

TYLENCHUS DEVASTATRIX KÜHN
UIT NARCIS EN HYACINTH
DOOR
M. P. DE BRUYN OUBOTER

HOOFDSTUK I.

INLEIDING.

Reeds zeer lang kent men het zgn. „ringziek” of „oudziek” der hyacinthen. Later ontdekte men bij de narcissen het zgn. „aaltjesziek”, dat met de genoemde hyacinthenziekte in verband gebracht werd, daar men als veroorzaker van beide één enkele aaltjessoort, *Tylenchus devastatrix* KÜHN, vond. Men nam aan, dat de nematode, die tot dusverre de narcis ongemoeid had gelaten, deze tot slachtoffer had gekozen. Er zou dan volgens RITZEMA BOS plotseling een adaptatie „en masse” zijn opgetreden.

Dit wordt door VAN SLOGTEREN sterk betwijfeld, wien het — indien er al sprake is van overgang van de aaltjes uit de hyacinth in de narcis — veel waarschijnlijker lijkt, dat dit in een enkel geval plaats zou gehad hebben en dat er vanuit dezen haard een verspreiding van de besmetting onder de narcissen zou opgetreden zijn.

De vraag doet zich nu voor: is deze *Tylenchus devastatrix* van de narcis, waaraan men geen morphologische verschillen met *Tylenchus devastatrix* van de hyacinth had waargenomen, nu met deze laatste identiek? Is het werkelijk dezelfde soort? Zoo ja, hebben we hier dan misschien te doen met verschillende zgn. biologische of physiologische rassen? Tot een onderscheiding in biologische rassen is men gekomen in die gevallen, waarin de morphologische kenmerken geen of geen belangrijk verschil vertoonden, terwijl men wel duidelijke verschillen meende waar te nemen in de wijze, waarop dezelfde planten op deze schijnbaar gelijke nematoden reageeren. Wanneer echter de beide rassen in elkaar kunnen overgaan, kan men ze volgens VAN SLOGTEREN niet meer als zoodanig onderscheiden. Slechts zoolang er biologische verschillen aan te toonen zijn, mogen we de nematoden als biologische rassen onderscheiden en dan nog slechts, zoolang er geen morphologisch verschil, hoe gering ook, is te constateeren. Het komt dan ook niet aan op de grootte van de morphologische verschillen, maar op het al of niet constant zijn, aldus VAN SLOGTEREN. Aan hem danken wij uitgebreide en nauwkeurige

onderzoekingen, ter beantwoording van de vraag of er inderdaad biologische verschillen bestaan.

Met groote nauwgezetheid werden bij dit onderzoek de beide aaltjesrassen gescheiden gehouden en een aantal hyacinten met narcissenaaltjes en narcissen met hyacinthenaaltjes besmet.

In alle gevallen was het resultaat van de infectie negatief, terwijl de contrôleinfectie, op een enkele uitzondering na, steeds positief was.

Toch zijn er in een bed hyacinten E. R. Gertrude, die gedurende twee jaren waren blootgesteld geweest aan de besmetting met narcissenaaltjes, abnormale bollen voorgekomen, welke ziekteverschijnselen vertoonden, die het beeld van een oudzieke hyacint nabij kwamen. In deze bollen bevonden zich aaltjes en het was dus de vraag of dit hyacinten- of narcissenaaltjes waren. Met deze aaltjes werden weer narcissen en hyacinten afzonderlijk besmet. De narcissen gingen toen typische spikkels vertoonen: het waren dus echte narcissenaaltjes. De hyacinten gingen ook ziekteverschijnselen vertoonen, al was het toen nog niet uit te maken of men hier met typisch ringziek te doen had. Voor de zuiverheid van de partij hyacinten kon echter niet met volkomen zekerheid ingestaan worden. Was de partij dus niet volkomen vrij van hyacinthenaaltjes, dan zou volgens VAN SLOGTEREN het afwijkende gedrag ten opzichte van alle proefpartijen hiermee verklaard zijn. Ook het voorkomen van narcissenaaltjes in en aan deze hyacinten, die gedurende twee jaar op zwaar met narcissenaaltjes besmetten grond hadden gestaan, is natuurlijk niet zoo zeer te verwonderen. In dit geval zou men te doen kunnen hebben met een gelijktijdig naast elkaar in den grond voorkomen van hyacinten- en narcissenaaltjes, waarbij het dan voor de laatste gemakkelijker is geworden zich in de hyacinten te blijven nestelen, doordat deze door de echte hyacinthenaaltjes ten deele verwoest waren.

Wenschelijk waren dus proefnemingen om uit dit mengsel beide rassen weer geheel zuiver af te scheiden. Wanneer echter zou blijken, dat de narcissenaaltjes er op den duur in zouden slagen zich blijvend in hyacinten te nestelen, dan zou hiermee volgens VAN SLOGTEREN nog geenszins de identiteit der narcissenaaltjes met de hyacinthenaaltjes vastgesteld zijn. Eerst zou moeten worden aangetoond, dat deze laatste even gerede de narcissen aantasten en dat beide rassen in narcissen en hyacinten dezelfde karakteristieke ziekteverschijnselen opwekken. Door den laboratoriumbrand te Lisse is helaas een voortzetten van deze proeven onmogelijk geworden.

Op grond van zijn onderzoek concludeert VAN SLOGTEREN, dat

men hier met twee verschillende aaltjesrassen te doen heeft. Indien het gelukt morphologische verschillen tusschen beide rassen aan te toonen, dan zal men volgens hem zeker aan beide rassen een afzonderlijken naam moeten geven, waartoe men volgens VAN SLOGTEREN echter ook reeds op grond der biologische verschillen gerechtigd is.

Als doel van mijn onderzoek heb ik mij nu allereerst gesteld na te gaan of er inderdaad morphologische verschillen bestaan. Verder heb ik aan de hand van de literatuur over het wezen der biologische rassen trachten na te gaan, wat men eigenlijk onder een biologisch of physiologisch ras heeft te verstaan en in hoeverre hierbij het al of niet bestaan van morphologische verschillen een rol speelt.

Het onderzoek naar de morphologische verschillen verrichtte ik met materiaal uit aaltjeszieke narcissen en hyacinthen, mij door Prof. VAN SLOGTEREN welwillend verstrekt. Eerst werden de aaltjes uit beide bollen morphologisch-anatomisch door mij onderzocht en beschreven, daarna volgde een biometrisch onderzoek, hetgeen onder leiding van Dr. P. H. VAN THIEL op het Instituut voor Tropische Geneeskunde te Leiden geschiedde.

Waar in de morphologisch-anatomische beschrijving niet het tegendeel vermeld wordt, stemmen de aaltjes uit beide bollen-soorten met elkaar overeen.

HOOFDSTUK II.

MORPHOLOGISCH-ANATOMISCH ONDERZOEK.

§ 1. TECHNIEK.

Door de groote beweeglijkheid van de aaltjes is aan levend materiaal zonder voorbehandeling niet veel waar te nemen. Men brengt ze daarom op een voorwerpglas in een weinig water onder een dekglas en haalt het geheel zooveel malen (± 15 maal) door de vlam, dat de dieren zich juist strekken zonder echter te sterven. Na deze behandeling zijn ze ook goed op te meten.

Door de aanwezigheid van het vele reserve-voedsel is er dan van de inwendige structuur nog niet veel te zien. Azijnzuur (5 %), glycerine met alcohol of lactophenol geven eenige opheldering, ook bewijzen vitale kleurstoffen en cyanosin goede diensten. Dit laatste (verkrijgbaar aan het chemisch laboratorium van Dr. K. HOLLBORN, Leipzig) gebruikte FÜLLEBORN bij het onderzoek van de cuticula-streping. Het best werd evenwel de inwendige structuur zichtbaar na kleuring met haematoxyline en insluiting in canadabalsem. Voor dit proces werd de differentiator van COBB (1890, p. 157) gebruikt, welke eenigszins gewijzigd werd. De differentiator van COBB berust op het volgende principe: bij de algemeen gebruikelijke plotselinge opeenvolgende vervanging van de ééne vloeistof door een andere, met name de alcoholen van uiteenlopend percentage, bij kleuring en ontwatering, zouden de zeer teere nematoden door de plotselinge groote wisselingen in osmotischen druk, waaraan ze blootgesteld worden, ernstig nadeel ondervinden; dit wordt nu voorkomen door de verschillende vloeistoffen elkaar zeer langzaam te laten vervangen. COBB gebruikte hiervoor twee verschillende differentiators, nl. één voor den overgang van een lichtere naar een zwaardere vloeistof en één voor den overgang van een zwaardere naar een lichtere vloeistof. Beide bestaan uit een U-vormig gebogen buis; aan één been is door een gummiverbinding een gebogen capillair uitgetrokken buisje (de zgn. filter) aangezet, zoodat de vloeistoffen, die in het andere been (het zgn. reservoir) geschonken worden, zeer langzaam verder doordringen. Bij

de eerste differentiator bevinden zich de nematoden onder in de buis, waarin de vloeistoffen geschonken worden, het andere been is dan zeer kort. Bij de tweede differentiator is het laatstgenoemde been wat langer en bevinden zich de nematoden direct onder den filter. De stroomsnelheid wordt geregeld door het toestel verschillende standen te geven, maximum stroomsnelheid verkrijgt men bij vertikalen stand, geen stroom bij horizontalen stand. Ook kan de stroom geregeld worden door stukjes van het capillair uitgetrokken buisje af te breken, waardoor de opening wijder wordt.

MAGATH (1916, p. 252) heeft het toestel nu aldus gewijzigd, dat het gebruik van de tweede differentiator niet meer noodzakelijk was. Hij schakelde daartoe in het reservoir een mengkamer in, bestaande uit een glazen bol, waarin bovenaan een buisje aangesmolten is, dat naar onderen tot het midden van den bol reikt, zoodat de lichtere vloeistof, die door het buisje binnen vloeit, gedwongen is zich met de zwaardere, die reeds in de mengkamer aanwezig is, te mengen.

Door mij werd in hoofdzaak het gewijzigde toestel gebruikt, dat ook door SVENSSON en KESSEL (1926) is toegepast, met enkele veranderingen daarin aangebracht met Drs. MOLLE EISMA, die voor zijn onderzoek van dezelfde techniek gebruik moest maken (fig. I). Als reservoir van de differentiator heb ik gebruik gemaakt van een vrij korte buis, in afwijking van COBB, MAGATH en SVENSSON, die een zeer lange buis gebruikten. Ten einde echter deze buis toch veel vloeistof te kunnen doen bevatten, heb ik deze bovenaan bolvormig verwijd; dit heeft het voordeel, dat de druk en dus ook de stroomsnelheid bij het afnemen van de hoeveelheid vloeistof in het reservoir niet zooveel verandert. Onder het reservoir volgde bij SVENSSON en KESSEL de mengkamer, die bij hen bestond uit een bol bovenaan gesloten door een gummistop, waar door heen de glazen buis van het reservoir stak. In mijn toestel droeg deze glazen buis een geslepen glazen stop, die in de opening boven in de bolvormige mengkamer ingeslepen was. Vergeleken met de mengkamer van MAGATH is aan onze oplossing het voordeel verbonden, dat de buis gemakkelijk uit de mengkamer kan verwijderd worden. Tevens sluit een ingeslepen glazen stop beter dan een gummistop.

Onder de mengkamer was door SVENSSON en KESSEL een kraan aangebracht, die zij gebruikten om de stroom te regelen. In ons toestel bevindt zich een kraan boven de mengkamer, welke echter niet voor de regeling der stroom gebruikt kon worden, daar de opening hiervoor nooit fijn genoeg te stellen was. Wel echter bewijst deze kraan goede diensten, wanneer de stroom tijdelijk stopgezet moet worden, bijv. voor het inzetten van een

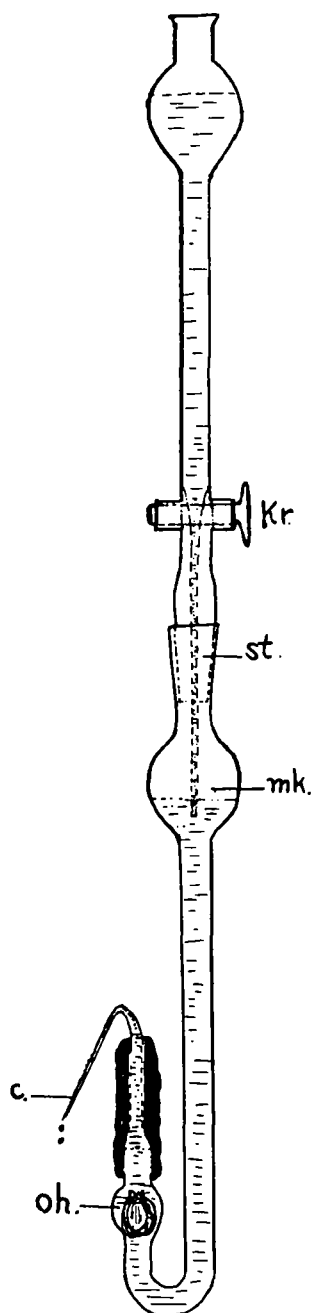


fig. 1

nieuwen filter. In afwijking van het toestel van SVENSSON en KESSEL bevindt zich onze objecthouder niet in de reservoirbuis, maar direct onder den filter. Deze objecthouder is geen afzonderlijk onderdeel, maar wordt gevormd door een plaatselijke bolvormige verwijding van de buis, waarop de filter aansluit. Deze laatste bestaat uit een capillair uitgetrokken omgebogen buisje. De stroom wordt versneld door stukjes van het capillaire einde af te breken, waardoor de uitstroomopening verwijd wordt. Moet de stroom vertraagd worden, dan wordt een nieuwe filter met dunner uitgetrokken einde aangebracht.

Om de nematoden te verzamelen wordt een aaltjeszieke hyacinthen- of narcissenbol in stukjes gesneden en deze in water gebracht. Na eenigen tijd worden deze stukjes er uit gehaald, de aaltjes blijven dan in het water achter. Nu wordt een stukje fijn linnen genomen, langs welks rand een draad geregen wordt en deze draad zoover aangetrokken, dat het lapje juist in een glazen trechter past. Het water, waarin zich de aaltjes bevinden, wordt nu op dezen linnen filter gegoten, waarbij de dieren op het lapje achter blijven. Daarna wordt de draad geheel aangetrokken en het lapje tot een zakje dichtgeknoopt.

Om te bewerken, dat de dieren zich strekken, worden ze eerst eenige oogenblikken in alcohol 50 % bij 70° C. gebracht. De aaltjes worden gefixeerd in de volgende vloeistof: gelijke deelen ijsazijn, alcohol 96 % en verzadigde sublimaatoplossing. Het toestel wordt nu tot en met de mengkamer met de fixeerende vloeistof gevuld, het zakje met de aaltjes in den objecthouder gebracht, waarna de filter en het reservoir in het toestel ingeschakeld worden. Het reservoir wordt nu achtereenvolgens met de volgende vloeistoffen gevuld:

Vloeistof 1 = 3 deelen fixatief + 1 deel alcohol 35 %; vloeistof 2 = 1 deel vloeistof 1 + 1 deel vloeistof 3; vloeistof 3 = 1 deel fixatief + 3 deelen alcohol 35 %.

De stroom wordt dan zoo geregeld, dat wanneer vloeistof 1 's morgens wordt ingegoten, het reservoir $\pm$ 8 uur daarna ledig is. Dan wordt vloeistof 2 in het reservoir gegoten; den volgende morgen wordt het dan ledige reservoir gevuld met vloeistof 3, daarna met jodiumtinctuur en alcohol 35 % en tenslotte met gedestilleerd water. Dan wordt het toestel geleidigd en vervolgens gevuld met haematoxyline van DELAFIELD (1:25), hetwelk men gedurende 18 uur door het toestel laat loopen. Daarna laat men in een snel tempo de volgende vloeistoffen doorstroomen: gedestilleerd water gedurende $\pm$ 20 minuten; 5 % azijnzuur gedurende $\pm$ 10 minuten; gedestilleerd water gedurende $\pm$ 20 minuten; 5 % ammoniak gedurende $\pm$ 10 minuten; ge-

destilleerd water gedurende ± 20 minuten. Voor het daarna opvoeren in alcohol wordt de stroomsnelheid op het oorspronkelijke tempo teruggebracht en wordt er achtereenvolgens alcohol van 35 %, 50 %, 70 %, 90 %, 96 % en 100 % door het toestel geleid. Bevindt zich de absolute alcohol in het toestel, dan wordt het reservoir afgesloten met een kleine hoeveelheid watervrij kopersulfaat, in een linnen lapje gewikkeld, teneinde het toetreden van vochtige lucht te voorkomen. De contrôle, of de ontwatering volkomen is, geschiedt met watervrij kopersulfaat: indien dit onder den filter gehouden, door de uit den filter loopende vloeistof niet blauw kleurt, dan is de ontwatering voldoende.

MAGATH en SVENSSON en KESSEL voerden nu hun materiaal verder op in wintergroenolie (methylsalicylaat), door middel van drie bakjes, die op ongelijke hoogte stonden en verbonden waren door als hevels werkende draden. In het bovenste bakje brachten zij een mengsel van gelijke deelen absolute alcohol en wintergroenolie; in het middelste, waarin zich de nematoden bevonden, alcohol 100 %; in het onderste bakje werd de overtollige vloeistof opgevangen. Deze methode werd door mij niet toegepast, aangezien de draden steeds opdroogden, waardoor de opvoering in wintergroenolie op onvoldoende wijze plaats vond. Daarom heb ik het methylsalicylaat op dezelfde wijze als de andere vloeistoffen door de differentiator laten stroomen.

Na deze behandeling werd het zakje op een horlogeglas geopend en de nematoden met zeer weinig methylsalicylaat op een voorwerpglas gebracht; hierop een druppel canadabalsem en het geheel bedekt met een dekglas.

Wanneer van de objecten microtoomcoupes gemaakt moeten worden, is het noodig ze na methylsalicylaat in nagelolie op te voeren. Vervolgens wordt nu op een voorwerpglas een weinig huidvet gebracht, hierop een druppel collodium, waarin een aldus behandeld aaltje in de lengterichting van den druppel gericht wordt; het geheel wordt hierna in xylol gebracht, waarin het collodium stolt. Het in collodium ingesloten object wordt dan van het glas afgenomen, daarna ingebed in paraffine en met de microtoom in coupes gesneden (methode van HOFFMANN, 1898).

Om de voorzijde van den kop te kunnen bestudeeren moet het kopeinde van het dier afgesneden worden. Daartoe is het noodig de aaltjes in te sluiten in glycerine. Dit geschiedt op de volgende wijze: in de differentiator ondergaat het dier dezelfde behandeling als hierboven vermeld is, tot aan de kleuring met haematoxyline toe. In de plaats daarvan laat men steeds sterker wordende oplossingen van glycerine in water door het toestel stroomen,

totdat eindelijk geconcentreerde glycerine is doorgevoerd.

