. Zoo vermeldt hij 15- à 20-jarige boomen, die „badly diseased” waren; niettemin waren de uitwassen door en door gezond en deden zij aan de boomen geen kwaad; deze althans groeien en droegen even goed als „gezonde” boomen. Interessant is zijn vermelding van stekproeven. Hij verwondert er zich over, dat waar appels zich over het geheel zoo slecht laten stekken, de stekken van deze „zieke” boomen vaak zoo gemakkelijk wortelen. Bij een proef bleek b.v. dat van 100 stekken van „zieke” boomen meer dan de helft aansloeg en ongeveer 25 % tot boomen uitgroeide. Van 100 stekken van „gezonde” boomen wortelde slechts 5 % en geen enkele groeide tot een boom uit. Zulke feiten geven te denken, zou men zeggen. De schr. komt echter niet verder dan tot de overweging: „The disease therefore, appears to be not as injurious as one would think.” Ook in een volgende verhandeling (1910) geeft HEDGCOCK voortreffelijke afbeeldingen van burr-knots bij appelboomen en het uitgroeien daarvan tot wortels (in het bijzonder op Pl. V). Ook hier beschouwt hij ze nog als een vorm van kroongal.

Vanaf 1907 publiceert dan in Amerika E.F.SMITH zijn belangrijke onderzoekingen. Zooals ik in den aanvang zeide, heeft zijn werk terecht grooten indruk gemaakt en het is dan ook niet te verwonderen, dat men in Amerika langzamerhand alle houtige uitwassen ging toe schrijven aan *Bacterium tumefaciens*, ze

dientengevolge ging beschouwen als min of meer kwaadaardige infectieuze ziekteverschijnselen en ze als zoodanig begon te behandelen.

Welke verkeerde gevolgen deze verwarring van burr-knots, samengaannde met gemakkelijke wortelvorming eenerzijds en kroongal (incl. „hairy-root”) anderzijds voor de practijk heeft, blijkt b.v. duidelijk uit het reeds genoemde artikel van HATTON c.s. (1926), die vermelden, hoe de eerste zending van appel-onderstammen (op verzoek van uit Amerika van East Malling naar de U.S. gezonden) bij aankomst vernietigd werd op grond van „hairy-root”. En voorts: In Amerika worden de zaailing-appels voor onderstammen, bij het verplanten onderzocht op „hairy-root” en alle verdachte exemplaren worden verworpen. Gedurende een bezoek aan de U.S. had een der schr. de gelegenheid een groote hoeveelheid van deze afgekeurde planten te bezichtigen. Het bleek toen, dat de groote meerderheid daarvan niets anders waren dan typische representanten van gemakkelijk wortelende onderstammen; zoodat dus deze planten, die zich juist onderscheiden door een waardevolle eigenschap (nl. geschiktheid voor vegetatieve vermeerdering), verworpen werden zonder grond.

Sedert eenige jaren begint zich echter in de U.S. een beter inzicht weg te banen. In dit verband is in de eerste plaats te noemen een publicatie van N.A. BROWN (1924). Miss BROWN, die gedurende vele jaren met E. SMITH heeft samen gewerkt, heeft een groot aantal appelboomtumoren onderzocht, welke, zooals uit haar beschrijving en afbeeldingen blijkt, ongetwijfeld, zoo niet alle, dan toch verreweg het meerendeel burr-knots geweest zijn; uitwassen, die naar zij zegt, kweekers, inspecteurs en pathologen in het algemeen beschouwden als kroongal. Dit uitgebreid onderzoek, waarbij ongeveer 500 pogingen werden gedaan ten einde een bacterie te isoleeren, toonde, dat men in geen enkel geval met *Bacterium tumefaciens* te doen had. In sommige gevallen werden wel bacteriën geïsoleerd maar dan bleek toch, dat het niet de kroongalverwekker was. Behalve uit de eigenschappen in de reinculturen bleek dit ook uit de infectieproeven, die steeds een negatief resultaat gaven. Wel merkte de schr. bij haar proefplanten vaak „opzwellingen in de oksels der bladeren” op; doch op deze plaatsen waren geen infecties verricht. Deze kleine, nog wat zachtere uitwassen leken bijzonder geschikt om *Bacterium tumefaciens* te isoleeren, maar ook deze pogingen faalden. De schr. heeft hier klaarblijkelijk jonge burr-knots onderhanden gehad. Verder dan een negatief resultaat, op zichzelf reeds belangrijk genoeg, is deze schr. niet gekomen. Inzicht

in het wezen dezer uitwasvorming gaf dit bacteriologisch onderzoek niet. In Amerika was het C. F. SWINGLE (1925—1927), die het eerst hierover licht verspreid heeft en die krachtig front gemaakt heeft tegen de verkeerde maatregelen, die een gevolg waren van het heerschende misverstand. SWINGLE heeft een uitgebreid onderzoek ingesteld in de variëteitenverzameling van de Arlington proefvelden (nabij Washington) en hij vond daarbij, dat van de 500 variëteiten bijna de helft burr-knots vertoonden. Hij komt tot het resultaat, dat hun aan- of afwezigheid een vast kenmerk is van de volwassen boomen en daarom opgenomen moet worden in de beschrijving en classificatie der appelsoorten (zooals trouwens HATTON ook reeds deed in zijn beschrijving van de Paradijs onderstammen; 1917). Het is geen pathologisch verschijnsel en men dient er voor te waken, dat geen individuen of variëteiten worden verworpen wegens oppervlakkige overeenkomst tusschen deze burr-knots en de „hairy-root form” van kroongal. Het was, naar dr. SWINGLE mij mondeling meedeelde, vooral het te Wageningen verrichte onderzoek, waardoor hem de groote beteekenis der wortelbeginsels en de rhizogene oorsprong dezer uitwassen duidelijk is geworden. In een artikel in het *Journal of Heredity* (1925) heeft SWINGLE nogmaals gewezen op het feit, dat de burr-knots niet pathologisch zijn, dat zij een constant variëteitskenmerk vormen en vooral ook, dat in Amerika jaarlijks een groot aantal boomen worden opgeruimd of van de vermenigvuldiging worden uitgesloten als gevolg van de verkeerde opvatting dezer uitwassen. Vervolgens heeft SWINGLE (1927) een onderzoek ingesteld naar het verband tusschen de burr-knots, de wortelbeginsels en het primaire vaatbundelsysteem in het bijzonder ook de mergstralen en de mergverbindingen in den houtcylinder. Op dit zuiver morphologisch anatomische onderzoek zal ik hier niet ingaan. Voor de practische zijde van de kwestie is dit niet van zooveel belang, als het inzicht in het niet-pathologische karakter dezer uitwassen en het verband, waarin zij staan met de mogelijkheid tot vegetatieve vermeerdering.

VII. DE WONDOVERGROEIINGEN, EVENEENS VERWARD MET „CROWN-GALL”; HET WERK VAN RIKER EN KEITT.

Wij hebben (in V en VI) wat uitvoerig stil gestaan bij die uitwassen, wier optreden klaarblijkelijk ten nauwste samenhangt met de aanwezigheid van wortelbeginsels. Deze burr-knots toch zijn botanisch interessant, als een groep van uitwassen, naast die waar knoppen het uitgangspunt vormen, en uit een practisch

oogpunt verdienen zij de aandacht, omdat verwarring met parasitaire tumoren aanleiding gaf tot volkomen ongemotiveerde maatregelen.

Onwillekeurig dringt zich hier de gedachte op, dat veel nutteloos werk en veel schade vermeden hadden kunnen worden, indien er eerder een nauwkeurig botanisch onderzoek was ingesteld en men niet a priori deze uitwassen als pathologisch — en dus per se schadelijk — had beschouwd; of zelfs, zooals HEDGOCK deed, ze zonder voldoende gronden voor een vorm van kroongal had verklaard. Immers, reeds een nauwlettende uitwendige beschouwing, in het bijzonder van de jonge ontwikkelingsstadiën, kon reeds genoeg verschilpunten, bijzondere kenmerken, hebben opgeleverd, om deze klip te omzijlen. Deze jonge ontwikkelingsvormen toch treft men als regel maar niet op willekeurige plaatsen aan, doch bijna steeds nodaal en wel in de eerste plaats dicht boven den knop en dan ook links en rechts daaronder. Deze eerste stadiën, als „opzwellingen in de oksels der bladeren” heeft b.v. ook N. BROWN opgemerkt, zonder dat ook deze schr. in dit regelmatig morphologisch verband een aanduiding heeft gezien van den waren aard dezer uitwassen. Volgens deze schr. zijn de door haar onderzochte tumoren (die blijkens haar onderzoek niet bacterieel waren) in macroscopische details „similar” met die, welke door enting met *Bacterium tumefaciens* verkregen waren. Maar de beide afbeeldingen die zij geeft (Pl. I) van een „stem-tumor not crown gall” (A) en een kroongal ontstaan door enting met *B. tumefaciens* (B) verschillen zoo zeer, dat men er geen oogenblik aan behoeft te twijfelen, welke burr-knots en welke kroongal voorstelt. En — ofschoon men hier te lande weinig gelegenheid heeft echte kroongallen te zien — op grond van de afbeeldingen, in het bijzonder in de Amerikaansche literatuur, komt het mij voor, dat het weinig oefening vereischt om in verreweg de meeste gevallen burr-knots en kroongallen, met zekerheid reeds op het oog van elkaar te onderscheiden.