Vervolgens wordt het zakje weer op een horlogeglas geopend. Een aaltje wordt in zoo weinig mogelijk glycerine op een voorwerpglas gebracht, en dan wordt onder het microscoop met behulp van een zeer fijn oogscalpel de kop afgesneden, ongeveer ter hoogte van den knop der speer. Op den afgesneden kop wordt een weinig in glycerine opgeloste cyanosin gebracht. Dit blijft ongeveer een dag zoo staan. Door deze sterk rood kleurende vloeistof komen de contrasten op den kop duidelijk uit. Wanneer de cyanosin voldoende ingedrongen is, wordt alle vloeistof om den kop met filtreerpapier weggezogen en het preparaat in een druppel gesmolten glycerine-gelatine ingesloten en met een dekglasje bedekt. Door drukking en schuiving aan dit dekglasje, wordt de kop dan zoodanig gewenteld, dat de voorkant boven komt te liggen en men een goed beeld van het vooraanzicht van den kop verkrijgt. Deze methode is ook door STEINER (1924, p. 10) bij zijn onderzoekingen toegepast.

§ 2. CUTICULA.

De cuticula is zeer fijn gestreept. Door KÜHN is deze streping nog niet waargenomen; hij beschrijft de cuticula als „gleichmässig eben” (1858, p. 133). Alleen op het kopgedeelte teekent hij soms dwarse strepen, die ontstaan zouden zijn door samen-trekking van het dier. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 23), die een vrij volledige beschrijving gaven van de anatomie van *Tylenchus devastatrix*, namen een zeer fijne nauwelijks waarneembare streping waar, die zich over het geheele lichaam uitstreckte, behalve op het voorste gedeelte vanaf den eersten bulbus en op het staartgedeelte, waar de cuticula glad zou zijn.

Bij larven van het laatste stadium echter vonden ze over het geheele lichaam een vage streping; hier zou dus de streping meer ontwikkeld zijn dan bij het volwassen dier.

Volgens mijn onderzoek is de streping der cuticula niet overal dezelfde. Dicht bij den kop, doch niet op de lippen, en dicht bij den staart, doch niet aan de uiterste staartpunt, loopt de streping rond om het heele lichaam heen. Dicht bij den kop zijn de strepen 1.28μ van elkaar verwijderd. Iets caudaalwaarts van den eersten bulbus komen er nog fijnere strepen bij, die donker zijn in tegenstelling met de anderen, die een lichte kleur hebben; de onderlinge afstand van deze fijnere strepen, die eenigszins gegolfd loopen, is 0.96μ . Bij de wijfjes loopen de strepen tot op eenigen afstand van de staartpunt door, bij de mannetjes tot ongeveer ter hoogte van de punt der spicula.

De fijnere donkere strepen loopen niet rondom het geheele lichaam heen, maar zijn uitsluitend ventraal en dorsaal aanwezig, dus ongeveer in het gebied waar de spierelden zich bevinden. Deze donkere strepen maken den indruk dieper te liggen dan de lichte strepen. Of ze zich in de cuticula of in de subcuticula bevinden, is niet met zekerheid te zeggen, waarschijnlijk liggen ze in de subcuticula, want op plekken van den worm, waar alleen de cuticula zichtbaar was, doordat daaronder het inwendige van het dier zich teruggetrokken had, waren alleen de lichte strepen over. Ook op de bursa copulatrix, waar zich geen subcuticula bevindt, heeft men alleen lichte strepen.

Deze lichte strepen zijn halverwege de lengte van het lichaam 1.92μ van elkaar verwijderd en loopen door tot aan de zoogenaamde laterale membraan. Telkens tusschen twee van deze strepen ligt nog een lichte streep, die meestal niet geheel tot de laterale membraan doorloopt (fig. 6).

De genoemde laterale membraan treft men ter weerszijden van het lichaam aan. Volgens STEINER (1924, p. 8) ontstaan deze doordat plaatselijk de hypodermis een dikkere cuticula afscheidt. De hypodermis is een buis van syncytiaal weefsel, waarin kernen en protoplasma gerangschikt zijn in overlangsche velden. In het gebied der dorsale en ventrale velden is de buis vaak zeer dun, in dat der laterale velden altijd dik. Door deze ongelijkmatige dikte der velden zou de cuticulaire substantie aan de laterale zijde in dikkere lagen afgescheiden worden en tot de genoemde laterale verdikkingen, de laterale membranen, aanleiding geven (fig. 13—16). COBB (1914, p. 485) teekent deze laterale membranen bij *Tylenchus devastatrix* iets anders dan wij ze waargenomen hebben, hij doet het nl. meer voorkomen, alsof er aan elke zijde twee aparte vleugeltjes gelegen zijn, waartusschen zich een inbochtiging bevindt.

Van op zijde gezien doet de eene laterale membraan zich voor als een systeem van drie evenwijdig boven elkaar gelegen banden, waarvan de middelste een weinig uitspringt en door twee overlangsche lijnen gescheiden is van den dorsalen en ventralen band, daarmee loopten twee andere lijnen evenwijdig, vormende de dorsale en ventrale begrenzing van de laterale membraan als geheel. De afstanden tusschen twee lijnen zijn ongeveer gelijk en wel 3.076μ .

De laterale membraan eindigt achteraan iets voor de punt van den staart. Voor het einde vereenigen de beide middelste strepen zich tot één en nog verder caudaalwaarts vallen deze daarna geheel weg.

De laterale membraan begint rostraal. Op een kleinen afstand

($\pm 20 \mu$) van den voorrand van den kop, iets verder caudaal, begint de middenstreep, die zich spoedig daarop ook weer in tweeën splitst.

De laterale membraan en ook de cuticula-streping is zeer duidelijk waar te nemen, indien men het te onderzoeken object in cyanosin legt. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 24) beschrijven de laterale membraan ook als een band, die halverwege de lengte van het lichaam $4-5 \mu$ hoog is en in de oesophagale en in de staart-streek eindigt. COBB (1915, p. 563) heeft uitvoerig de cuticula van *Tylenchus similis* beschreven. Hij vindt er ± 400 dwarse strepen op; deze dwarse streping, die aan den buitenomtrek van het lichaam een getand uiterlijk geeft, wordt fijner bij de speer. De lipstreek is hier ook dwars gestreept en wel voorzien van 8 à 10 strepen. Ook de bursa heeft dwarse strepen. De strepen zijn op de zijvelden onderbroken door een laterale membraan, die wordt aangeduid door vier overlangsche strepen, $\frac{1}{4}$ tot $\frac{1}{3}$ van de lichaamshoogte innemend. Van deze overlangsche strepen zijn de buitenste duidelijker te zien dan de binnenste, daar ze dikker en meer lichtbrekend zijn (een dergelijk verschil kon ik bij *Tylenchus devastatrix* niet waarnemen). De buitenste randen zijn bijna onzichtbaar getand, hetgeen veroorzaakt wordt door de dwarse streping. De binnenste overlangsche strepen zijn ook getand, maar nog minder duidelijk. De laterale membranen beginnen ter hoogte van de basis van de speer en loopen achterwaarts door tot het einde van den staart. Van zenuwring tot anus zijn ze het duidelijkst en ongeveer overal even hoog. Bij manlijke dieren zijn de laterale membranen minder sterk ontwikkeld dan bij vrouwlijke.

Hoewel de waarnemingen van COBB betrekkelijk onvolledig genoemd moeten worden is er groote overeenkomst tusschen zijn beschrijving van de cuticula van *Tylenchus similis* met de door mij gegevene van *Tylenchus devastatrix*.

Ook de door THORNE (1926, p. 143) beschreven *Tylenchus balsamophilus* THORNE vertoont ongeveer hetzelfde type, nl. fijne dwarse strepen op de laterale velden, onderbroken door vier vleugels, die samen ongeveer $\frac{1}{8}$ van de lichaamshoogte innemen en waarvan de buitenste meer uitsteken dan de binnenste. Ze beginnen bij deze soort pas bij het midden van den hals en eindigen bij den anus. *Tylenchus mahogani*, waarvan de cuticula ± 1000 dwarse strepen per mm. heeft, vertoont volgens COBB (1920, pg. 188) tegenover elk lateraal veld ook weer twee vleugels bestaande uit twee dubbele lijnen, beginnende dicht bij den kop en eindigende bij den anus; ze nemen elk $\frac{1}{3}$ van de lichaamshoogte in. STEINER (1926, p. 361) beschrijft een iets afwijkend

type bij *Tylenchus cylindricaudatus*. De laterale membranen vertoonen er insnijdingen, die niet corresponderen met de ringen van de cuticula. De cuticula is gestreept, ook die van de bursa.

§ 3. HUIDSPIERZAK.

Behalve de boven besproken streping zijn ook nog overlangsche strepen op de aaltjes zichtbaar en wel op twee breede zônes, één dorsaal en één ventraal; bij den kop en den staart echter bevinden zich deze strepen over den geheelen omtrek. Ze zijn vooral goed te zien bij met cyanosin behandelde, maar ook wel bij met haematoxyline gekleurde preparaten. De overlangsche strepen zijn de plaatsen van aanhechting van den huidspierzak aan de subcuticula. Bij preparaten, die met haematoxyline gekleurd zijn, treft men hier en daar op deze zônes celkernen aan.

DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 24) hebben deze kernen niet kunnen onderscheiden; wel de overlangsche strepen. Ook COBB (1920, p. 188) beschrijft deze overlangsche strepen, nl. bij *Tylenchus mahogani*, en heeft er de bovengenoemde m.i. juiste interpretatie aan gegeven. Ook onderscheidt hij (1919, p. 178) deze strepen bij *Tetradonema plicans*; hierbij heeft hij echter slechts vier strepen kunnen waarnemen, terwijl er bij *Tylenchus* veel meer aanwezig zijn. Dit zou er dus op kunnen wijzen, dat *Tetradonema plicans* tot de *Meromyaria* behoort en *Tylenchus* tot de *Polymyaria*. SCHNEIDER rekent het geslacht *Tylenchus* tot de *Holomyaria*, BÜTSCHLI (1873, pg. 34) is hierover onzeker. Naar wat hij bij *Tylenchus fungorum* gezien heeft, sluit hij zich aan bij SCHNEIDER, hij neemt nl. bij deze soort in ieder spierveld een rij achter elkaar gelegen kernen waar, de kernen van beide tegen de ventrale lijn aanliggende spiervelden zijn alterneerend gelegen. Doch naar hetgeen hij bij andere *Tylenchus*-soorten gezien heeft, vraagt hij zich af of niet toch bij eenige sporen van spiercellen te vinden zijn; BÜTSCHLI laat daarom de beslissing tot welke groep *Tylenchus* gebracht moet worden, aan de toekomst over.

Dat deze dieren inderdaad tot de *Polymyaria* behooren blijkt uit mijn onderzoek van *Tylenchus devastatrix*. In dwarse doorsneden, waarin de spieren met eosine rood gekleurd zijn, ziet men hier een groot aantal dwars getroffen cellen van de spierlaag, die ieder bestaan uit een donkerrood zuiltje aan de peripherie, dat centripetaal breed uitloopt in een lichter rood gedeelte, waarin zich kernen bevinden (fig. 10—16).

Deze spierlagen, die zich aan de dorsale en aan de ventrale kant van het lichaam bevinden, worden elk ongeveer in het

midden onderbroken. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 24) namen dit ook reeds waar; zeer juist hebben zij het als volgt uitgedrukt: „Elles (les bandes musculaires) sont coupées en deux dans le sens longitudinal par des lignes médiaires. Celles-ci réduites à une simple ligne de contact sont assez difficiles à distinguer.”

§ 4. LATERALE VELDEN.

Tusschen de beide spiervelden in bevinden zich de laterale velden.

BÜTSCHLI (1873, p. 33), die deze velden bij na verwante Tylenchus-soorten vermeldt, heeft hierover geen verdere details gegeven. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 24) vinden, dat ze een korrelige structuur vertoonen. Ze namen waar, dat enkele van de korrels soms bewegelijk waren. Ze troffen geen kernen in de laterale velden aan, die ik daarentegen wel kon waarnemen. Zij waren vooral duidelijk op dwarse doorsneden. De granuleuse structuur der velden door DEBRAY en MAUPAS vermeld, kan ik bevestigen; van een beweging der korrels kon ik evenwel niets constateeren.

Met STEINER (1924, p. 8) moeten we de laterale velden beschouwen als deelen van een „syncytial tube”, die de hypodermis vormt. De kernen en protoplasma-massa van deze hypodermis vormt plaatselijk verdikkingen in den vorm van overlansche velden, twee laterale, één dorsaal en één ventraal, deze beide laatste zijn vaak zeer smal op dwarse doorsnede (zie bij onderbreking in de spiervelden), terwijl de laterale velden bijna altijd breed zijn (fig. 11—16).

§ 5. ZENUWSTELSEL EN ZINTUIGEN.

Van het zenuwstelsel kon ik een fibrillaire ring om den slokdarm waarnemen, gelegen tusschen den eersten en tweeden bulbus, en caudaalwaarts overhellend naar den kant van den excretieporus. Dit is een bevestiging van hetgeen DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 31) vonden. Onder dezen ring bevindt zich een opeenhooping van cellen; COBB (1915, p. 567) teekent ze ook bij Tylenchus similis en beschouwt ze als zenuwcellen.

De volgende zintuigen moeten onderscheiden worden:

1e. *Papillen*. Deze zijn in den vorm van cuticulaire uitsteeksel-tjes te vinden op elk der zes lippen, aanwezig op de voorzijde van den kop. Op de laterale lippen zijn deze papillen kleiner dan op de andere, deze vind ik nergens in de literatuur vermeld. De papillen bevinden zich aan de peripherie der lippen. Op fig. 7 en

8, waar een kop van de frontale zijde geteekend is, is hun ligging, vorm en grootte duidelijk aangegeven.

2e. *Laterale organen* of „*amphids*”. COBB heeft deze het eerst bij parasitaire nematoden beschreven. Het zijn meest kleine en onduidelijke organen, die zich lateraal op den kop bevinden. STEINER (1924, p. 14) geeft van deze „amphids” de volgende algemeene beschrijving: „A pouch or some other cavity (round, oval, spiral-shaped, groove, dimple or furrow) is located on the lateral region of the head or immediately behind it; through the bottom of this pouch or cavity a nerve and the secretion of a glandular cell enter. The nerve forms more or less numerous endorgans called „Endfasern” by HAGMEIER (1912) or „terminals” by COBB (1923). So far as known they have most often the shape of small rods. The glandular cell embraces the nerve first, but is separated farther back toward the nerving.” STEINER beschouwt ze als zintuig voor het waarnemen van chemische prikkels, vooral voor het zoeken van voedsel en mogelijk ook voor het waarnemen van de nabijheid der andere sexe. Ook door COBB en verscheidene andere onderzoekers worden de amphids als zintuigen beschouwd.

Nu komt bij het door mij onderzochte materiaal op de twee laterale lippen naast de onder 1e beschreven papil een gebogen cuticulair walletje voor (fig. 7 en 8).

Bij totale preparaten van levende dieren, die met methyleenblauw gekleurd waren, liepen van den voorrand van den kop in caudale richting lateraal links en recht een fijn blauw streepje (fig. 5). Ik veronderstel, dat deze streepjes overeenkomen met den inhoud van de door STEINER bedoelde zakjes, die zich met de blauwe vloeistof gevuld hadden. Tevens kon ik bij doode dieren, waarvan zich de inwendige weeke deelen een weinig uit de cuticula teruggetrokken hadden, ook laterale cuticulaire aanhangsels waarnemen, die vanaf de oppervlakte van den kop naar het inwendige liepen. Soms hadden deze duidelijk den vorm van een zakje, soms leek het alleen een dun buisje; deze beide vormen nam ik waar bij de narcissenaaltjes, bij hyacinthenaaltjes alleen den laatsten.

De vraag doet zich nu voor: met welke vorming zijn de gebogen cuticulaire walletjes, aan de voorzijde van den kop zichtbaar, homoloog? Ik noem drie mogelijkheden:

a. het walletje zou een verdikking van den cuticulair rand van het amphidzakje kunnen zijn. Hiervoor pleit, dat het de gedaante heeft van een langgerekte papil. Verschillende malen toch is reeds gewezen op de uiterlijke overeenkomst van een papil en een amphid. Zoo zegt COBB (1923a, p. 243): „In parasitic species amphids are generally confused with cephalic papillae”. STEINER

(1926, p. 361) beschrijft de amphids van *Tylenchus cylindricaudatus* aldus: „The amphids have the appearance of papillae, when seen from in front, but they are not so elevated and are a little smaller.” Hij besluit, dat het amphids zijn uit het feit, dat van de frontale zijde gezien de ovale opening de uitmonding blijkt te zijn van een buis, aan het eind waarvan hij het begin van de amphidiale zenuw en misschien ook van de amphidiale klier meent waar te nemen.

b. het is mogelijk, dat het langgerekte walletje een papil is en het kleine ronde uitsteekseltje ernaast, dat ik aanvankelijk als papil beschreef, de amphid.

c. het is mogelijk dat het langgerekte walletje en de kleine ronde papil samen de amphid vormen.

3e. *Dereïds of laterale organen.*

COBB (1923a, p. 243 en 1923b, p. 237) onderscheidt deze zintuigjes. Ze liggen nabij het centrale zenuwstelsel en varieren in vorm van papillen tot setae-achtige aanhangsels. Hij beschrijft ze bij *Aphelenchus agricola*. Ik heb deze dereïds kunnen waarnemen in den vorm van ronde heuveltjes met een indeuking in het midden (fig. 6), waarheen men bij een zij aanzicht een zenuw draad kan zien lopen. Ze zijn gelegen op de laterale membraan, ongeveer ter hoogte van den excretie-porus. COBB (1923a, p. 237) nam ze bij *Aphelenchus agricola* ook ongeveer op deze hoogte waar.

4e. *Phasmids.* Dit zijn kleine laterale caudale organen, die lijken op poriën en wier interne verbindingen nog problematisch zijn. Ze zijn beschreven door COBB (1923a, p. 242) bij verschillende nematoden. Bij mijn onderzoek nam ik ze niet waar.

§ 6. SPIJSVERTERINGSORGANEN.

De mond is terminaal gelegen, en is in een frontaal aanzicht van den kop als een kleine ronde opening zichtbaar. Zij is omgeven door zes lippen (fig. 7 en 8), waarvan de randen met elkaar versmolten zijn. Samen vormen zij een soort koepel. Dit complex komt overeen met de beschrijving, die COBB (1920, p. 188) er van geeft voor *Tylenchus mahogani*, welke luidt: „The minute lips are thoroughly amalgamated and present a refractive six ribbed framework as the support of a hemispherical flattish dome”. Twee van deze lippen zijn lateraal gelegen, de vier andere sub-mediaan. De lippen zijn duidelijk in een linker en een rechter groep, elk van drie, gelegen. De middelste van elke groep van drie wordt gevormd door een laterale lip.