Of hetzelfde geldt van de laatste groep van aparasitaire uitwassen, die ik thans nog wil behandelen, zou ik niet met zekerheid durven zeggen. Toch is het ook hier, volgens de onderzoekers, die er zich veel mee bezighielden, in den regel mogelijk, reeds op het uiterlijk ze van kroongal te onderscheiden. De reden, dat ik deze — botanisch tot een geheel andere groep van verschijnselen behorende — uitwassen ten slotte hier ook nog wil bespreken, is, dat zij tot volkomen analoge verwarring en tot verkeerde cultuurmaatregelen en verordeningen aanleiding hebben gegeven. Dit is duidelijk aan het licht gekomen door het zeer uitgebreide onderzoek, ingesteld door RIKER en KEITT (1926).

Aan de publicatie hunner waarnemingen zijn de volgende feiten in hoofdzaak ontleend.

In Amerika is een groot percentage van de appelboomen, die in de kwekerijen verkregen worden door wortelenting, „aangetast” door uitwassen, die zich gewoonlijk vertoonen op de plaats van vereeniging der beide componenten. Onder invloed van de ontdekkingen van E. SMITH heeft men gewoonlijk deze misvormingen toegeschreven aan *Bacterium tumefaciens* en het verhandelen van „crown-galled” appelboomen is in vele staten bij de wet verboden. In verband met nieuwe onderzoekingen begon er echter twijfel te rijzen betreffende verschillende met de kroongal samenhangende problemen. In de U. S. werd toen door eenige hierbij geïnteresseerde vereenigingen een commissie ingesteld, ten einde het vraagstuk van de inspectie, van overheidswege, der kwekerijen op kroongal te onderzoeken. Op een bespreking dezer commissie (in 1923) werd o.a. gewezen op de moeilijkheid van de diagnose der misvormingen en de onvoldoende kennis van verschillende belangrijke kanten van het kroongalvraagstuk. De bovengenoemde onderzoekingen (hoofdzakelijk te Wisconsin verricht) zijn een uitvloeisel hiervan.

Hierbij bleek, als hoofdresultaat, dat verreweg de meeste der hier bedoelde uitwassen volstrekt niets met kroongal te maken hebben en eenvoudig te beschouwen zijn als aparasitaire wondovergroeiingen: Reincultuurproeven, m.a.w. pogingen tot isolatie van *B. tumefaciens* uit de bedoelde uitwassen, van de misvormingen van ruim 400 appelboomen, door 22 kwekerijen uit verschillende delen van de U. S. als aan kroongal lijdend verworpen, wezen uit, dat in ruim vier vijfde van de gevallen geen *Bacterium tumefaciens* aanwezig was. De betrouwbaarheid van de gevolgde methode blijkt uit het feit, dat dezelfde techniek, toegepast op typische kroongal(van appel en andere vruchtboomen) in 70 van de 73 gevallen het organisme wel opleverde. Oppervlakkig gezien gelijken deze uitwassen vaak wel op de bacteriegallen. Bij nadere beschouwing kan men echter wel degelijk in de verschillende ontwikkelingsstadiën bepaalde verschillen opmerken tusschen de kroongallen en deze tweede groep, die niets anders zijn dan de wondovergroeiingen. Ten einde dit goed na te gaan werden de kenmerken van echte kroongallen bestudeerd aan jonge appelboomen. Hiertoe dienden een groot aantal gallen (ontstaan door opzettelijke infectie met *B. tumefaciens*) aan jonge appelboomen, zoomede die natuurlijke gallen, welke bij onderzoek *B. tumefaciens* opleverden. Deze gallen bestaan voor het grootste deel uit vrij zacht weefsel, waardoorheen vaatbundelelementen in verschillende mate verspreid zijn. In sommige gevallen kunnen deze

zoozeer toenemen, dat de gal vrij hard wordt. De zachte gallen komen echter het meest voor. Uitwendig gezien vertoonen zij een betrekkelijk glad oppervlak, veelal bedekt met doode cellen, die soms op kurk gelijken. Bij de grootere gallen ziet men vaak, dat ze pleksgewijze beginnen te vergaan. Wortels of wortelprimordia vindt men zelden of nooit aan de echte kroongallen. In die gevallen, waarin ze werden waargenomen, bleek, dat ze in verband stonden met wondovergroeiingen in de nabijheid van de gal.