In de mondholte steekt het rostrale vrije uiteinde van een

holle speer uit. Deze terminaal zeer dunne speer caudaal vervolgend, zien we, dat deze plotseling verbreed wordt en ten slotte caudaal met drie knobbels eindigt (fig. 5). DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 25) veronderstellen, dat de plaats waar de verbreeding begint de rol speelt van apophyse, waaraan zich een lateraal ligament zou hechten. Ze hebben dit echter niet nauwkeurig kunnen waarnemen. Ook COBB (1920, p. 189) teekent bij *Tylenchus mahogani* een „guide for spear”; deze zou echter niet op de door DEBRAY en MAUPAS aangegeven plaats liggen, maar op een derde van de lengte der speer verder naar voren beginnen.

De beweging der speer zou geschieden door middel van spieren, die vanaf de basis der speer schuin naar voren lopen.

Bij *Tylenchus devastatrix* zijn deze spieren zoowel door COBB (1914, p. 485) als door RITZEMA BOS (1888, p. 299) waargenomen. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 25) hebben ze echter niet kunnen waarnemen en beschouwen hetgeen RITZEMA BOS gezien heeft, als den wand der mondholte zelf. De beweging der speer zou volgens hen plaats hebben door contracties van het lichaam.

Uit de speer treedt de oesophagus te voorschijn, waarvan de cuticula als een dunne buis duidelijk bij levende exemplaren zichtbaar is. Deze oesophagus vertoont twee bulbi. In den wand van den eersten bulbus (fig. 2 en 10) kon ik een duidelijke dwarse streping waarnemen, hetgeen wijst op den spierachtigen aard van dezen wand. Ongeveer in het midden van dezen bulbus bevindt zich een apparaat dat door COBB (1920, p. 188) bij *Tylenchus mahogani* „subspheroidal valve” genoemd wordt. BÜTSCHLI (1873, p. 32) heeft dit bij verschillende *Tylenchus*soorten ook waargenomen en beschouwt het als een chitineuse verdikking van den oesophagus-wand. Op dwarse doorsnede bleek mij, dat hier het lumen van den oesophagus gevormd wordt door drie in één punt samenkomende spleetvormige ruimten. De fibrillen van den bulbus zijn naar dit apparaat als centrum gericht. In den musculösen wand bevinden zich ook verscheidene kernen.

De wand van den tweeden of cardialen bulbus maakt niet den indruk spierachtig te zijn. Hier bevinden zich de bij alle *Tylenchus*soorten voorkomende drie speekselkliercellen (fig. 2), waarvan de groote nucleoli met eosine donkerrood gekleurd worden. COBB (1915, p. 565) beschrijft bij *Tylenchus similis* deze cellen, die met karmijn roodgekleurd waren; degene, die het meest oraal gelegen was, was echter grooter en kleurde zich sterker dan de beide andere. Op dwarse doorsnede (fig. 11 en 12) zien wij dat in mijn materiaal de speekselkliercellen zoodanig zijn gelegen, dat de grootste van de drie geheel in den dikken wand van den bulbus

is opgenomen, terwijl de beide andere tegen den buitenkant ervan liggen. De ligging van de drie cellen ten opzichte van elkaar is niet constant. Soms ligt de grootste onderaan, soms op gelijke hoogte of iets hooger dan één der kleinere; nooit heb ik waargenomen, dat de grootste cel bovenaan lag. De kleinere cellen kunnen ook onderling op gelijke of op ongelijke hoogte liggen. Nu eens liggen de drie cellen relatief wijd uit elkaar, dan weer zeer dicht opeen. Al deze verschillen hangen noch met den ouderdom noch met het geslacht samen. Ik trof zoowel larven aan, waar de drie cellen dicht opeen lagen, als ook larven, waar ze ver uit elkaar lagen. Dezelfde verscheidenheid was ook bij volwassen dieren waar te nemen. Reeds BÜTSCHLI (1873, p. 32) vermeldde, dat zich in den tweeden bulbus vaak kernen bevonden. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 27) hebben ook steeds een groote en soms twee kleinere kernen onderscheiden. COBB (1915, p. 565) en STEINER (1926, p. 360) beschrijven deze kliercellen respectievelijk bij *Tylenchus similis* en *Tylenchus cylindricaudatus*. Volgens hen zouden de drie cellen achter elkaar buiten den bulbus liggen. Ook heeft COBB onderscheid in grootte gevonden, maar volgens hem is bij *Tylenchus similis* juist de bovenste van de drie cellen de grootste. Aanvankelijk heeft COBB (1915, p. 565) beschreven, dat de drie speekselcellen samen door een nauwe buis, waarvan hij den loop beschrijft, met een ampulle zouden uitmonden in den oesophagus vlak onder de speer. In een publicatie daarna heeft hij (1923b, p. 236) de uitmonding van deze klieren nog eens bij *Tylenchus similis* en *Tylenchus penetrans* beschreven, waar deze evenals bij de door hem bestudeerde *Tylenchus devastatrix* en *Tylenchus tritici* dezelfde structuur vertoonen: drie min of meer samengesmolten eencellige speekselklieren, liggende in een „tandem series” onderaan den oesophagus, zouden naar voren toe door drie verschillende buizen uitmonden, nl. één aan de basis van de speer en de beide andere aan de basis van de zgn. „valve” van den eersten bulbus. De eerst genoemde uitmonding wordt aangewezen door een lichtbrekend plekje in den wand van den oesophagus. Deze voorstelling is dus in strijd met zijn eerste waarneming, volgens welke de drie kliercellen slechts door één gemeenschappelijk kanaal zouden uitmonden. De uitmondingsbuizen der drie kliercellen heb ik niet gezien. Wel echter nam ik waar twee zeer fijne kanaaltjes, uitmondende aan de basis van de „klep” van den eersten bulbus en wel, voor zoover ze binnen den wand van dezen bulbus liggen. Ook nam ik waar een klein kanaaltje, dat iets onder de speer uitmond; deze laatste uitmonding gaat vaak gepaard met een lichtbrekende wandverdickening van den oesophagus ter plaatse. Mijn waarnemingen

stemmen dus vrijwel met de laatste beschrijving van COBB overeen, alleen het direct verband met de speekselkliercellen heb ik niet waargenomen. De ligging der speekselcellen buiten den oesophagus in „tandem series”, zooals COBB deze beschrijft, heb ik bij het door mij onderzochte materiaal niet kunnen bevestigen.

Bij den overgang van den tweeden bulbus in den eigenlijken darm wordt de wand van den bulbus niet regelmatig dunner, zooals dit bij den eersten bulbus het geval is. Bij den 2en bulbus is dit wel aan een laterale zijde het geval, terwijl de bulbus aan de andere laterale zijde met een lob overhangt.

De wand van den eigenlijken darm bestaat uit een dikken celligen buitenwand en een cuticulairen binnenwand. In den eersten ligt reserve-voedsel opgehoopt in den vorm van sterk lichtbrekende korrels. Behalve in den darmwand ligt het reserve-voedsel ook er buiten, hetgeen hieruit blijkt, dat het ook achter den anus nog is waar te nemen.

In den buitenwand liggen de darmwandcellen, zooals reeds SCHNEIDER en BÜTSCHLI (1873, p. 32) opmerkten, ongeveer alterneerend. CHATIN (1884, p. 21) vermeldt voor het uienaaltje, dat de wanden van den darm gevormd worden door groote polyedrische cellen, die alleen bij groote larven zijn waar te nemen. Ik kon bij gekleurde preparaten alleen maar de kernen van deze cellen waarnemen. Deze zijn in tegenstelling tot de andere in het lichaam voorkomende kernen (natuurlijk de kernen der klier- en gonade-cellen buiten beschouwing latend) bijzonder groot. Evenals bij de speekselkliercellen kleuren de nucleoli zich eenigszins rood met eosine (fig. 2, 13 en 16). Ze waren in mijn materiaal ten getale van 50 à 60 aanwezig. Dit klopt niet met de waarnemingen van DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 28), die er steeds zestien waarnamen. Ook DEBRAY en MAUPAS bestudeerden de darmwandcellen. Van deze waarnemingen deelen zij het volgende mee (1896, p. 28): „La structure cellulaire de l'intestin est assez difficile à reconnaître, les limites des cellules étant peu distinctes et leurs noyaux masqués par les nombreuses granulations albumino-graisseuses. Nous y avons cependant réussi en suivant des voies détournées, qui toutes nous ont conduit à un résultat semblable. L'intestin est composé d'une seule couche de grandes cellules au nombre de seize. Ces cellules sont de forme allongée, élargies, dans leur milieu et s'amincissant en biseau par leur deux extrémités. Dans la composition de l'intestin, elles alternent entre elles, la partie large de l'une correspondant à l'amincissement de deux autres.

Nous avons reconnu cette structure, d'abord en observant des larves du 4e stade très fraîches, sur lesquelles la forme et l'arran-

gement des cellules se voyaient assez nettement dans un parcours plus ou moins long du corps. Nous avons pu compter le nombre des cellules sur d'autres larves de même âge ayant subi une assez forte émaciation. Chez ces larves les granulations albumino-graisseuses s'étaient réunies et condensées dans chaque cellule en un gros globule transparent et brillant. Ces globules, espacés régulièrement le long du tractus intestinal, étaient séparés les uns des autres par des zones finement granuleuses, dans la plupart desquelles on pouvait distinguer les limites de séparation cellulaire sous la forme d'un trait oblique, alternant régulièrement de droite à gauche et de gauche à droite d'une cellule à l'autre. Nous avons rencontré un assez grand nombre de larves dans cet état et chez toutes le nombre des gros globules a été de seize.

Nous avons encore vérifié ce nombre sur des larves de même âge que nous avons desséchées et ranimées une dizaine de fois en les réhumectant. Au moment de la réhumectation, avant qu'elles ne soient ranimées, le corps de ces larves se montrait, divisé en zones claires transparentes plus larges et en zones granuleuses plus étroites. Le nombre de ces zones granuleuses a toujours été de seize. Elles correspondaient aux granulations des cellules intestinales au milieu desquelles, d'ailleurs on pouvait distinguer un noyau, sous la forme d'un petit cercle clair. Les zones claires correspondaient aux gros globules graisseux décrits plus haut.

Enfin comme dernière démonstration, chez une femme adulte que nous avons laissé émacier pendant deux mois dans une goutte d'eau pure, nous avons pu compter les seize cellules de l'intestin, très nettement séparées les unes des autres par un trait clair, marquant leurs limites de contact".

Wat hun eerste waarneming bij groote larven betreft, ook ik heb de gekronkelde lijn kunnen waarnemen, die in de lengte door de korreling van den darm heenloopt. Deze gekronkelde lijn zou volgens Debray en Maupas ontstaan, doordat dunne en dikke deelen der cellen met elkaar afwisselen. Ik meen echter deze lijn als de kronkelende chitineuse bekleeding van het darmlumen te moeten opvatten.

De kleine dwarse lijntjes, die van de bochten der chitineuse buis naar de peripherie van den darmwand loopen, zag ik slechts af en toe. Mijns inziens zijn deze ook niet van veel belang; gezien het groote aantal kernen, dat ik met zekerheid bij gekleurde preparaten kon waarnemen, acht ik de conclusies van DEBRAY en MAUPAS omtrent het aantal der cellen onjuist.

Aan den darm zijn verder geen bijzondere aanhangsels enz. waar te nemen.

De darm eindigt bij de wijfjes met een zeer dun rectum, dat met een fijnen porus naar buiten uitmondt. Bij de mannetjes vindt de uitmonding samen met die van den ductus ejaculatorius plaats.

DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 28) konden bij wijfjes den anus niet vinden. Ze dachten dat het rectum alleen door een chitineus staafje gevormd werd en dat het een rudimentair orgaan zou voorstellen, zoodat volgens hen de darm blind zou eindigen.

§ 7. EXCRETIE-ORGAAN.

Het excretie-orgaan doet zich voor als een ongepaarde cuticulaire buis, die aan de linkerzijde van het lichaam loopt en ventraal ongeveer ter hoogte van den achtersten bulbus naar buiten uitmondt.

Dit werd ook door BÜTSCHLI (1873, p. 34) bij de na-verwante *Tylenchus askenasyi* waargenomen; ook CHATIN (1884, p. 22) zag bij het uienaaltje een kanaaltje met een kleine uitwendige opening in de streek van den oesophagus. MARCINOWSKI (1909) nam ditzelfde bij *Tylenchus devastatrix* waar.

Het gedeelte van de buis vóór de uitmonding is zeer nauw; daarbij sluit zich proximaal een verwijd gedeelte aan, dat trechtervormig begint, en waarin het nauwe deel uitmondt. Dit hebben DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 30) ook zoo waargenomen.

Verder zouden deze onderzoekers met veel moeite en slechts bij een enkel exemplaar behalve het reeds genoemde kanaal nog twee kanaaltjes gezien hebben, waarin het groote kanaal zich aan het eind splitst en waarvan het eene in frontale, het andere in anale richting zou loopen. Het is mij niet gelukt hiervan iets waar te nemen en ook is het door latere onderzoekers noch voor deze noch voor na-verwante soorten weer beschreven. De door ons waargenomen vorm van de excretiebuis is ook waargenomen bij een andere *Tylenchus*-soort, nl. door COBB (1915, p. 565) bij *Tylenchus similis*.

COBB (1915, p. 565) teekent voor *Tylenchus similis* zoowel als voor *Tylenchus devastatrix* (1914, p. 485) aan het einde van de buis een cel, die hij „excretory gland” noemt. Deze cel is daar volgens mijn waarnemingen inderdaad gelegen (fig. 2); een verbinding van de excretiebuis met de excretiecel heb ik echter slechts eens bij een hyacinthenaaltje zeer vaag meenen waar te nemen. Bij levende exemplaren wordt deze waarneming belet door de groote hoeveelheid reservestof en bij gekleurde exemplaren was de buis niet te vervolgen. Bij één narcissenaaltje, waarvan ik de reservestof had uitgedrukt, was het mogelijk de excretiebuis over een belangrijken afstand te vervolgen, waardoor ik deze kon zien uit-

loopen in een peervormig deel, waarin echter geen kern was waar te nemen. Toch lag het vermoeden voor de hand, dat ik hier met de excretiecel te maken heb gehad. Het zoo juist genoemde peervormig deel lag echter meer oraal dan de peervormige cel, die ik bij gekleurde preparaten waarnam en die hoogst waarschijnlijk de excretiecel is, doch door het uitoefenen van druk op het aaltje kan zeer gemakkelijk de onderlinge ligging veranderd zijn. Laatstgenoemde cel ligt aan de caudale zijde van het begin van den middendarm; de afstand van deze cel tot dit beginpunt bedraagt ongeveer de helft van den afstand van het begin van den middendarm tot den kop, terwijl deze afstand bij het peervormig deel slechts $\frac{1}{6}$ bedraagt.

Hoewel bij de gekleurde preparaten de verbinding van de genoemde cel met de excretiebuis niet vastgesteld kon worden, vermoed ik hier toch te maken te hebben met de excretiecel: 1e wegens de constante aanwezigheid ter plaatse, 2de wegens de ligging aan de linkerkzijde van het lichaam, dus evenals de excretiebuis, terwijl rechts een dergelijke cel ontbreekt.

Bij een levend exemplaar, dat vitaal gekleurd was, heb ik eens deze cel waargenomen. Ook hier was de verhouding van beide reeds genoemde afstanden ongeveer $\frac{1}{2}$.

§ 8a. VROUWLIJKE GESLACHTSORGANEN.

Over de gonaden is door KÜHN (1858, p. 136), die in 1858 *Tylenchus devastatrix* beschreef, nog niet veel medegedeeld: „Es lassen sich weder Männchen und Weibchen noch Geschlechtslosen einen hinreichend scharfen Unterschied in der innern Bildung erkennen”. Evenals DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 31) nam hij waar, dat de afstand van de vulva tot het uiteinde van den staart een vijfde gedeelte van de lichaamslengte bedraagt, hetgeen ik kan bevestigen.

KÜHN heeft dus alleen iets over het uitwendige gedeelte der geslachtsorganen waar kunnen nemen. CHATIN (1884, p. 24) heeft later een en ander over de inwendige organen vermeld, terwijl BÜTSCHLI (1873, p. 34 en 35) over *Tylenchus* in het algemeen en meer speciaal over *Tylenchus askenasyi* reeds meerdere bijzonderheden heeft medegedeeld. Vrij volledig is de beschrijving van DEBRAY en MAUPAS (1896) waarmede mijn waarnemingen in veel opzichten overeenstemmen.

De inwendige vrouwlijke geslachtsorganen bestaan uit een ongepaarde lange buis, die zich ongeveer vanaf den cardialen bulbus tot voorbij de vulva uitstrekt (fig. 3). Soms loopt de buis recht door het lichaam, soms vertoont het voorste deel eerst een cau-

dale terugbuiging en daarna weer een buiging naar voren, zoodat dit voorste deel S-vormig gebogen is. Het ovarium begint met een kleine cel met kleine kern, waarop de in geldrol-vorm gerangschikte jonge eicellen volgen. Soms volgt daar een deel op, waar deze cellen alterneerend op twee rijen liggen. In het dan volgend gedeelte komen ze weer op één rij te liggen. Tevens worden de eicellen steeds grooter en vooral langer en gaan een korrelig protoplasma vertoonen (fig. 13). In tegenstelling met het tot nu toe besproken gedeelte, waar de wand zoo dun is, dat deze niet waargenomen kan worden, volgt nu een gedeelte, dat den indruk maakt dikke wanden met kernen te bezitten en hetwelk overeenkomt met het deel, dat door DEBRAY en MAUPAS als oviduct beschreven is. CHATIN (1884, p. 24) nam dezen dikken wand niet waar. Hierop volgt een gedeelte, dat eveneens een dikken wand heeft en dat gekenmerkt is door de aanwezigheid van spermatozoïden in het lumen. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 32) zeggen hiervan: „l'oviducte est composé de deux rangées de minces cellules hexagonales, douées d'une grande élasticité.” Dat deze cellen hexagonaal zouden zijn kon ik niet bevestigen. De elasticiteit der cellen zou men alleen kunnen vaststellen, of in levenden toestand of als men er elastische vezels in kon waarnemen; geen van beide heb ik kunnen nagaan of constateeren, zoodat ik de beschrijving van DEBRAY en MAUPAS niet bevestigd vind.

In het laatstgenoemde deel bevinden zich veel kleine ronde tot eivormige lichaampjes (fig. 14); zonder eenigen twijfel moeten deze lichaampjes voor spermatozoïden gehouden worden, daar ze gelijken op de spermatozoïden die in het manlijke dier aangetroffen worden, zoodat dit deel der vrouwlijke geslachtswegen receptaculum seminis genoemd moet worden.

DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 36) beschrijven de spermatozoïden als volgt: „Ils ont pris une forme allongée, ovoïde et tous sont orientés de la même façon, le petit bout de l'oeuf en avant, le noyau devenu compacte est refoulé en arrière presque à l'extrémité du gros bout où il est entouré d'une zone épaisse de granulations, relativement grosses. Toute la portion antérieure est d'une limpidité hyaline parfaite sans la moindre trace de granulations grosses ou fines. Dans le réceptacle séminal cette portion plus étroite est toujours dirigée vers l'orifice étroit par lequel les ovules arrivent.” Over het algemeen kon ik deze orientatie ook bevestigen. Het protoplasma der spermatozoïden is bij levende exemplaren geheel hyaline behalve een korrelige zone rondom de door een lichte ring omgeven eenigszins sikkelvormige kern. BÜTSCHLI (1873, p. 35) zegt, dat er van den straligen bouw

van het protoplasma der spermatozoiden, dien hij in de manlijke geslachtsorganen heeft waargenomen bij de ligging in het vrouwelijk dier niets meer over is.

Tusschen het receptaculum seminis en het daarop volgend gedeelte, den uterus, bevindt zich een insnoering. De wand van den uterus bestaat, zooals op dwarse doorsnede goed is waar te nemen, uit vier blaasvormige cellen, die het uiterlijk van klier-cellen hebben (fig. 3 en 15). In totale preparaten blijken deze cellen langwerpig te zijn. Met haematoxyline kleuren ze zich blauw. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 32) namen van deze cellen maar twee rijen waar; ook zij noemden ze klierachtig, evenals BÜTSCHLI (1873, p. 34) die van *Tylenchus askenasyi*.

In het verdere deel van den uterus wordt de wand weer dun; in dit deel zijn vaak één of meer eieren met dikken cuticulair wand waar te nemen, waarin ik eenmaal een opgerold aaltje waarnam. Ze kunnen dus ovovivipaar zijn.

DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 36) zeggen hieromtrent: „Les oeufs sont pondus avant tout développement ultérieur n'ayant même pas encore effectuel leur première division”; hetgeen dus niet altijd juist is.

De uterus eindigt naar buiten met een spleet met opgezwollen randen waaronder ter weerszijden een klier cel is gelegen. Achter de vulva bevindt zich een blind eindigende zak, waarin zich soms spermatozoiden bevinden. Deze zak wordt wel beschouwd als een rudimentaire, tweede geslachtsgang, daar de geslachtsorganen bij veel vrijlevende nematoden gepaard zijn.

§ 8b. MANLIJKE GESLACHTSORGANEN.

De manlijke geslachtsorganen bestaan uit twee spicula met een gubernaculum, een bursa en inwendige geslachtsorganen. KÜHN (1858, p. 135) beschrijft de spicula, door hem penis genoemd, als volgt: iets gebogen met een breede basis, lang toegespitst eindigende en ingesloten in een scheede, die meestal volledig gesloten is. Van opzij gezien kon hij een teere contour onderscheiden, die als een glasheldere huid over het geheele orgaan gespannen is.

Er zijn in mijn materiaal twee spicula benevens een gebogen staafvormig accessorisch stuk, het gubernaculum, dat aan de punt ervan gelegen is (fig. 4). Van boven zijn de spicula verbreed, tot aanhechting van de spieren. DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 33) hebben het ook aldus waargenomen. Ik kan hier verder nog aan toevoegen, dat aan het verbrede gedeelte sterk opstaande randen voorkomen, die op het smalle deel doorloopen en hieraan den

vorm van een gootje geven. Deze randen gaven CHATIN (1884, p. 33) den verkeerden indruk, dat een spiculum zou bestaan uit een lichaam, dat zich in twee balken splitst.

De bursa wordt ingesloten door twee groote cuticulaire plooien van den staart. De staart bezit daardoor als het ware 2 vleugels, zooals op dwarse coupes duidelijk waarneembaar is. De plooien beginnen volgens DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 33) iets vóór de spicula, zijn het breedst bij den geslachtsporus en gaan langzamerhand lager wordend in den staart over. Hier wijkt hun beschrijving eenigszins af van die van RITZEMA BOS (1888, p. 46), die meende, dat de bursa zich soms kon uitstrekken tot het einde van den staart. Dit laatste meen ik te moeten betwijfelen. Ik heb nooit kunnen waarnemen, dat de bursa zich tot het einde van den staart toe uitstrekt, zoodat mijn waarnemingen meer in overeenstemming zijn met die van DEBRAY en MAUPAS.

Van de inwendige geslachtsorganen schijnt KÜHN (1858, p. 136) nog niets gezien te hebben. Door DEBRAY en MAUPAS daarentegen worden ze uitvoerig beschreven. Deze auteurs (1896, p. 34) onderscheiden vier deelen, nl. den eigenlijken testis, de vesicula seminalis, het vas deferens en den ductus ejaculatorius. Hun waarnemingen komen ongeveer met de mijne overeen. De testis begint met de van een kleine kern voorziene zoogenaamde cel van SCHNEIDER, dan volgen in de buis kiemcellen, die als een geldrol gerangschikt zijn en die grootere kernen bevatten, vervolgens komen de kiemcellen alterneerend op twee rijen te liggen. Deze rangschikking in een geldrol en deze alterneerende ligging is ook door BÜTSCHLI (1873, p. 34) voor *Tylenchus* in het algemeen beschreven. In de vesicula seminalis liggen de spermatozoa onregelmatig verspreid (fig. 16), ze zijn afgerond en vertoonen bij levende exemplaren een korrelig protoplasma, hetgeen ook door DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 36) werd waargenomen. BÜTSCHLI (1873, p. 35) echter spreekt van korrelig protoplasma, dat later stralig zou worden; dit kon ik nooit waarnemen.

In het volgend deel, dat blijkbaar overeenkomt met het deel dat door DEBRAY en MAUPAS als vas deferens beschreven wordt, worden de wanden steeds dikker en de spermatozoën komen één voor één of met twee op een rij te liggen. Eindelijk zijn ze zóó dik, dat er omheen op dwarse coupes vaak bijna geen lumen meer te zien is. Ook in totale preparaten kon ik deze zeer dikke wanden met nauw lumen waarnemen. Het maakt den indruk, dat de spermatozoën slechts met moeite in dit dikwandige deel zullen kunnen opschuiven. Volgens DEBRAY en MAUPAS (1896, p. 34) zou dit deel gevuld zijn met amorphe substantie. Hiervan heb ik echter geen spoor kunnen ontdekken; waarschijnlijk hebben

DEBRAY en MAUPAS den zeer dikken wand per abuis hiervoor aangezien.

CHATIN (1884, p. 23) heeft dezen dikken wand eveneens gezien en meent, dat hij van musculousen aard is, daar hij er een geringdheid aan kon waarnemen. Daar ik deze streping niet kon zien en daar de structuur van dezen dikken wand op dwarse doorsnede precies gelijk op die van den cardialen oesophagusbulbus en er zich kernen in bevinden, die gelijken op die der klierzellen uit dienzelfden bulbus, zou ik niet tot een musculouse gesteldheid doch eerder tot een klierfunctie willen besluiten.

Met een zeer kort, nauw kanaaltje, blijkbaar behoorende tot het deel, dat door DEBRAY en MAUPAS ductus ejaculatorius genoemd wordt, mondt dit deel tenslotte uit in de cloaca, waarin tevens de vrije punten der spicula uitsteken. De wand van dit kanaal is m.i. dun en van een musculouse geaardheid is niets te constateeren.

§ 9. VOORAANZICHT VAN DEN KOP.

Door enkele onderzoekers is het vooraanzicht van den kop bij verschillende Tylenchussoorten beschreven en in teekening gebracht. Deze beschrijvingen komen alle in zooverre met elkander en met mijn waarnemingen aan *Tylenchus devastatrix* KÜHN overeen, dat steeds zes lippen, twee laterale en vier submediane, werden aangetroffen. Op de laterale lippen nam men dan een amphid, op elk der submediane lippen een papil waar.

Door THORNE (1923, p. 143) werd de kop beschreven van *Tylenchus balsamophylus*, door STEINER (1926, p. 361) die van *Tylenchus cylindricaudatus* en *Tylenchus filiformis*; bij deze laatste worden echter wel papillen en amphids, niet de zes lippen geteekend.

Het vooraanzicht van den kop van *Tylenchus devastatrix* KÜHN is voor zoover mij bekend, alleen beschreven door STEINER (1925, p. 517), wiens waarnemingen, zooals uit vergelijking van zijn teekening (fig. 9) met de mijne (fig. 7 en 8) blijkt, zeer veel punten van verschil met mijn waarnemingen vertoonen.

De in glycerine-gelatine naar boven gekeerde en met cyanosin rood gekleurde kop toont volgens mijn waarnemingen het volgende beeld: in het midden van den in frontaal aanzicht cirkelronden omtrek van het voorste kopgedeelte bevindt zich de zeer kleine, ronde, door een walletje omgeven, mondopening. Deze opening is omgeven door zes lippen, als bladeren van een rozet gelegen. De zes lippen zijn duidelijk in twee groepen, een linksche en een rechtsche, elk van drie lippen, gerangschikt en wel zoodanig, dat de middelste lip van elke groep lateraal en de twee

andere van elke groep submediaan liggen. Aan den buitenkant tegen den zichtbaren omtrek aan liggen de papillen en wel op elk van de twee laterale lippen een ronde papil met een hieraan aansluitend walletje. Op elk der vier submedianen lippen een ronde papil, welke grooter is dan die op de laterale lip. De papillen op de vier submedianen lippen liggen steeds op de naar de laterale lip toegekeerde zijde der submedianen lippen. De papillen op de laterale lippen liggen beide naar denzelfden kant van het lichaam toegekeerd.

In alle punten stemt het frontale aanzicht van den kop bij de hyacinthen- en narcissenaaltjes overeen, met uitzondering slechts van een klein verschil in den vorm van het walletje op de laterale lippen. Dit walletje is bij de narcissenaaltjes aan ééne zijde hol, bij de hyacinthenaaltjes aan die zijde bolvormig begrensd, terwijl het bij deze laatste ook meer uitpuilend op het oppervlak lijkt te liggen en meer lichtbrekend lijkt te zijn. Niet altijd echter zijn deze walletjes duidelijk of hol of bol begrensd, ook komen er twijfelachtige vormen voor, waarbij dus niet uitgemaakt kon worden, of men met het eene, dan wel met het andere type te doen had. Verder moest ik onderscheiden zoogenaamde „overgangsvormen”, waar eenzelfde walletje bij hooge instelling van het microscoop het bol begrensd en bij lage instelling het hol-begrensd type vertoonde. Daar deze twijfelachtige vormen en deze „overgangsvormen” gering in aantal waren, was de meerderheid der hyacinthenaaltjes bol begrensd en die der narcissenaaltjes hol begrensd.

Teneinde nu na te gaan of het mogelijk is om aan de hand van het door mij zoo juist beschreven verschilpunt uit te maken of een partij aaltjes uit narcissen dan wel uit hyacinthen afkomstig is, werd negen maal een aan mij onbekende, aan Professor VAN SLOGTEREN echter bekende partij aaltjes onderzocht. Acht maal werd door mij op grond van een onderzoek aan ± 25 koppen een juiste diagnose van de bollensoort, waaruit de aaltjes genomen waren, gesteld. Van de eene partij, waarvoor ik geen juiste diagnose stelde, was de afkomst van den hyacinthenbollaan Professor VAN SLOGTEREN niet bekend (het zou dus kunnen zijn, dat wij hier te maken hebben met een hyacinth, die op een veld had gestaan, waar voor dien veel narcissen gekweekt werden, hetgeen zou verklaren dat deze hyacinthaaltjes van het narcissen-type bevatte). Helaas was er geen mogelijkheid om verder narcissen en hyacinthen met deze aaltjes van het narcissen-type te infecteren, zooals Prof. VAN SLOGTEREN dit bij de in de Inleiding genoemde E. R. Gertrude gedaan heeft.

De nauwkeurige resultaten van het onderzoek naar den vorm

van het bedoelde walletje op de laterale lippen bij de ± 25 individuen in de negen partijen aaltjes luidt als volgt: (vooraf merken wij op, dat de vorm van het walletje betrekkelijk zelden tegelijkertijd zoowel aan de linker als aan de rechterzijde van het dier goed waar te nemen is).

Aaltjes uit Narcissenbollen.

Partij 1. Vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 1 individu, deze aan beide kanten hol begrensd.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 25 individuen.

Hiervan: 18 hol begrensd;
4 overgangsvormen;
1 twijfelachtig;
2 bol begrensd.

Dus totaal, als men de walletjes, die aan weerskanten zichtbaar zijn, voor twee rekent:

20 hol begrensd;
4 overgangsvormen;
1 twijfelachtig;
2 bol begrensd.

Partij 2. Vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 5 individuen.

Hiervan: 2 aan beide kanten hol begrensd;
1 aan één kant hol, aan den anderen kant twijfelachtig;
2 aan één kant hol, aan den anderen kant bol begrensd.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 20 individuen.

Hiervan: 18 hol begrensd;
2 overgangsvormen.

Dus totaal (als boven berekend):

25 hol begrensd;
2 overgangsvormen;
1 twijfelachtig;
2 bol begrensd.

Partij 3. Vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 3 individuen.

Hiervan: 1 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant twijfelachtig;
2 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant bol begrensd.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 23 individuen.

Hiervan: 17 hol begrensd;
 4 overgangsvormen;
 1 twijfelachtig;
 1 bol begrensd.

Dus totaal (als boven berekend):
 20 hol begrensd;
 4 overgangsvormen;
 2 twijfelachtig;
 3 bol begrensd.

Partij 4. Vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 21 individuen.

Hiervan: 9 aan beide kanten hol begrensd;
 2 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant overgangsvorm;
 4 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant twijfelachtig;
 2 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant bol begrensd;
 2 aan één kant overgangsvorm en aan den anderen kant bol begrensd;
 1 aan weerskanten twijfelachtig;
 1 aan weerskanten bol begrensd.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 4 individuen.

Hiervan: 2 hol begrensd;
 1 overgangsvorm;
 1 twijfelachtig.

Dus totaal (als boven berekend):
 28 hol begrensd;
 5 overgangsvormen;
 7 twijfelachtig;
 6 bol begrensd.

Dus bij de vier partijen uit de narcissen samen in totaal:
 93 hol begrensd;
 15 overgangsvormen;
 11 twijfelachtig;
 13 bol begrensd.

M.a.w. van de 132 walletjes waren er 93 hol begrensd, en 39 niet hol begrensd, dus: 70, 45 % hol begrensd en 29,55 % niet hol begrensd.

Aaltjes uit Hyacinthenbollen.

Partij 1. Vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 1 individu. Deze aan beide kanten bol begrensd.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 23 individuen.

Hiervan: 19 bol begrensd;
 2 overgangsvormen;
 1 twijfelachtig;
 1 hol begrensd.

Dus totaal (als boven berekend):

21 bol begrensd;
 2 overgangsvormen;
 1 twijfelachtig;
 1 hol begrensd.

Partij 2. Vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 2 individuen.

Hiervan: 1 aan één kant bol begrensd en aan den anderen kant twijfelachtig;
 1 aan één kant bol begrensd en aan den anderen kant hol begrensd.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 23 individuen.

Hiervan: 19 bol begrensd;
 2 overgangsvormen;
 2 twijfelachtig.

Dus totaal (als boven berekend):

21 bol begrensd;
 2 overgangsvormen;
 3 twijfelachtig;
 1 hol begrensd.

Partij 3. Vorm van het walletje aan weerskanten zichtbaar bij 24 individuen.

Hiervan: 14 aan beide kanten bol begrensd;
 1 aan één kant bol begrensd en aan den anderen kant overgangsvorm;
 4 aan één kant bol begrensd en aan den anderen kant twijfelachtig;
 3 aan één kant bol begrensd en aan den anderen kant hol begrensd;
 2 aan beide kanten hol begrensd.

Dus totaal (als boven berekend):

36 bol begrensd;
 1 overgangsvorm;
 4 twijfelachtig;
 7 hol begrensd.

Partij 4. Vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 16 individuen.

Hiervan: 10 aan beide kanten bol begrensd;
 3 aan één kant bol begrensd en aan den anderen kant twijfelachtig;
 1 aan beide kanten twijfelachtig;
 1 aan één kant overgangsvorm en aan den anderen kant hol begrensd;
 1 aan één kant twijfelachtig en aan den anderen kant hol begrensd.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 9 individuen.

Hiervan: 7 bol begrensd;
 1 overgangsvorm;
 1 hol begrensd.

Dus totaal (als boven berekend):

30 bol begrensd;
 2 overgangsvormen;
 6 twijfelachtig;
 3 hol begrensd.

M.a.w. van de 141 walletjes waren er 108 bol begrensd en 33 niet bol begrensd dus: 76,6 % bol begrensd en 23,4 % niet bol begrensd.

Tenslotte dient nog de partij vermeld te worden, waarbij de hol begrensde walletjes sterk de overhand hadden, terwijl de aaltjes toch uit een hyacinth bleken afkomstig te zijn. Van deze aaltjes was de vorm van het walletje aan beide kanten zichtbaar bij 21 individuen.

Hiervan: 15 aan beide kanten hol begrensd;
 1 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant overgangsvorm;
 1 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant bol begrensd;
 4 aan één kant hol begrensd en aan den anderen kant twijfelachtig.

Vorm van het walletje aan één kant zichtbaar bij 3 individuen. Deze waren alle 3 hol begrensd.

Dus totaal (als boven berekend):

39 hol begrensd;
 1 overgangsvorm;
 4 twijfelachtig;
 1 bol begrensd.

In een tabel vereenigd zijn dus de totalen:

No. van de partij onderzochte aaltjes	Vorm van het walletje op de laterale lippen				
	hol begrensd	overgangsvorm	twijfelachtig	bol begrensd	totaal
Partij 1 uit Narcis . . .	20	4	1	2	27
„ 2 „ „ . . .	25	2	1	2	30
„ 3 „ „ . . .	20	4	2	3	29
„ 4 „ „ . . .	28	5	7	6	46
Totaal uit Narcis	93	15	11	13	132
Partij 1 uit Hyacinth	1	2	1	21	25
„ 2 „ „	1	2	3	21	27
„ 3 „ „	7	1	4	36	48
„ 4 „ „	3	2	6	30	41
Totaal uit Hyacinth .	12	7	14	108	141
Partij uit Hyacinth met Narcissen kenmerk	39	1	4	1	45

Berekenen we nu de correlatie-coëfficiënt op de wijze, zooals die door DROOGLEEVER FORTUYN in zijn „Inleiding tot de variatie- en erfelijkheidsleer” (1927, p. 33) aangegeven wordt, en wel voor de factoren: holbegrensd — voorkomende op narcis en bolbegrensd — voorkomende op hyacinth, resp. alle niet hol begrensd walletjes bij de narcissen en niet bolbegrensd walletjes bij de hyacinthen als negatief beschouwend, dan vindt men een correlatie coëfficiënt = 0.47 ± 0.047 , hetgeen dus wijst op een positieve correlatie tusschen de eigenschap holbegrensd en het voorkomen van het aaltje op de narcis eenerzijds en bolbegrensd en het voorkomen van het aaltje op de hyacinth anderzijds.