De wondovergroeiingen zijn in hun eerste stadiën niets als callusvormingen der wonden. Meestal treedt hierin reeds in het eerste of tweede jaar een phellogeen op, waardoor kurk gevormd wordt. Gewoonlijk zijn ze inwendig zeer hard door vorming van veel wondhout, dat tengevolge van het onregelmatig verloop der elementen harder is dan het gewone hout. De wondovergroeiingen zijn vaak zeer onregelmatig in omtrek, tendeele ten gevolge van de ontwikkeling van wortelprimordia en wortels. Niet zelden groeien er een groot aantal wortels uit. Soms worden er zeer eigenaardige vormen voortgebracht door de ontwikkeling van abortieve en gefascieerde wortels.

Door opzettelijk daarop gerichte proeven (waarbij voorzorgen genomen waren kroongalorganismen uit te sluiten) toonden de schr. aan, dat deze niet-bacterieele uitwassen niets anders zijn dan overgroeiingen van de wonden en dat zij vooral veelvuldig optraden bij slecht passende entingen; goed passende entingen gaven daarentegen gladde vergroeiingen. Ik wil hier verder op dit zeer uitgebreide en nauwkeurige onderzoek niet ingaan. Men is somtijds geneigd zich te verbazen over de enorme schaal waarop gedurende verscheidene jaren proeven genomen zijn, om feiten te demonstreeren, die in hoofdzaak toch in de pathologische planten-anatomie reeds lang bekend zijn. Doch de schr. hebben het blijkbaar noodig geoordeeld om, door een overweldigend feitenmateriaal het niet-parasitaire, betrekkelijk onschuldige karakter te demonstreeren. Beter begrijpen wij dit wanneer wij vertrouwd zijn met Amerikaansche werkwijzen: de schr. vermelden, dat men op sommige plaatsen 3000 entingen eischt in een werkdag van 10 uur! „Met het algemeen doordringen van de opvatting, dat deze misvormingen van parasitair bacterieelen oorsprong waren,” aldus de schr. „is de prikkel tot het zorgvuldig bewerken der entingen blijkbaar verslapt. Vele kweekers hebben de snelheid zooveel mogelijk opgevoerd, in de overtuiging, dat men toch een groot percentage der boompjes zou moeten vernietigen op grond van kroongal.” Het is duidelijk, dat men hierdoor in een circulus vitiosus is geraakt, immers door steeds haastiger en slordiger werken, is het aantal misvormingen voort-

durend toegenomen. Het is te hopen, dat het betere inzicht, dat het onderzoek van RIKER en KEITT verschaft heeft, spoedig ook in de praktijk zal doordringen.

Ten slotte mogen hier nog in het kort de resultaten vermeld worden van waarnemingen, door RIKER (1928) in Europa, o.a. ook in Nederland, gedaan. Het bovengenoemde onderzoek in de U. S. waarbij bleek, dat een zeer aanzienlijk percentage van de uitwassen aan de kroon van de kwekerij-appelboompjes het gevolg was van mechanische beleediging en van slordig enten, maakte het wenschelijk ook een inspectie te ondernemen van de „crown-gall situation” in Engeland, Frankrijk en Holland. Deze inspectie, die in het najaar van 1926 plaats vond, kon in dit geval niet geschieden door bacteriologisch onderzoek; de diagnose werd gesteld op grond van uitwendige kenmerken. Deze zijn echter, volgens RIKER betrouwbaar genoeg om een hooge graad van nauwkeurigheid te bereiken. In het door schr. gegeven overzicht zijn niet opgenomen de burr-knots en evenmin de uitwassen, die vaak optreden bij appelboomen, door oculatie veredeld op verzwakkende onderstammen; deze worden in den regel verklaard uit een „lack of congeniality”, gebrek aan verwantschap tusschen onderstam en ent.

Kort samengevat is gebleken, dat in Engeland en Holland kroongal slechts bij uitzondering van eenige beteekenis is. In Engeland werden overgroeiingen aangetroffen bij appel en kroongal bij framboos; in N.W. Frankrijk geen kroongal; wondovergroeiingen bij appel en peer. In Holland wondovergroeiingen bij appel, kers en peer; kroongal alleen bij peer; in één kwekerij 10 %. Doch de schr. vermeldt hierbij, dat de diagnose twijfelachtig was: „Een aantal planten toonden uitwassen, die noch typische wondovergroeiingen, noch typische kroongal waren. Soortgelijke uitwassen heeft men in Michigan gevonden op pereboomen, die op gedraineerd moerasland gekweekt waren.” In een ander geval, vermeldt de schr., 15 % kroongal, aan welke diagnose hij niet schijnt te twijfelen. Een nauwkeuriger onderzoek, vooral ook bacteriologisch werk, lijkt mij hier toch wel zeer gewenscht.