Mag men dit morphologische verschil werkelijk als een doorgaand rasverschil tusschen beide aaltjes beschouwen? Naar mijn meening mag deze vraag pas dan bevestigend beantwoord worden, wanneer is nagegaan, of deze correlatie erfelijk constant is, m.a.w. of ze blijft bestaan, wanneer de aaltjes gedurende meerdere generaties aan gelijke uitwendige omstandigheden blootgesteld worden en tevens het verschil een geslachtsdaad overleeft. Valt echter het onderscheid weg, dan heeft men hier niet met een erfelijk constant verschil, maar met een modificatie te doen. Op deze kwestie zullen we nader terug komen bij mijn beschouwingen over het wezen der biologische rassen (hoofdstuk IV).

VERKLARING DER BIJ DE FIGUREN GEPLAATSTE AFKORTINGEN.

a.	=	anus.
am.	=	amphid.
brs.	=	bursa.
c.	=	capillair.
ct.	=	cuticula.
ct.str.	=	cuticula streping.
d.	=	darm.
drd.	=	dereïd.
e.	=	eicel.
ec.	=	excretiecel.
hs.	=	huidspierzak.
kc.	=	kiemcellen.
klc.	=	kliercellen.
kr.	=	kraan.
l.	=	lip.
l.m.	=	laterale membraan.
l.v.	=	lateraal veld.
mk.	=	mengkamer.
oh.	=	objecthouder.
oe.b.	=	oesaphagus bulbus.
sp.	=	spiculum.
spc.	=	speekselcel.
spk.	=	speekselkanaal.
spr.	=	speer.
spz.	=	spermatozoïde.
st.	=	stop.
v.	=	vulva.
zr.	=	zenuwring.

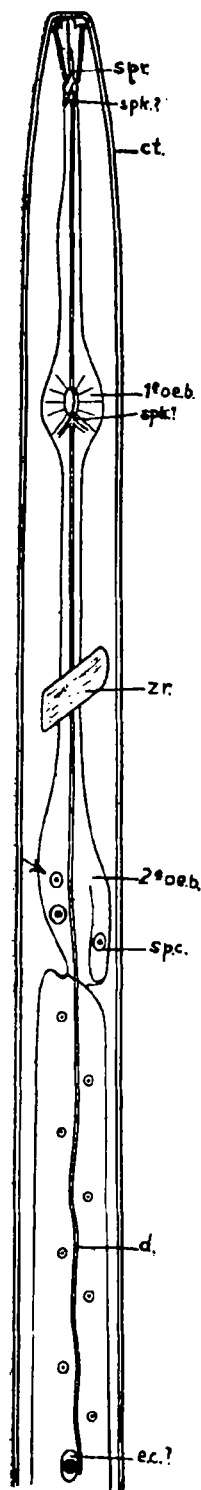


fig. 2

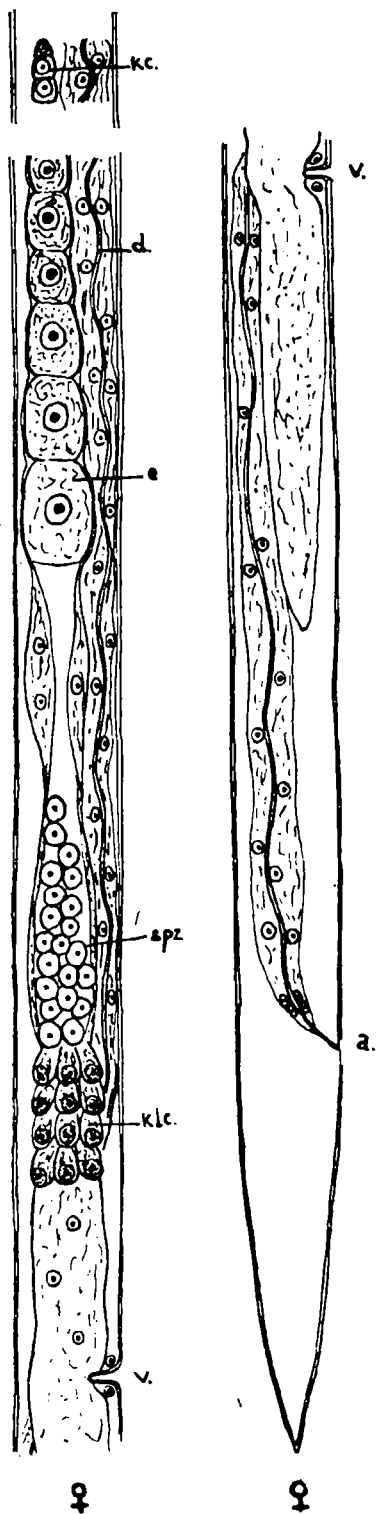


fig. 3

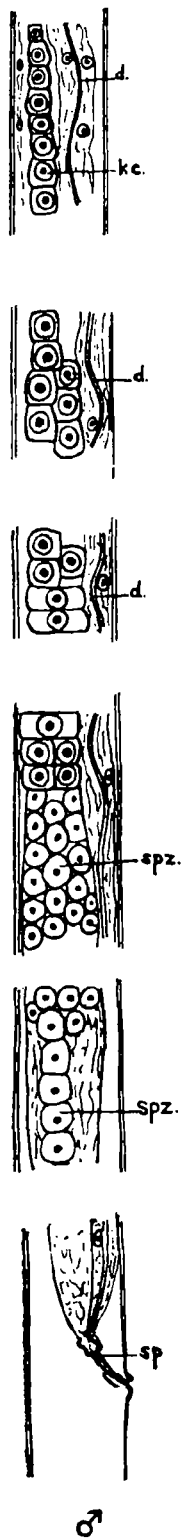


fig. 4

fig. 2, voorste gedeelte.
fig. 3, ♀ exemplaar achterste gedeelte. } $\pm 700 \times$ vergroot.

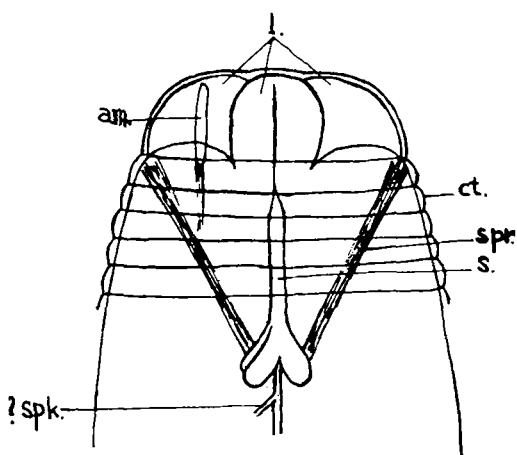


fig. 5

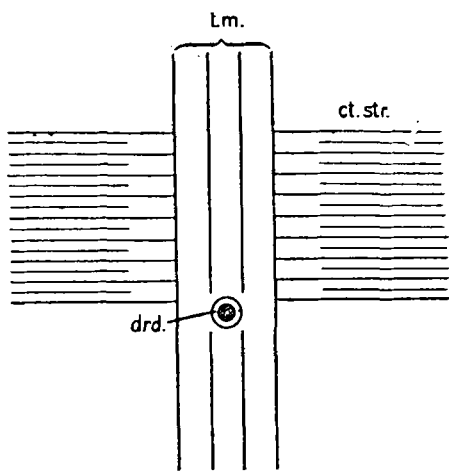


fig. 6

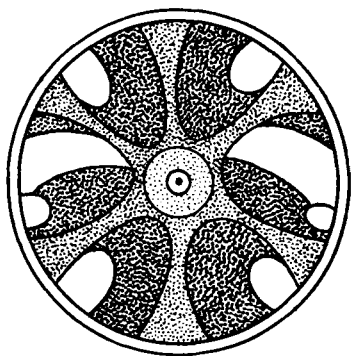


fig. 7

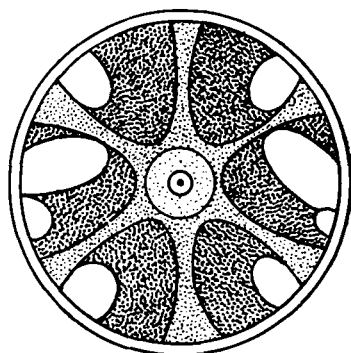


fig. 8

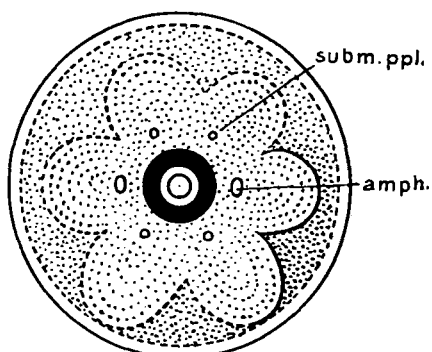


fig. 9

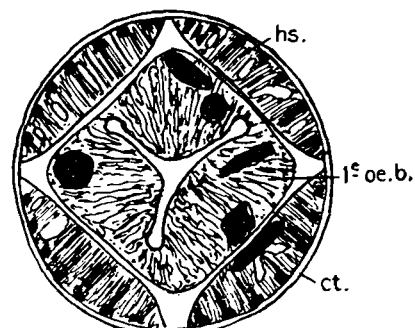


fig. 10

fig. 5, kopgedeelte, $\pm 3500 \times$ vergroot, (hier, s = speer, spr. = spieren).

fig. 6, cuticula streping en laterale membraan $\pm 1300 \times$ vergroot.

fig. 7, vooraanzicht kop narcissenaaltje, $\pm 6000 \times$ vergroot.

fig. 8, vooraanzicht kop hyacinthenaaltje, $\pm 6000 \times$ vergroot.

fig. 9, vooraanzicht kop *Tylenchus devastatrix* naar Steiner.

fig. 10, dwrs. drsn. ter hoogte van den 1en oesophagusbulbus, $\pm 2800 \times$ vergroot.

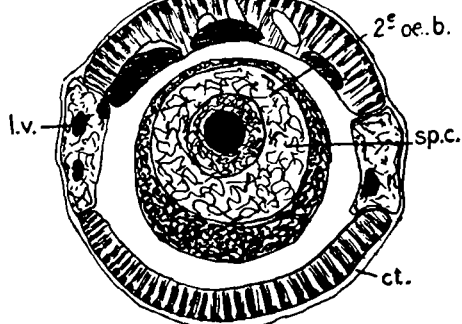


fig. 11

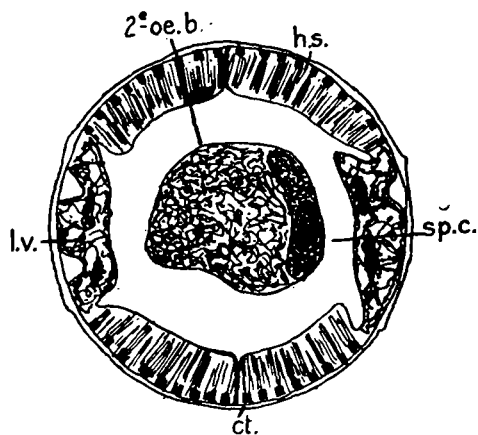


fig. 12

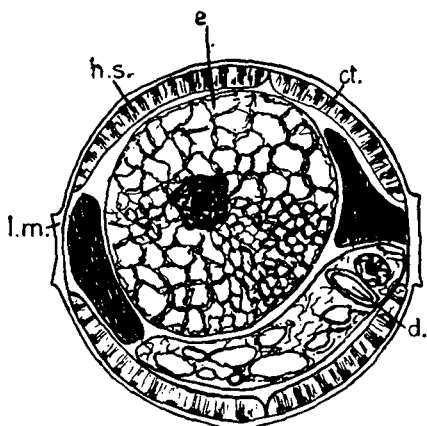


fig. 13

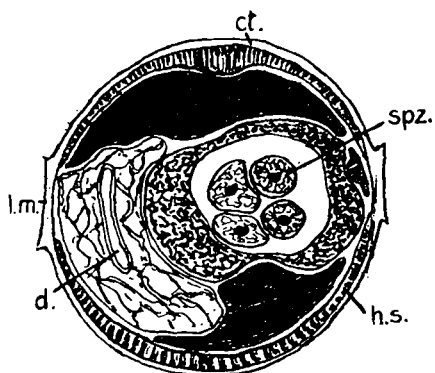


fig. 14

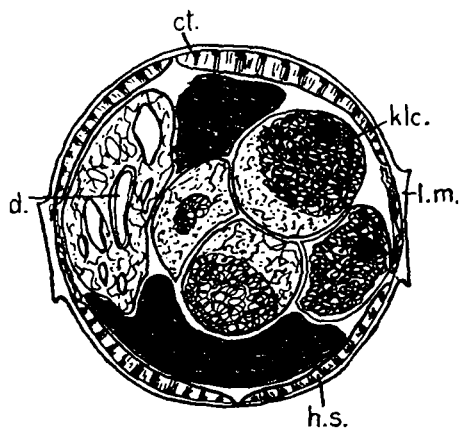


fig. 15

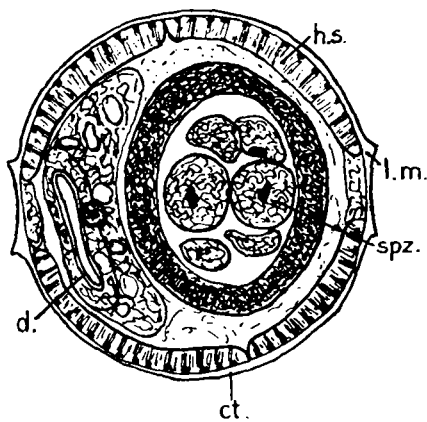


fig. 16

fig. 11, dwrs. drsn. ter hoogte van den 2en oesophagusbulbus, $\pm 2300 \times$ vergroot.
 fig. 12, dwrs. drsn. ter hoogte van den 2en oesophagusbulbus, $\pm 2400 \times$ vergroot.
 fig. 13, dwrs. drsn. ter hoogte van een eikel $\pm 1650 \times$ vergroot.
 fig. 14, dwrs. drsn. ter hoogte der spermatozoiden ($\varnothing$ dier), $\pm 1550 \times$ vergroot.
 fig. 15, dwrs. drsn. ter hoogte van de klierzellen der uterus, $\pm 1650 \times$ vergroot.
 fig. 16, dwrs. drsn. ter hoogte der spermatozoiden (σ dier), $\pm 1650 \times$ vergroot.

HOOFDSTUK III

BIOMETRISCH ONDERZOEK.

Tot het verrichten van een biometrisch onderzoek werd een aantal afstanden bepaald. De afstanden werden 400 maal en wel uit narcissen- en hyacinthenbollen elk bij 200 levende aaltjes en wel bij 100 vrouwtjes en 100 mannetjes opgemeten. Dit opmeten geschiedde onder het microscoop met behulp van een oculair-micrometer.

Van de vrouwlijke dieren werden behalve de totale lengte nog 12 andere, van de manlijke dieren behalve de totale lengte nog 14 andere maten genoteerd. De dieren werden daartoe op een voorwerpglas in water gebracht en met een dekglas bedekt, gedeeltelijk om verdamping van het water te voorkomen, gedeeltelijk om het meten met een olieimmersie, voor zoover dit noodig was, mogelijk te maken.

Verder werden nog (zonder dekglas) lengte en breedte van 100 eieren uit hyacinthenbollen en 100 eieren uit narcissenbollen gemeten.

Van elke maat werd nu de middelwaarde met de middelbare fout berekend en tevens middelwaarde en middelbare fout van de daarbij behorende totale lengte. Het resultaat hiervan is in de tabellen I en II opgeteekend. (Zie ook de graphische voorstellingen, fig. 17—26).

Uit deze tabellen blijkt, dat alle onderzochte afmetingen, behalve de lengte van het gubernaculum, van de aaltjes uit de narcissenbollen groter zijn dan de overeenkomstige afmetingen van die uit de hyacinthenbollen. Er werd nu berekend, welke verschillen groot genoeg zijn om statistisch in aanmerking genomen te worden; men neemt aan dat dit het geval is, wanneer het verschil meer bedraagt dan $3 \times$ de middelbare fout van het verschil (m) d.i. meer dan $3 \times$ de wortel uit de som van de kwadraten der middelbare fouten. Zooals blijkt uit de tabellen I en II is dit voor de vrouwlijke dieren bij 9 afmetingen en voor de manlijke dieren bij 8 maten het geval.

Op de vraag of de verschillende afmetingen in correlatief verband staan met de totale lengte kan in de meeste gevallen geen

positief antwoord gegeven worden. Soms werd voor de correlatie-coëfficiënt een vrij aanzienlijk, soms ook een klein getal gevonden. Wij mogen concluderen, dat een correlatie met de totale lengte bestaat bij den afstand van de vulva tot den staart, hier bedraagt nl. de correlatie-coëfficiënt bij de narcissenaaltjes 0.55 ± 0.07 en bij de hyacinthenaaltjes 0.76 ± 0.04 . Soms doet zich het eigenaardige verschijnsel voor, dat de correlatie-coëfficiënt bij de narcissenaaltjes veel grooter is dan bij de hyacinthenaaltjes of omgekeerd. Zoo is b.v. de correlatie-coëfficiënt van de afmeting afstand van de lip tot den eersten bulbus en de totale lengte bij vrouwlijke narcissenaaltjes 0.62 ± 0.061 en bij vrouwlijke hyacinthenaaltjes 0.20 ± 0.096 ; de correlatie-coëfficiënt van de afmeting anus tot staart en totale lengte bij vrouwlijke narcissenaaltjes 0.17 ± 0.097 en bij vrouwlijke hyacinthenaaltjes 0.42 ± 0.082 . Om zekerheid over het al of niet bestaan van correlatie te verkrijgen zal men waarschijnlijk met een groot aantal moeten werken.

Beschouwt men nu eerst de breedtematen, dan blijkt, dat deze bij de vrouwlijke dieren ongeveer gelijkmatig iets meer bedragen bij de hyacinthenaaltjes dan bij de narcissenaaltjes. Anders is het met de breedtematen der manlijke dieren; op de hoogte van den eersten oesophagusbulbus is er praktisch geen verschil, dit verschil neemt naar het caudale einde gaandeweg toe. Ter hoogte van de grootste breedte is 't verschil 3.9 m en bij de spicula is er een zeer groot verschil ($9.5 \times$ de middelbare fout van het verschil). Men zou nu geneigd zijn hierin een verschil van vorm tusschen manlijke hyacinthen- en manlijke narcissenaaltjes te zien, nl. bij een gelijk halsgedeelte een dikker staartgedeelte bij de laatste. De oorzaak van deze grootere breedte op spiculahoogte bij narcissenaaltjes is echter hieruit te verklaren, dat de afstand van den anus tot de staartpunt hier grooter is, en men deze maat dus op een andere hoogte genomen heeft. Ook bij de vrouwlijke dieren is de afstand van den anus tot den staart bij de narcissenaaltjes aanmerkelijk grooter dan bij de hyacinthenaaltjes.