Het eindresultaat, waartoe deze schrijver komt, moge hier in originali vermeld worden: „Although it seems that infections by *Bacterium tumefaciens* appear from time to time in all regions visited, the economic importance of crown gall, except in isolated cases is commonly very slight.”

Het geheele door RIKER verrichte onderzoek is m.i. wel een zeer duidelijke demonstratie van het feit, dat het verkeerd is cultuurmaatregelen voor te schrijven en wettelijke bepalingen in het leven te roepen op grond van wetenschappelijk nog niet goed gefundeerde denkbeelden.

NON PARASITIC OUTGROWTHS OF WOODY PLANTS.

(Summary.)

Non parasitic tumors of herbaceous plants have been known for a long time. They have been studied by SORAUER, HARVEY (1918), SMITH (1920), and others. Concerning the tumors of woody plants we notice in America, under the influence of the works of HEDGCOCK and of E. F. SMITH a tendency for considering most of them to be caused by *Bacterium tumefaciens*. This gave rise to much error, which recently has been combated by N. BROWN, C. F. SWINGLE and A. J. RIKER. The present paper gives a summary of the facts which at present have been established with regard to the formation of some types of non parasitic outgrowths of woody plants. A few of them, which are important in relation to economical questions, are treated in some detail.

KNIGHT (1809) has mentioned the fact that in certain varieties of apple the branches are covered by „rough excrescences formed by congeries of points which would have become roots under favourable circumstances; and such varieties are always very readily propagated by cuttings”. According to HATTON c.s. (1926) these outgrowths (burr-knots) and their relation to vegetative propagation are known in England as early as the 17th century. In France non-parasitic tumors of trees were studied by DUTROCHET (1837) and TRÉCUL (1853); in Germany and Russia by TH. HARTIG (1853), KRICK (1891) and VON GERNET (1860). These botanists did not examine the burr-knots but mainly the projections of the bark, particularly of the beech. They were especially interested in the questions of whether these outgrowths can be traced back to dormant buds and whether they are connected with the primary body of the plant or not. SORAUER gives detailed descriptions of „Kropfmaser” and he sets forth a physiological theory as to the origin of these outgrowths and the „bird-eye structure”. FRANK (1895) points to the fact that this structure is not in all cases due to an accumulation of buds, but often only the result of an abnormal enlargement and change in the form of xylem rays. Also SORAUER (1879, 1891) KISSA (1900) and JAEGER (1908) have described tumors in which there certainly was no direct relation to buds, but in which widening and ramification of rays is one of the first and most obvious phenomena. According to SORAUER this is the result of „interior disturbances in the balance of the processes of growth”. Yet, his hypothesis is without any experimental basis. Another gap in his researches is a careful comparison of the structure of the „diseased” plants with that of the normal ones. For unusually wide xylem rays are to be found in many plants in normal condition and only in some cases are they the starting-point of outgrowths. This fact has been brought to light by the work of BORTHWICK (1905) and of VON GRAEVENITZ (1913) but these researches escaped the attention of phytopathologists. The present paper gives a summary of these publications and that of VAN DER LEK (1925) on root-germs and the special characters in the anatomical structure of the woodbody in connection with them. From these researches appears that there are two large groups of outgrowths, both taking there origin in primordia: one in rootprimordia (root-germs), the other in stemprimordia (buds). Putting aside those cases in which buds, which in course of time lost their connection with the woody-body and are living more or less as parasites in the bark, thus giving rise to the formation of outgrowths,

there are many points of a striking resemblance between tumor formation in connection with dormant buds and those which are connected with root-germs. In both cases we have to deal with primordia, which by the parenchymatous nodal gaps or by the (generally primary) woodrays are connected with the primary body of the stem and keep up this connection as long as the primordium is living; in both cases there is a local interruption of the normal cambial activity, in both cases often dividing of the rays and increasing of the number of the primordia can be observed. From this it can be easily understood that both groups of rudiments give rise to analogous formations. Of course, other factors too must be present. This appears from the bare fact that in numerous plants dormant buds and root-germs are to be found, without causing tumor formation. Till now these factors are completely unknown. In some cases the outgrowths starting from root-germs are a constant varietal character, so for instance in apple varieties. Here the factors favoring the formation of these outgrowths seem to be present constantly and the phenomenon hardly can be called pathological. These facts throw light on other observations, particularly some made by German phytopathologists. Here are to be mentioned: In the first place a paper by SORAUER (1891) on „cancer” of *Ribes nigrum*. The origin of the more or less globular excrescences, observed by him, is no doubt connected with the root-germs, which are numerous and well developed in this plant. SORAUER did not notice this fact, nor did he notice the presence of wide woodrays in connection with these primordia in the normal plant. On the contrary, in his opinion the hypertrophy of the woodrays is the basal phenomenon of the disease, which he thinks to be the result of a „Störung des bisherigen Wachstumsmodus” (caused by transplanting). He observed a fungus in the tumors, but did not attach much importance to it. The present writer is apt to suppose that perhaps in this case the action of the fungus on the root germs was the direct cause of the tumor formation ¹).