Om nu een ander beeld ook van de waarde der verschillen te krijgen, kunnen we de afmetingen op een gelijke totale lengte (nl. die van de narcissenaaltjes) herleiden. Zoo kan men in een figuur (zie fig. 27 en 28) de afmetingen der narcissen- en der hyacinthenaaltjes, de laatste omgerekend als bovenvermeld, over elkaar heen teekenen. Men ziet, dat zoowel bij de manlijke als bij de vrouwlijke dieren alle afmetingen nu juist bij de hyacinthenaaltjes in verhouding dus het grootst zijn, behalve bij manlijke dieren de afstand van den excretie-porus tot den eersten bulbus

en de afstand van den anus tot den staart. Bij verschillende afmetingen is echter het resulteerende verschil minder dan $3 \times m.$, waarom deze verschillen dus zonder principiële beteekenis zijn. Wel van beteekenis zijn de volgende verschillen:

bij beide sexen: breedte ter hoogte van den eersten oesophagusbulbus, afstand van de lip tot den speerknop, afstand van de lip tot den 1en oesophagusbulbus, afstand van de lip tot begin middendarm;

bij de vrouwlijke dieren nog afstand van de vulva tot staartpunt en breedte van den speerknop;

bij de manlijke dieren breedte van den 1en oesophagusbulbus, lengte der spicula en lengte van het gubernaculum.

De afmetingen: afstand van de lip tot den speerknop, breedte van den speerknop, breedte van den eersten oesophagusbulbus, lengte der spicula, lengte van het gubernaculum en afstand tusschen de verbrede deelen der spicula zullen waarschijnlijk geen functie van de totale lengte zijn, zoodat het m.i. beter is hier de absolute maten te vergelijken.

Bij beschouwing van het halsgedeelte kan men nu constateeren, dat zoowel bij de vrouwlijke als bij de manlijke dieren, en bij de eerste iets sterker dan bij de laatste verschillende punten van den oesophagus bij de hyacinthenaaltjes relatief iets meer anaalwaarts zijn gelegen dan bij de narcissenaaltjes, m.a.w. bij de hyacinthenaaltjes heeft men een relatief langeren oesophagus. Ook de excretie-porus der vrouwlijke dieren ligt bij de hyacinthenaaltjes relatief verder naar achteren dan bij de narcissenaaltjes; bij de manlijke dieren is deze verschuiving van den excretieporus van geen beteekenis.

Bij het staartgedeelte valt het nu op, dat de afstand van den anus tot de staartpunt bij narcissen- en hyacinthenaaltjes relatief, dus na het herleiden op een gelijke totale lengte, zoowel bij vrouwlijke als bij manlijke dieren, practisch niet verschilt, terwijl hier juist zeer groote absolute verschillen bestaan. De afstand van de vulva tot de staartpunt is echter bij de vrouwlijke hyacinthenaaltjes relatief, dus na herleiding, grooter dan bij de narcissenaaltjes, terwijl het bij de absolute cijfers juist omgekeerd was. De afstand van het blinde einde van het ovarium tot de vulva is in absolute afmetingen bij de narcissenaaltjes belangrijk grooter dan bij de hyacinthenaaltjes, terwijl er in de relatieve afmetingen (dus na herleiding) geen principieel verschil is.

Resumeerende kunnen we dus de volgende verschillen van beteekenis vaststellen:

1e. een verschil in absolute afmetingen in totale lengte van het dier en breedte van den speerknop tusschen narcissen- en

hyacinthenaaltjes, zoowel bij manlijke als bij vrouwlijke dieren, verder bij manlijke dieren nog de afstand tusschen de verbrede deelen der spicula, waarbij in alle gevallen de afmetingen der narcissenaaltjes het grootst zijn;

2e. bij herleiden op gelijke lengte: een relatief langere oesophagus en een grootere breedte ter hoogte van den eersten oesophagusbulbus bij beide sexen der hyacinthenaaltjes en bij de vrouwlijke hyacinthenaaltjes een meer anaalwaartsche ligging van den excretieporus en een grootere afstand van de vulva tot den staart dan bij de narcissenaaltjes.

Er bestaan dus bij de aaltjes uit narcissen- en hyacinthenbollen wel degelijk verschillen.

Evenals bij den kop zegt het constateeren van deze verschillen echter weer niets omtrent de oorzaak ervan.

De oorzaak kan berusten op een verschil in genotypische samenstelling, maar het verschil kan ook veroorzaakt zijn door uitwendige omstandigheden (modificatie) alleen. In hoofdstuk IV zal op deze kwestie nader ingegaan worden.

Hoewel slechts in zijdelingsch verband met mijn onderwerp staande, wil ik nog in het kort eenige onderzoekingen bespreken, omdat daarin ook *Tylenchus devastatrix* opgenomen is. RITZEMA Bos (1888, p. 26) toch heeft vroeger reeds eenige metingen aan hyacinthenaaltjes verricht, op grond waarvan (ook krachtens cultuurproeven, zie hoofdstuk IV) hij de eerst genoemde niet alleen als identiek beschouwt met *Tylenchus devastatrix* van rogge en uien, maar ook met *Tylenchus Havensteinii* KÜHN, *Tylenchus allii* BEYERINCK, *Tylenchus askenasyi* BÜTSCHLI en *Tylenchus intermedius* DE MAN. Hij concludeerde daartoe na ten hoogste 12 metingen aan elken vorm te hebben verricht. Uit de hieronder vermelde uitkomsten zou blijken, dat er geen „constante” verschillen bestaan.

Naam van het aaltje	Gemiddelde lengte	Aantal gemeten exemplaren
Rogge-aaltje.....	♂ 1,19 mm	11
	♀ 1,26 „	9
Hyacinthen-aaltje ...	♂ 1,73 „	12
	♀ 1,34 „	12
Uienaaltje.....	♂ 1,51 „	6
	♀ 1,54 „	6

Men heeft echter pas het recht dergelijke conclusies te trekken, wanneer een veel grooter aantal metingen is verricht. Een wezenlijk verschil tusschen twee waarden mag men dan eerst aannemen,

wanneer dit meer bedraagt dan $3 \times$ de middelbare fout van het verschil.

RITZEMA Bos wijt de door hem gevonden verschillen aan verschil in voeding; dit had hij echter dan pas mogen doen, wanneer hij werkelijk aangetoond had, dat de aaltjes onder gelijke uitwendige omstandigheden werkelijk gelijk bleken te worden.

Dat men niet te veel waarde kan toekennen aan de cijfers van RITZEMA Bos, blijkt ook al uit het feit, dat hij voor de totale lengte van vrouwlijke hyacinthenaaltjes een kleiner getal heeft gevonden dan voor de manlijke hyacinthenaaltjes; dit, gezien, de onderlinge lengte der beide sexen bij Tylenchussoorten in het algemeen, zou een zeer ongewoon verschijnsel zijn en is dan ook in lijnrechten strijd met mijn uit een veel grooter materiaal verkregen resultaten.

Verder heeft RITZEMA Bos gemeend, dat met genoemde aaltjes (*Tylenchus devastatrix*) identiek was *Tylenchus intermedius* DE MAN, omdat de door DE MAN vermelde verschilpunten z.i. te onzeker waren. Zoo vermeldt RITZEMA Bos, dat er volgens DE MAN tusschen *Tylenchus intermedius* en *Tylenchus devastatrix* de volgende verschillen zouden bestaan:

1e. *Tylenchus devastatrix* is niet alleen grooter maar ook slanker;

2e. bij *Tylenchus intermedius* is de vulva meer naar voren gelegen en is er een langere staart aanwezig;

3e. de bursa strekt zich volgens KÜHN bij *Tylenchus devastatrix* over den geheelen staart uit, bij *Tylenchus intermedius* niet.

Deze verschilpunten beschouwt RITZEMA Bos evenwel als niet constant; gedeeltelijk zouden ze volgens hem aan de groote variabiliteit binnen een soort, gedeeltelijk aan een verschil in leefwijze moeten worden toegeschreven.

Wat het derde punt betreft, zoo heeft RITZEMA Bos soms kunnen waarnemen, dat de bursa zich bij *Tylenchus devastatrix* over den geheelen staart uitstrekt, hetgeen ik echter nooit heb waargenomen in mijn materiaal.

Bij *Tylenchus allii* BEYERINCK werd oorspronkelijk een kleinere bursa gevonden dan bij *Tylenchus devastatrix*, maar, daar deze bursa zeer veranderlijk van grootte pleegt te zijn, werd door hem aan dit verschil geen waarde toegekend.

Ook *Tylenchus Havensteinii* KÜHN van de luzerne wordt op dergelijke gronden als identiek beschouwd met *Tylenchus devastatrix*. Hetzelfde geldt voor *Tylenchus askenasyi* en *devastatrix*. Hierover schrijft RITZEMA Bos (1888, p. 57) het volgende: „Il est vrai, qu' il existe une différence entre le rapport de longueur et largeur, dont il est parlé ici tel que BÜTSCHLI l'indique

pour le *T. askenasyi* (20) et le minimum observé par moi ($22\frac{1}{2}$); mais cette différence est insignifiante; du moins elle ne saurait d'après moi servir de base à une distinction spécifique entre mes *Tylenchus* et ceux qui vivent dans l'*Hypnum* et ont été décrits par BÜTSCHLI, aussi longtemps que l'on ne pourra asservir cette distinction sur des bases plus sérieuses." Er wordt hier dus ten onrechte een minimum ($22\frac{1}{2}$) met een gemiddelde (20) vergeleken (het gemiddelde van *Tylenchus devastatrix* is volgens waarnemingen van RITZEMA Bos zelf 40 à 45). Uit een en ander blijkt voldoende duidelijk, dat de opvatting van RITZEMA Bos, dat *Tylenchus devastatrix* KÜHN RITZEMA Bos identiek zou zijn met *Tylenchus dipsaci* KÜHN, *Tylenchus devastatrix* KÜHN, *Tylenchus askenasyi* BÜTSCHLI, *Tylenchus hyacinthi* PRILLEUX, *Tylenchus allii* BEYERINCK en *Tylenchus intermedius* DE MAN, geheel op losse schroeven staat.

Slechts een uitvoerig biometrisch onderzoek, op de wijze zooals dit door mij bij de in hyacinthen en narcissen voorkomende exemplaren van *Tylenchus devastatrix* is verricht, kan het vraagstuk nader tot oplossing brengen. Voor als nog kan de identiteit van *Tylenchus devastatrix* en andere aaltjes niet door mij aanvaard worden.

TABEL 1.

Bepaalde afmeting	♀ Narcissenaaltjes (n = 100)		♀ Hyacinthenaaltjes (n = 100)		Verschil in afmeting bij narcissen- en hyacinthenaaltjes in μ	Verschil in afmeting gedrukt in aantal malen m ³⁾	Statistische interpretatie van het verschil
	Afmeting in μ	Bijbehorende totale lengte in μ ¹⁾	Afmeting in μ	Bijbehorende totale lengte in μ			
1. Breedte ter hoogte van den len oesophagusbulbus	21,09 ± 0,16	1435,75 ± 11,25	20,05 ± 0,12	1260,50 ± 11,25	1,04 ± 0,019	5,4	+
2. Grootste breedte	37,38 ± 0,51	1438,00 ± 11,25	33,54 ± 0,42	1260,50 ± 11,25	3,84 ± 0,67	5,82	+
3a. Breedte ter hoogte van de vulva	32,26 ± 0,32	1435,75 ± 11,25	29,02 ± 0,35	1260,50 ± 11,25	3,24 ± 0,48	6,77	+
4. Afstand van de lip tot den speerknop	12,91 ± 0,04	1435,75 ± 11,25	12,75 ± 0,11	1260,50 ± 11,25	0,17 ± 0,13	1,34	—
5. Breedte v. d. speerknop.	3,04 ± 0,02	1438,75 ± 11,25	2,94 ± 0,03	1264,50 ± 11,25	0,10 ± 0,30	3,0	+
6. Afstand v. d. lip tot den len oesophagusbulbus ..	77,86 ± 0,42	1435,75 ± 11,25	76,70 ± 0,61	1260,50 ± 11,25	1,16 ± 0,74	1,56	—
7. Breedte van den len oesophagusbulbus	12,98 ± 0,11	1440,00 ± 11,50	12,68 ± 0,09	1261,50 ± 11,25	0,30 ± 0,14	2,28	—
8. Afstand v. d. lip tot het begin van den middendarmin	202,75 ± 1,6	1438,00 ± 11,25	196,32 ± 2,18	1260,50 ± 11,25	6,43 ± 2,69	2,38	—
9. Afstand v. d. len oesophagusbulbus tot den excretieporus	81,58 ± 1,18	1439,50 ± 11,25	73,52 ± 0,78	1254,50 ± 11,25	8,16 ± 1,39	5,44	+
10. Afstand van den anus tot de staartpunt	91,99 ± 0,75	1441,00 ± 11,25	81,97 ± 0,75	1263,50 ± 12,00	10,02 ± 1,06	9,47	+
14a. Afstand v. d. vulva tot het blinde ovariumeinde	92,86 ± 2,49	1437,25 ± 11,25	82,18 ± 1,86	1268,75 ± 11,25	10,68 ± 3,04	3,53	+
15a. Afstand van de vulva tot de staartpunt	274,89 ± 2,56	1435,75 ± 11,25	257,24 ± 2,64	1260,50 ± 11,25	17,65 ± 3,71	4,77	+
16. Totale lengte ²⁾	1435,75 ± 11,25	1435,75 ± 11,25	1268,75 ± 11,25	1268,75 ± 11,25	167 ± 16	10,44	+

¹⁾ Daar niet van elk aaltje alle afmetingen genoteerd konden worden, heb ik meer dan 100 exemplaren moeten onderzoeken, ten einde voor elke maat 100 gegevens te verkrijgen. Het is duidelijk, dat daardoor soms de gemiddelde totale lengte behorende bij elke bepaalde afmeting verschillend is.

²⁾ Daar er verschillende middelenwaarden voor de totale lengte gevonden zijn, werd om een zooveel mogelijk zeker resultaat te verkrijgen bij het narcissen-aaltje de kleinste, bij het hyacinthenaaltje de grootste waarde genomen om het verschil tusschen te bepalen.

³⁾ m is de middelbare fout van het verschil ($= \sqrt{m^2 + m}$).

TABEL I (vervolg).

EIEREN

Bepaalde afmeting	Eieren uit narcissen in μ	Eieren uit hyacinthen in μ	Vershil in afmeting bij eieren uit narcis- sen en eieren uit hyacinthen in μ	Vershil in afmeting uitgedrukt in aantal malen m ¹⁾	Statistische Inter- pretatie van het verschil
Lengte.....	72,42 $\pm$ 0,67	74,30 $\pm$ 0,54	1,88 $\pm$ 0,86	2,2	--
Breedte	26,50 $\pm$ 0,16	26,96 $\pm$ 0,15	0,46 $\pm$ 0,24	2,0	---

¹⁾ m is de middelbare fout van het verschil ($= \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$).

TABEL II.

Bepaalde afmeting	♂ Narcissenaaltjes (n = 100)		♂ Hyacinthenaaltjes (n = 100)		Verschil in afmeting bij narcissen- en hyacinthenaaltjes in μ	Verschil in afmeting uitge drukt in aantal malen m ²)	Statistische interpretatie van het verschil
	Afmetingen in μ	Bijbehoorende ¹⁾ totale lengte in μ	Afmeting in μ	Bijbehoorende totale lengte in μ			
1. Breedte ter hoogte van den len oesophagusbulbus ..	19,39 $\pm$ 0,10	1323,50 $\pm$ 11,25	19,12 $\pm$ 0,09	1213,50 $\pm$ 14,50	0,27 $\pm$ 0,14	2,0	—
2. Grootste breedte	29,47 $\pm$ 0,26	1323,50 $\pm$ 11,25	28,03 $\pm$ 0,26	1213,50 $\pm$ 14,50	1,44 $\pm$ 0,36	3,9	+
3b. Breedte ter hoogte der spicula	21,70 $\pm$ 0,13	1321,50 $\pm$ 11,25	19,97 $\pm$ 0,14	1213,50 $\pm$ 14,50	1,73 $\pm$ 0,18	9,5	+
4. Afstand van de lip tot den speerknop	12,88 $\pm$ 0,03	1323,50 $\pm$ 11,25	12,67 $\pm$ 0,06	1220,50 $\pm$ 14,40	0,21 $\pm$ 0,72	2,9	—
5. Breedte van denspeerknop	2,92 $\pm$ 0,02	1329,50 $\pm$ 11,37	2,73 $\pm$ 0,04	1212,50 $\pm$ 13,98	0,19 $\pm$ 0,03	5,9	+
6. Afstand v. d. lip tot den len oesophagusbulbus ..	77,79 $\pm$ 0,42	1325,00 $\pm$ 11,50	76,06 $\pm$ 0,70	1220,50 $\pm$ 13,98	1,73 $\pm$ 0,82	2,1	—
7. Breedte van den len oesophagusbulbus	12,01 $\pm$ 0,08	1331,00 $\pm$ 11,50	11,83 $\pm$ 0,11	1211,50 $\pm$ 14,20	0,18 $\pm$ 0,13	1,34	—
8. Afstand van de lip tot begin van den middendarm	201,41 $\pm$ 1,38	1325,00 $\pm$ 11,50	193,34 $\pm$ 1,76	1220,50 $\pm$ 14,40	8,07 $\pm$ 2,23	3,6	+
9. Afstand v.d. len oesophagusbulbus tot den excretieporus	81,29 $\pm$ 0,73	1333,25 $\pm$ 11,25	73,82 $\pm$ 1,08	1211,50 $\pm$ 14,20	7,47 $\pm$ 1,36	5,5	+
10. Afstand van den anus tot de staartpunt	85,47 $\pm$ 0,71	1330,25 $\pm$ 11,25	77,66 $\pm$ 0,67	1220,50 $\pm$ 14,40	7,81 $\pm$ 0,97	8,0	+
11b. Lengte der spicula	22,14 $\pm$ 0,10	1339,00 $\pm$ 11,25	21,86 $\pm$ 0,11	1220,50 $\pm$ 14,40	0,28 $\pm$ 0,16	1,8	—
12b. Lengte v.h. gubernaculum	7,74 $\pm$ 0,09	1343,25 $\pm$ 11,00	8,075 $\pm$ 0,12	1220,50 $\pm$ 14,40	0,34 $\pm$ 0,15	2,2	—
13b. Afstand tusschen de verbrede deelen der spicula	6,35 $\pm$ 0,03	1335,50 $\pm$ 11,50	5,97 $\pm$ 0,06	1224,00 $\pm$ 14,20	0,38 $\pm$ 0,09	4,3	+
15b. Afstand van het einde der bursa tot de staartpunt	30,14 $\pm$ 0,70	1329,50 $\pm$ 11,37	29,63 $\pm$ 0,74	1220,50 $\pm$ 14,40	0,51 $\pm$ 1,02	0,5	—
16. Totale lengte ²⁾	1323,50 $\pm$ 11,25	1323,50 $\pm$ 11,25	1224,00 $\pm$ 14,20	1224,00 $\pm$ 14,20	99,50 $\pm$ 1,25	4,68	+

¹⁾ Daar niet van elk aaltje alle afmetingen genoteerd konden worden, heb ik meer dan 100 exemplaren moeten onderzoeken, ten einde voor elke maat 100 gegevens te verkrijgen. Het is duidelijk, dat daardoor soms de gemiddelde totale lengte behoorende bij elke bepaalde afmeting verschilt is.

²⁾ Daar er verschillende middelwaarden voor de totale lengte gevonden zijn, werd om een zooveel mogelijk zeker resultaat te verkrijgen bij het narcissen-aaltje de kleinste en bij het hyacinthenaaltje de grootste waarde genomen om het verschil tusschen te bepalen.

³⁾ m is de middelbare fout van het verschil ($= \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$).

TABEL III.

Bepaalde afmeting	♀ Narcissenaaltjes. Afmeting in μ	♀ Hyacinthenaaltjes herleid in ver- houding van de totale lengte tot op- die van de Narcis- senaaltjes. Afmeting in μ	Verskil in af- meting bij Narcis- sen- en Hyacin- thenaaltjes	Verskil in af- meting uitgedrukt in aantal malen m	Statistische interpretatie van het verschil
1. Breedte ter hoogte van den len oeso- phagusbulbus	21,09 $\pm$ 0,16	22,86 $\pm$ 0,14	1,77 $\pm$ 0,21	8,4	+
2. Grootste breedte	37,38 $\pm$ 0,51	38,23 $\pm$ 0,48	0,85 $\pm$ 0,70	0,8	—
3a. Breedte ter hoogte van de vulva	32,26 $\pm$ 0,32	33,08 $\pm$ 0,40	0,82 $\pm$ 0,51	1,6	—
4. Afstand van de lip tot den speer- knop	12,91 $\pm$ 0,04	14,52 $\pm$ 0,125	1,61 $\pm$ 0,13	12,4	+
5. Breedte van den speerknop	3,04 $\pm$ 0,02	3,35 $\pm$ 0,03	0,31 $\pm$ 0,03	10,3	+
6. Afstand van de lip tot den len oeso- phagusbulbus	77,86 $\pm$ 0,42	87,44 $\pm$ 0,695	9,85 $\pm$ 0,82	12,0	+
7. Breedte van den len oesophagus- bulbus	12,98 $\pm$ 0,11	14,455 $\pm$ 1,05	1,475 $\pm$ 1,06	1,4	—
8. Afstand van de lip tot het begin van den middendarm	202,75 $\pm$ 1,6	223,80 $\pm$ 2,485	21,05 $\pm$ 2,95	7,2	+
9. Afstand van den len oesophagus- bulbus tot den excretieporus	81,58 $\pm$ 1,18	83,81 $\pm$ 0,89	2,23 $\pm$ 1,48	1,5	—
10. Afstand van de anus tot de staart- punt	91,99 $\pm$ 0,75	93,45 $\pm$ 0,855	1,46 $\pm$ 1,14	1,3	—
14a. Afstand van de vulva tot het blinde ovariumende	92,86 $\pm$ 2,49	93,68 $\pm$ 2,12	0,78 $\pm$ 3,27	0,2	—
15a. Afstand van de vulva tot de staart- punt	274,89 $\pm$ 2,56	293,25 $\pm$ 3,01	18,36 $\pm$ 3,95	4,65	+

TABEL IV.

Bepaalde afmeting	♂ Narcissenaaltjes. Afmeting in μ	♂ Hyacinthenaaltjes herleid in ver- houding van de totale lengte tot op- die van de Nar- cissenaaltjes. Afmeting in μ	Vershill in afme- ting bij Narcissen- en Hyacinthen- aaltjes	Vershill in afme- ting uitgedrukt in aantal malen m.	Statistische interpretatie van het verschil
1. Breedte ter hoogte van den len oeso- phagusbulbus	19,39 $\pm$ 0,10	20,84 $\pm$ 0,10	1,45 $\pm$ 0,14	10,4	+
2. Grootste breedte.....	27,47 $\pm$ 0,26	30,55 $\pm$ 0,28	1,08 $\pm$ 0,38	2,8	—
3b. Breedte ter hoogte der spicula.....	21,70 $\pm$ 0,13	21,77 $\pm$ 0,15	0,07 $\pm$ 0,20	0,35	—
4. Afstand van de lip tot den speerknop	12,88 $\pm$ 0,03	13,81 $\pm$ 0,065	0,93 $\pm$ 0,04	13,3	+
5. Breedte van den speerknop	2,92 $\pm$ 0,02	2,975 $\pm$ 0,04	0,055 $\pm$ 0,04	1,4	—
6. Afstand van de lip tot den len oeso- phagusbulbus	77,79 $\pm$ 0,42	82,905 $\pm$ 0,76	5,115 $\pm$ 0,87	5,9	+
7. Breedte van den len oesophagus- bulbus	12,01 $\pm$ 0,08	12,89 $\pm$ 0,12	0,88 $\pm$ 0,14	6,3	+
8. Afstand van de lip tot het begin van den middendarm	201,41 $\pm$ 1,38	210,74 $\pm$ 1,92	9,33 $\pm$ 2,93	3,2	+
9. Afstand van den len oesophagus- bulbus tot den excretieporus	81,29 $\pm$ 0,73	80,45 $\pm$ 1,18	0,83 $\pm$ 1,39	1,7	—
10. Afstand van den anus tot de staart- punt	85,47 $\pm$ 0,71	84,65 $\pm$ 0,73	0,72 $\pm$ 1,02	1,4	—
11b. Lengte der spicula	22,14 $\pm$ 0,10	23,83 $\pm$ 0,15	1,69 $\pm$ 0,16	10,6	+
12b. Lengte van het gubernaculum	7,74 $\pm$ 0,09	8,80 $\pm$ 0,13	1,06 $\pm$ 0,16	6,6	+
15b. Afstand van het einde der bursa tot de staartpunt	30,14 $\pm$ 0,70	32,30 $\pm$ 0,81	2,16 $\pm$ 1,07	2,0	—

N.B. De maat 13b werd niet herleid, omdat deze niet in de figuur, die een lateraal aanzicht geeft, ingeteekend kon worden.

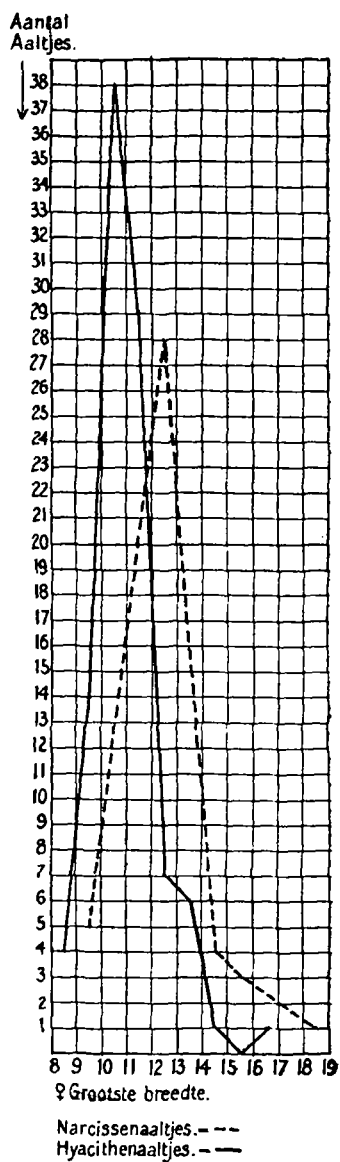


fig. 17

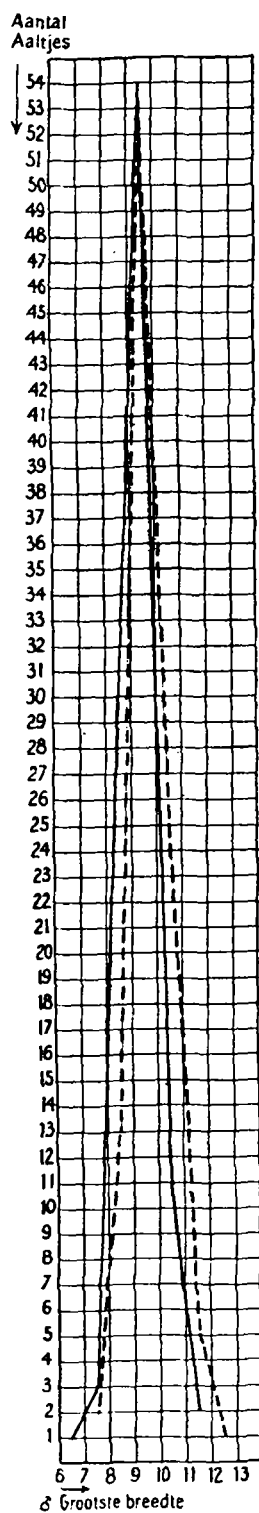


fig. 18

Aantal
Aaltjes.

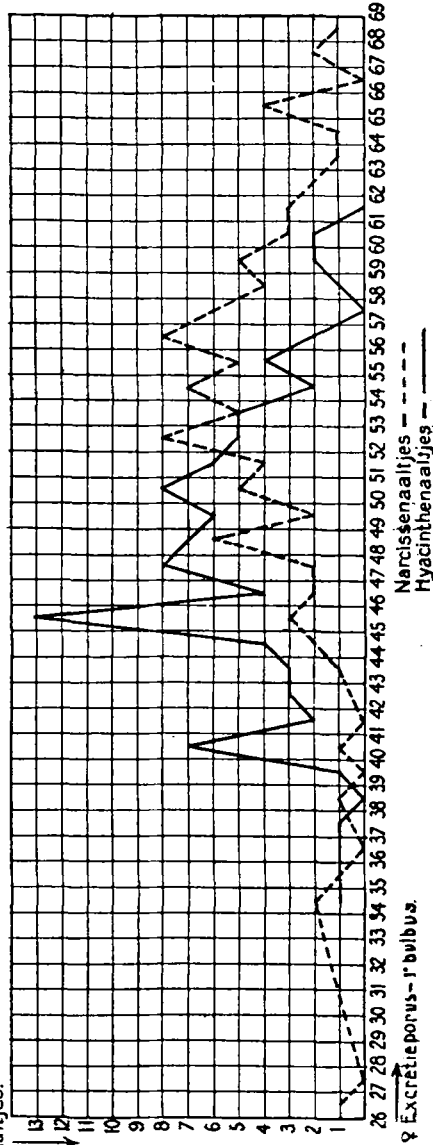


fig. 19

Aantal
Aaltjes.

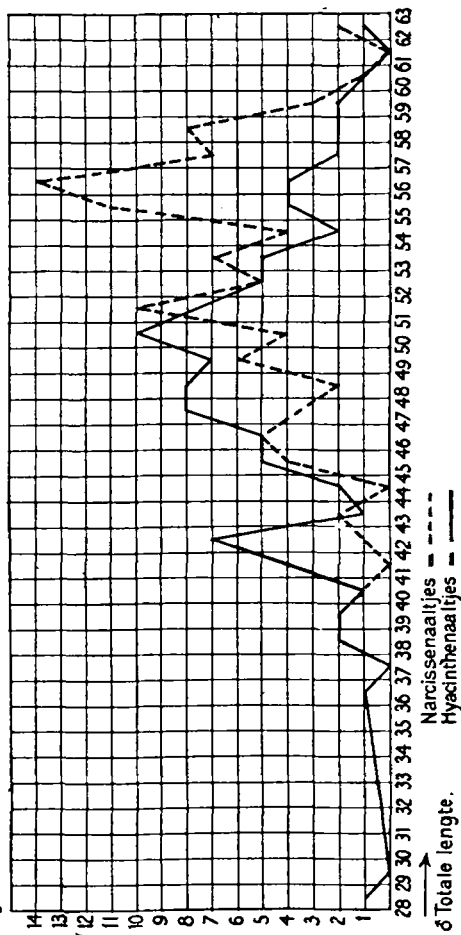


fig. 20

Aantal
Aaltjes.

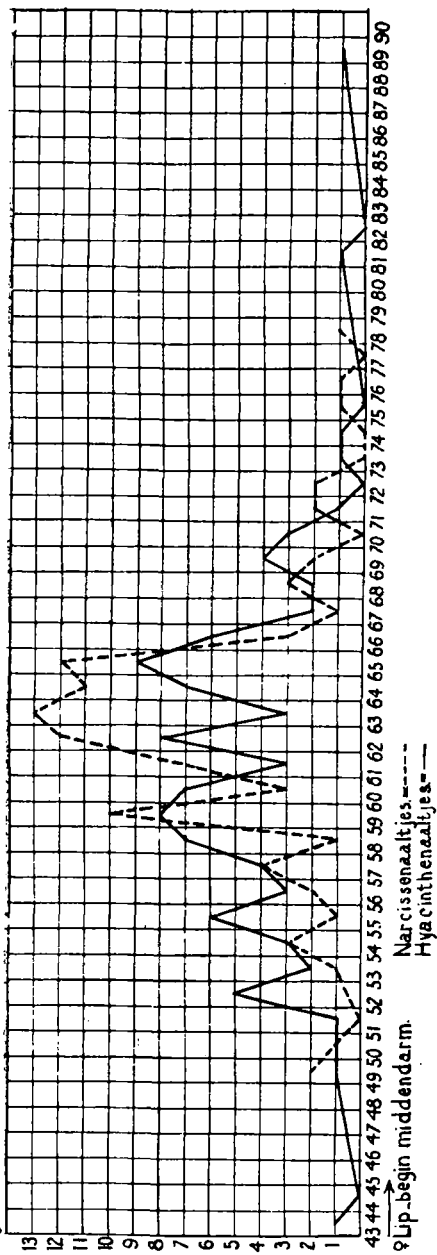


fig. 21

Aantal
Aaltjes.

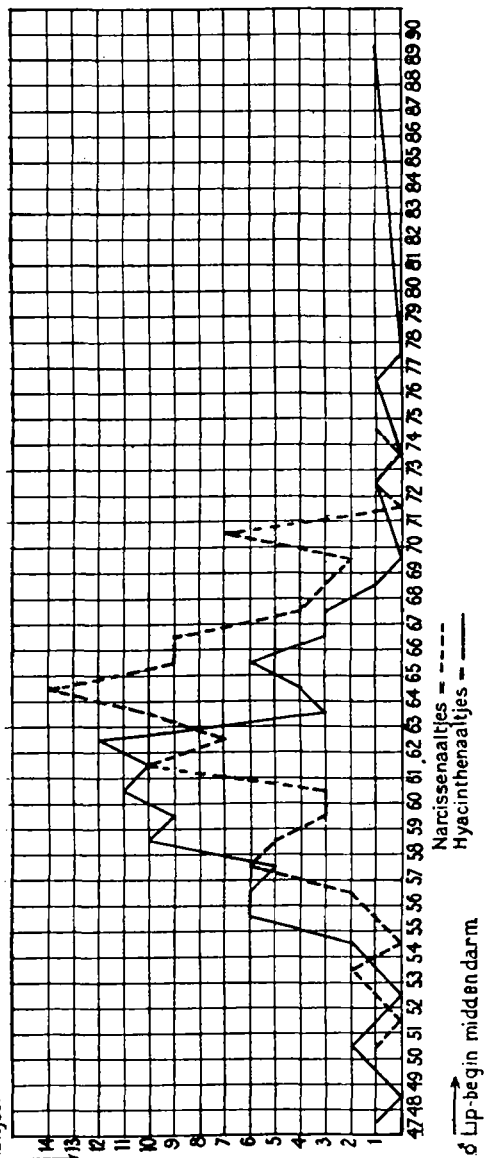


fig. 22

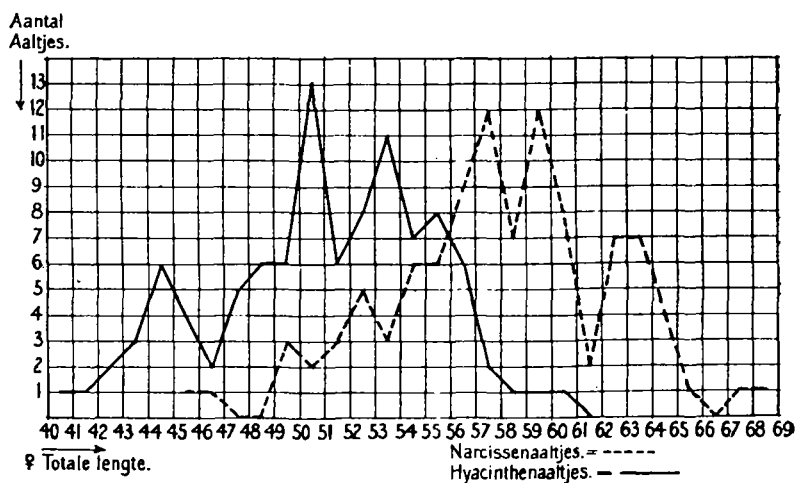


fig. 23

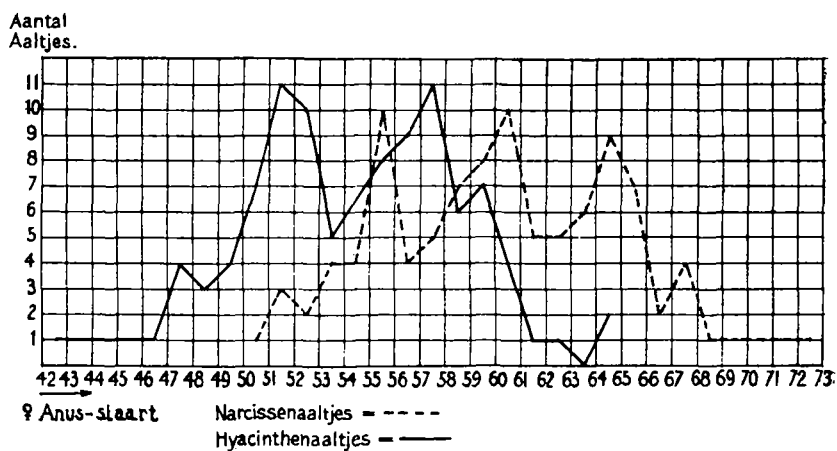
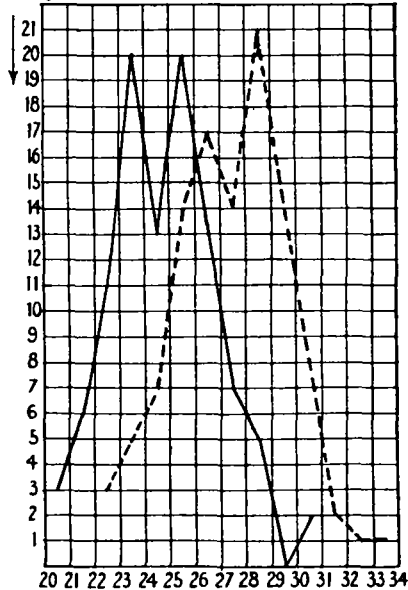


fig. 24

Aantal
Aaltjes.