KISSA (1900) described outgrowths of *Pirus Malus Chinensis*, apparently nothing but burr-knots. These outgrowths were connected with the woody axis of the stem, their formation started from xylem rays. Strongly developed rays („mit meristematischer Kappe versehene”) were to be observed in the outgrowths. These rays can develop into „spears” (Maser-spiesze”), from which KISSA says: „To judge from the anatomical structure these spears are to be considered as branches without buds.” Also KISSA failed to notice the real character of these spears: Adventitious roots developing from praeformed root-germs in connection with wide rays.

JAEGER (1908) described outgrowths in apple trees which no doubt also were burr-knots of the first type mentioned and figured by HARTON c.s. (1926). KISSA mentions the fact that these tumors died off gradually and that the branches on which they were very numerous also were apt to be ruined by withering. This is the only case in literature (as far as I know) where a pathological character is attributed to these burr-knots; it seems to me rather doubtful whether the observation is correct.

Incomplete knowledge of these outgrowths, especially the confusion with tumors caused by *Bacterium tumefaciens*, has lead astray scientists

¹) After having finished this paper I found that similar outgrowths has been described by J. H. WAKKER (1889) in *Ribes alpinum* and *Ribes cynasbati*. The relation to the formation of adventitious roots was perfectly understood by him. (See Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles, Tome XXIII, 1889, p. 396).

as well as growers. The value of the burr-knots as a varietal character pointing to fitness for vegetative propagation seems to be overlooked in Germany. LÜSTNER (1924) still holds the stand-point of HEDGCOCK (1908), advising not to take material from „diseased” trees for propagating purposes, „selbst auch dann nicht wenn es keine Anzeichen der Krankheit aufweist, also äusserlich gesund erscheint”. LÜSTNER noticed the development of roots from the outgrowths. There is no evidence that his accepting the pathological character of the tumor formation was based on first hand observations; apparently his advice runs counter practical interests.

In America the confusion can be traced back to HEDGCOCK (1908, 1910) who considered the burr-knots as a form of crown gall; especially under the influence of E. SMITH's work we notice a tendency to consider most of the woody outgrowths as bacterial and to treat them as such. The work of N. A. BROWN (1924) and of C. F. SWINGLE (1925—1927) now opened a way for a better understanding of the facts. The bacteriological researches of miss BROWN showed, that the burr-knots are not caused by *B. tumefaciens*. Swingle states that burr-knot formation is a constant character of certain varieties of apple and can be an aid in the classification of apple types and varieties; moreover that the confusion with crown gall has been the cause of falling into disfavor of valuable varieties and the useless discarding of many individual trees.

A second group of outgrowths which in America has been confounded with bacterial tumors are the wound overgrowths. A large percentage of the apple nursery trees propagated by the root-grafting method are affected by outgrowths, which ordinarily develop on the union. They have been generally ascribed to *B. tumefaciens* and in many states the trade and transport of such „crown-galled” trees has been prohibited. From the researches of RIKER and KEITT (1926) however appears that by far the greatest part of these outgrowths are not bacterial, but only aparasitic wound overgrowths; they develop particularly in poorly fitting graftings. The only way to control them is by a more careful making of the graftings. In most cases these overgrowths can be distinguished from crown gall already by the outer aspect. In this way RIKER (1928) inquired into the „crown-gall situation” in Europe. Here also he arrived at the conclusion that wound-overgrowths are often to be found but crown-gall only exceptionally. The economic importance of crown gall, except in isolated cases, seems to be very slight.

LITERATUUR.

- BORTHWICK, A. W. 1905. The production of adventitious roots and their relation to bird's eye formation (Maserholz) in the wood of various trees. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, XVI.
- BROWN, N. W. 1924. An apple stem-tumor not crown-gall. Jour. Agr. Res. 27.
- DUTROCHET, H. J. 1837. Observations sur la forme primitive des embryons gemmaires des arbres dicotylédones. Nouv. Mém. du Mus. d'Hist. nat. IV.
- FRANK, A. B. 1895. Die Krankheiten der Pflanzen, 2e Aufl. Bd. I.

- GERNET, C. VON, 1860. Über die Rindenknollen von *Sorbus Aucuparia*. Bull. de la Soc. Imp. des naturalistes de Moscou. T. 33.
- GRAEVENITZ, L. VON. 1913. Über Wurzelbildung an Steckholz. In. Diss. Jena.
- HARTIG, TH. 1852. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands; p. 174—177.
- 1878. Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen.
- HARVEY, R. B. 1918. Hardening process in plants and developments from frost injury. Jour. Agr. Res. 15.
- HATTON, R. G. 1917. Paradise apple stocks. The Journ. Roy. Hort. Soc. 42.
- HATTON, R. G., H. WORMALD and A. W. WITT. 1926. On „burr-knots” of fruittrees. The Journ. of Pom. and Hort. Sc. V.
- HEDGCOCK, G. G. 1908. Some stem tumors or knots on apple and quince trees. U. S. Dep. of Agr. Circ. No. 3.
- 1910. Field studies of the crown-gall and hairy-root of the apple tree. U. S. Dep. of Agr. Bull. 186.
- JAEGER, J. 1908. Über Kropfmaserbildung am Apfelbaum, Zeitschr. f. Pflanzenkr. 18.
- JOST, L. 1925. Über schlafende Knospen. Flora oder Allgem. Bot. Zeit. N. F.
- KISSA, N. W. 1900. Kropfmaserbildung bei *Pirus Malus Chinensis*. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 10.
- KNIGHT, T. A. 1809. On the origin and formation of roots. Philosophical Transactions.
- KNY, L. 1902. Über den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen. Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. 37.
- KRICK, FR. 1891. Über die Rindenknollen der Rotbuche. Bibl. Botan. Heft 25.
- KÜSTER, E. 1916. Pathologische Pflanzenanatomie, 2e Auflage.
- LEK, H. A. A. VAN DER, 1925. Over de wortelvorming van houtige stekken. Mededeelingen v. d. Landbouwhoogeschool te Wageningen, 28.
- 1928. De celloidine-microtoomtechniek toegepast op het anatomisch onderzoek van houtgewassen. Mededeelingen v. d. Landbouwhoogeschool te Wageningen, 32.
- LOEB, J. 1924. Regeneration.
- LÜSTNER, G. 1924. Die Weiterentwicklung der Kropfmaser des Apfelbaumes. Nachrichtenblatt f. d. Dtsch. Pflanzenschutz, 4.
- RIKER, A. J. and G. W. KEITT. 1926. Studies of crown-gall and wound-overgrowth on apple nursery stock. Phytopathology, 16.
- RIKER, A. J. 1928. Notes on the crown-gall situation in England and Holland. Phytopathology, 18.
- ROBINSON, W. and H. WALKDEN, 1923. A critical study of crown-gall. Ann. Botany. 37.
- SMITH, E. F. 1920. An introduction to bacterial diseases of plants.
- SORAUER, P. 1878. Die Knollenmaser der Kernobstbäume. Landwirtsch. Versuchsstat., 29.
- 1891. Krebs an *Ribes nigrum*. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1.
- STEFFEN, TH. 1908. Histologische Vorgänge beim Veredeln. In Diss. Würzburg.
- SWINGLE, C. F. 1925. Stem-born rudimentary roots of apple, frequently confused with crown-gall. The offic. Rec. U. S. Dep. of Agr. July 29.

- SWINGLE, C. F. 1925. Burr-knot of apple trees. Its relation to grown-calland to vegetative propagation. Journ. of Her. 16.
- 1927. Burr-knot formations in relation to the vascular system of the apple stem. Journ. Agr. Res., 34.
- TRÉCUL, A. 1853. Mémoire sur le développement des loupes et des brous-sins. Ann. des Sc. nat., 3e série. bot. XX.
- VLOTEN, O. en H. VAN, 1928. Myricaceae; in: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas; begründet von O. von Kirchner und C. Schroeter, Stuttgart.
- WAKKER, J. H. 1889. Les renflements des branches de quelques espèces de Ribes. Archives Néerland. des Sc. exactes et nat. 23.

VERKLARING DER PLATEN.

PLAAT II.

- Fig. 1. Dwarse doorsnede door een eenjarigen tak van *Ribes nigrum*, dicht onder de inplanting van een bladsteel; hierin is (rechts) een wortelbeginsel zichtbaar, tegenover een der sterk verbreedde mergstralen (vergr. 10 ×).
- Fig. 2. Dwarse doorsnede door een wortelbeginsel van *Ribes nigrum* in een eenjarigen tak (vergr. 80 ×).

PLAAT III.

- Fig. 1. „Burr-knots” op appel-onderstam (type IV), aanvankelijk glad, later wrattig door uitgroeien van wortels.
- Fig. 2. Soortgelijke burr-knots (als van fig. 1); rijkelijke wortelontwikkeling, nadat zij gedurende 8 weken in den grond geplaatst waren.
- Fig. 3. Een ander type van burr-knots, (eveneens op een appel-onderstam) waarbij reeds de zeer jonge uitwassen wrattig zijn.
- Fig. 4. Dezelfde tak (van fig. 3), acht weken nadat deze met de burr-knots in den grond geplaatst is; krachtige wortelontwikkeling door de „knots”; de knoppen zijn uitgelopen tot gezonde scheuten.

Deze afbeeldingen (PLAAT III) zijn ontleend aan het artikel van R. G. HATTON, H. WORMALD en A. W. WITT: „On „burr-knots” of fruit trees” in „The Journal of Pomology and Horticultural Science,” Vol. V.

Ik betuig hierbij den schrijvers mijn hartelijken dank voor de bereidwilligheid waarmede zij het gebruik der clichés toestonden.

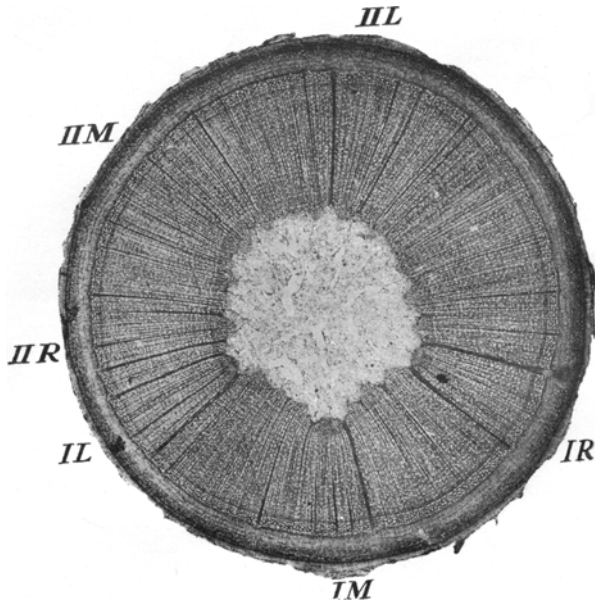


Fig. 1.

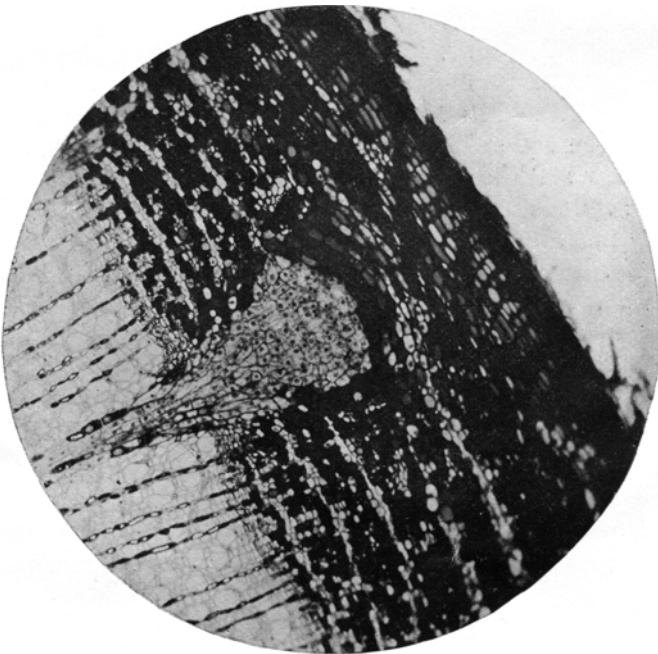


Fig. 2.



Fig. 1.



Fig. 2.

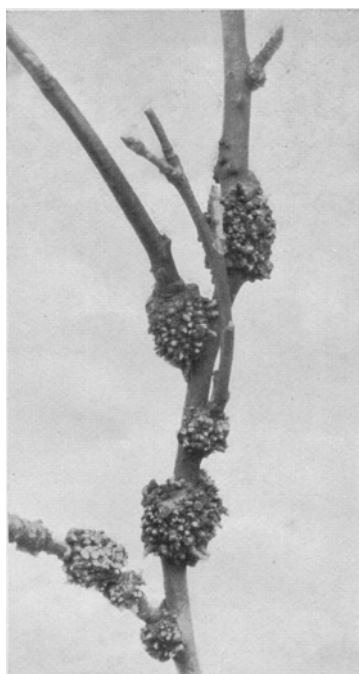


Fig. 3.



Fig. 4.