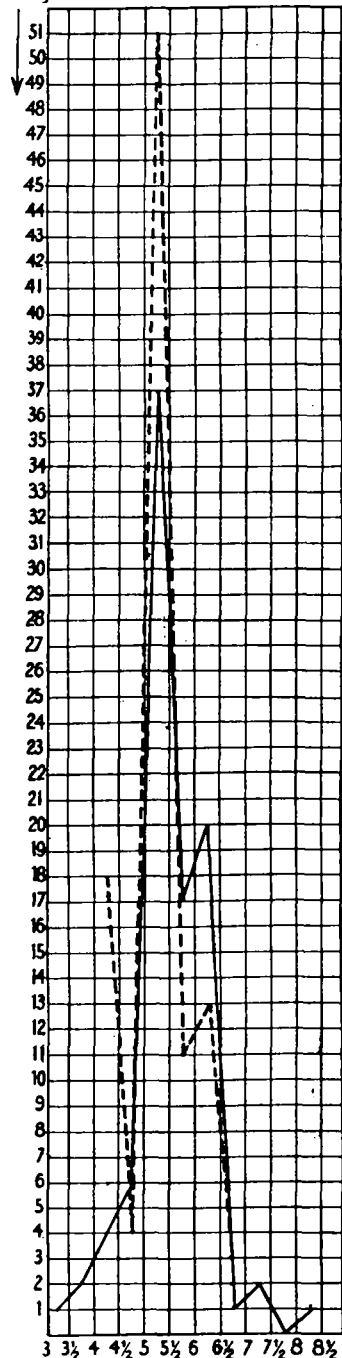


♂ Anus. staart

Narcissenaaltjes. - - - -
Hyacinthenaaltjes. —

fig. 25

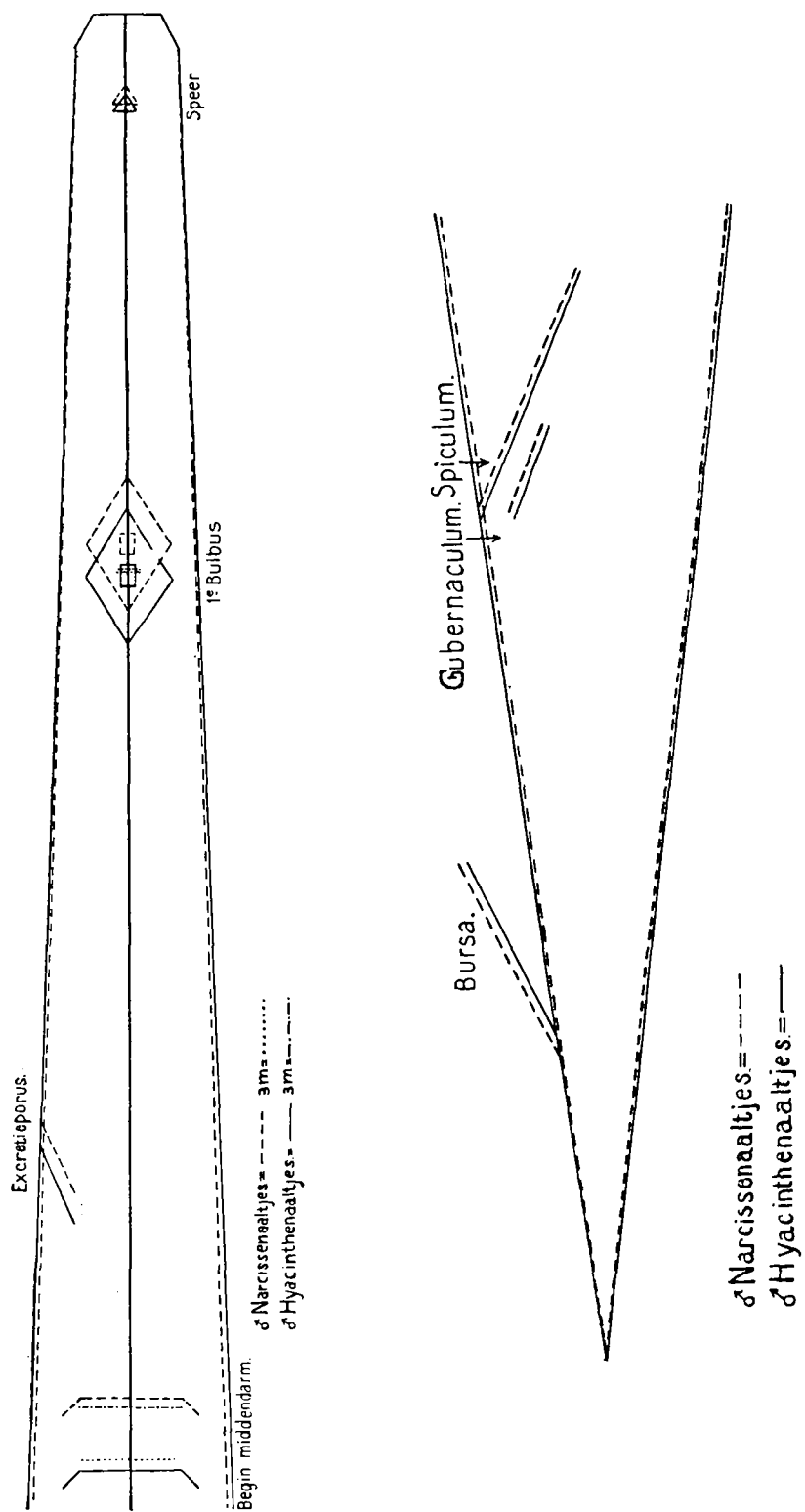
Aantal
Aaltjes.



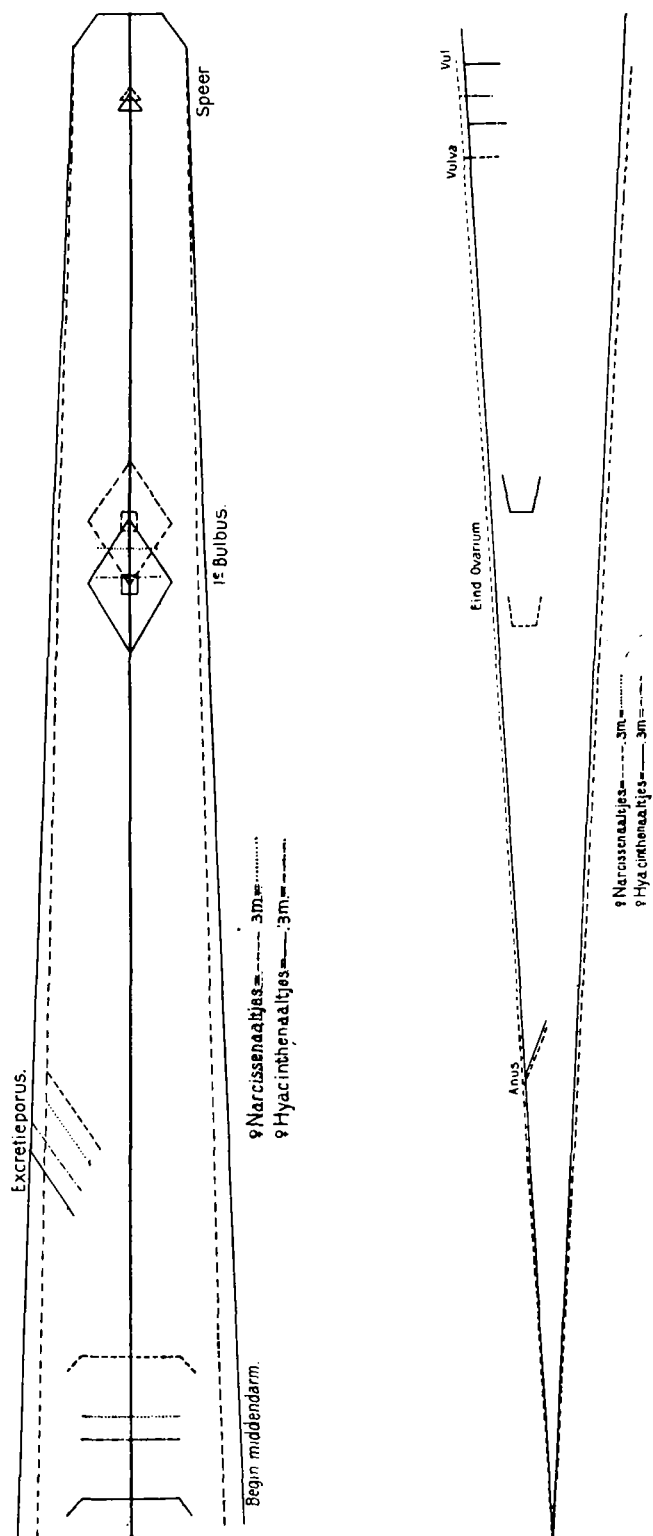
♂ Lengte Gubernaculum.

Narcissenaaltjes - - - -
Hyacinthenaaltjes —

fig. 26



figuur 27



figuur 28

HOOFDSTUK IV.

BIOLOGISCHE RASSEN.

Biologische rassen treft men onder zeer verschillende parasieten aan; men vindt ze zoowel bij dierlijke als bij plantaardige parasieten, alsook bij degenen, die dieren en bij degenen, die planten tot gastheer hebben. De biologische rassen, waarin men één soort van zulke parasieten onderverdeelt, zouden morphologisch geen of slechts zeer kleine, onbeteekenende verschillen vertoonen, daarentegen wel opvallend physiologisch verschillen. Deze physiologische verschillen bestaan dan voornamelijk in hun gedrag ten opzichte van den gastheer.

Bepalen we ons eerst vooral tot *Tylenchus devastatrix* KÜHN. Deze soort parasiteert op een zeer groot aantal verschillende plantensoorten. Er zal hier niet getracht worden een volledige lijst te geven van de verschillende gastheeren, daar dit al vaker heeft plaats gehad (zie bijv. RITZEMA BOS, 1917, p. 119–123; QUANJER, 1927, p. 152–153), slechts een overzicht van de voornaamste opzettelijke infectieproeven op dit gebied, welke voor onze verdere beschouwingen van belang zijn, mogen hier volgen.

KÜHN (1868, p. 22–24) kon *Tylenchus devastatrix* uit de bloemhoofdjes van de weverskaarde (*Dipsacus fullonum* L.) en uit de rogge ook microscopisch niet van elkander onderscheiden, daarom deed hij infectieproeven. Hij maakte een aantal aaltjeszieke kaarden fijn, bracht dit in een kweekbed en zaaide hierin rogge. Deze rogge ging verschijnselen van zgn. „Stock” vertoonen, een uit de natuur bekende roggeziekte, waarvoor *Tylenchus devastatrix* als veroorzaker gevonden was en deze aaltjes werden ook in de geïnfecteerde rogge teruggevonden. Tarwe en gerst werden niet ziek bij deze proeven.

RITZEMA BOS (1917, p. 111–112) zaaide uien uit Wageningen, waar nooit de uien aaltjesziek waren, uit in aarde uit een veld, waarsedert jaren de rogge door aaltjes werd aangetast en vond, dat de uienkiemplantjes duidelijk de verschijnselen van kroefziekte gingen vertoonen. Deze kroefziekte was eerst toegeschreven aan *Tylenchus alli* BEYERINCK, die, hoewel nauw verwant aan *Tylenchus devastatrix* KÜHN, daarvan was afgescheiden,

omdat het toch eenigszins er van verschilde, met name iets groter was. Op grond van de infectieproeven en na een hernieuwd onderzoek van beide aaltjes, concludeerde RITZEMA Bos (1917, p. 112), dat de *Tylenchus allii* BEYERINCK niets anders was dan de gewone *Tylenchus devastatrix* KÜHN (zie hoofdstuk III). Ook door besmetting met hyacinthenaaltjes slaagde hij (1917, p. 114–115, 132) er in verschijnselen van kroefziekte bij uien en ook van „reup” bij roggekiemplantjes te verkrijgen, alleen werd de rogge iets later aangetast. Zaaide hij beide samen in een pot met stukjes aaltjeszieke hyacinth, dan werden de uienplantjes ziek, zoodra zij zich boven den grond vertoonden; zoolang er echter nog uienplantjes beschikbaar waren, werd de rogge niet ziek. Uit deze proefnemingen concludeerde RITZEMA Bos, dat de aaltjes der ringzieke hyacinthen niet specifiek verschillend waren van die der kroefzieke uien en die der aan „reup” lijdende roggeplanten. Infectie met verschillende soorten van Liliaceën gelukte, met andere soorten niet (l.c., p. 116). Met besmette rogge gelukte het hem (1917, p. 117) echter niet narcissen ziek te maken.

Bij een poging roode klaver met roggeaaltjes te infecteeren vond hij, dat zich daarin slechts een zeer klein aantal vestigde; de ziekteverschijnselen waren van gelijksoortigen aard als die van de uit de natuur bekende aaltjeszieke klaver, doch minder geprononceerd. Op grond hiervan en ook op grond van een vergelijking der aaltjes, concludeerde RITZEMA Bos (1917, p. 118), dat er geen reden was om het door KÜHN als een aparte soort beschreven klaveraaltje van *Tylenchus devastatrix* te onderscheiden.

Verder zaaide RITZEMA Bos (1917, p. 128–129) nog boekweit uit in aarde, die met roggeaaltjes besmet was. Het eerste jaar werd deze boekweit niet ziek, het volgend jaar een weinig, het daarop volgende jaar ernstig. RITZEMA Bos (1917, p. 130–132) zaaide rogge en uien dooreen; in met roggeaaltjes besmette aarde werd de rogge, in met uienaaltjes besmette aarde werden de uien het sterkst aangetast, waaruit hij concludeerde, dat de aaltjes het liefst overgingen in gewas, waarin ze sedert vele generaties geleefd hadden. Over het algemeen constateerde hij (p. 132, 133), dat de stengelaaltjes van alle mogelijke andere planten zeer gemakkelijk overgaan op uien, terwijl ze op enkele andere planten zeer moeilijk overgaan.

Volgens RAMSBOTTOM (1919, p. 54) gelukte het hem, in tegenstelling tot RITZEMA Bos, wel aaltjes van de narcis op uien over te brengen, ook slaagde hij erin met narcissenaaltjes *Scilla nutans* te infecteeren.

QUANJER (1927, p. 152) slaagde er in met aaltjes uit zieke aard-

appelen verschillende gekweekte en wilde planten te infecteeren; dit geschiedde in potten met uitgekookte aarde. QUANJER (1927, p. 159–160) ging na of uit de z.i. niet gespecialiseerde aaltjes uit wilde planten van het grasland, in korten tijd rassen te kweken zouden zijn, die, zooals velen het zich voorstellen, aan het leven in bepaalde gewassen zijn geacomodeerd, door aaltjes uit op het grasland geïnfecteerde aardappelen eenige generaties lang verder te kweken in uitgekookte aarde door infectie van gezonde aardappelen. Nadat 5 of meer generaties, d.i. ongeveer het aantal in een jaar, in de aardappel geleefd hadden, werden stukjes geïnfecteerd aardappelweefsel op uitgekookten grond gebracht; de daarin uitgezaaide 43 plantensoorten werden alle zichtbaar ziek, hoewel er groote afwisseling was in het aantal ziek geworden exemplaren. Ook infecteerde hij (1927, p. 160–161) met succes rogge en aardappelen met klaveraaltjes en klaver en aardappelen met roggeaaltjes. Verder werd roode klaver (aaltjesziek door het als gespecialiseerd bekend staande ras) in stukjes gehakt, in potjes met uitgekookten grond gebracht en hiermee rogge, ui, wilde boekweit, boekweit, spurrie, bruine boon, roode klaver, witte klaver, tuinboon, Phlox en aardappel besmet, die er alle door werden aangetast.

Tamelijk grove infectieproeven werden gedaan door GODFREY AND McKAY (1924, p. 7–8): aaltjeszieke planten werden eenvoudig in den bodem gebracht en hierin gezonde planten ter infectie gebracht. Op deze wijze slaagden zij er in *Fragaria vesca*, *F. virginica*, *F. platypetala* en *F. chiloensis* te infecteeren met zieke gecultiveerde aardbeien. Ook werden met wilde aardbeien (*Fragaria chiloensis*) geïnfecteerd zaailingen van roode klaver. Pogingen om met een van die der aardbei onafhankelijk aaltjesras uit *Hypochoeris radicata* andere planten te infecteeren hadden echter geen succes.

GOODEY (1922, p. 24–29) deed nauwkeurige proeven in potten, waarin hij bracht met aaltjes besmette aarde, afkomstig van den omtrek der wortels van gestorven aaltjeszieke roode klaver. Daarin werden 16 verschillende soorten klaver enz. in gelijk aantal uitgezaaid, die alle onder dezelfde omstandigheden opgroeiden, weshalve hij meende in het aantal zieke en gezonde exemplaren, dat na 37 dagen aanwezig was, een maat te vinden voor de intensiteit van de infectie of de intensiteit van de vatbaarheid. De aantallen ♂♂ en ♀♀ *Tylenchus*, aanwezig in de 10 sterkst gedeformeerde zaailingen van elke klaversoort werden bepaald. Daar van de luzerne slechts 4 kiemplanten gedeformeerd waren (zonder echter *Tyl. devast.* te bevatten), werd het gemiddelde aantal exemplaren van dit aaltje bepaald uit de 4 kiemplanten met de

hoogste aantallen, welk gemiddelde als „index of susceptibility” beschouwd wordt. Zoo kon GOODEY de verschillende soorten klaver enz. onderbrengen in 4 groepen, waarvan één zeer vatbaar, een 2e minder, een 3e zeer weinig en een 4e onvatbaar bleek voor het roode klaveraaltje. De „index of susceptibility” loopt niet altijd parallel met de percentages van aangetaste zaailingen.

Zeër nauwkeurige proefnemingen zijn gedaan door Hodson (1926, p. 223–227); eerst vermeldt hij waarnemingen op het veld, waarbij opgemerkt wordt, dat, waar aardbeien en narcissen op denzelfden grond afwisselend groeien, geen overgang van aaltjes (Tyl. dev.) van de narcis in de aardbei plaats had, hoewel de narcissen-bollen hier zwaar aangetast waren en aardbeien in andere deelen van Amerika wel aangetast worden door *Tylenchus devastatrix*. Ook in haver gingen op een dergelijke wijze in het veld de narcissenaaltjes niet over, evenmin van haver in roode klaver. Proeven op het veld bevestigden deze waarnemingen. Roode klaver in vele variëteiten, gezaaid op een veld, waar aaltjeszieke haver had gestaan, bleef onaangetast. Ook op deze wijze aan besmetting met aaltjeszieke narcissenbollen blootgesteld, vertoonden verschillende klaversoorten geen ziekteverschijnselen.

Om meer nauwkeurig resultaat te krijgen deed Hodson ook proeven in zinkcilinders. Deze werden gevuld met aarde, waarvan mocht worden verondersteld, dat deze aaltjesvrij was, hetgeen door contrôleproeven bevestigd werd. De overige cilindres werden besmet met aaltjes-rassen, wier voorgeschiedenis bij de meeste over verscheidene jaren bekend was. De verschillende stammen werden elk over eenige cilindres verdeeld en in elke cylinder een plantensoort uitgezaaid, die op geregelde tijden op aaltjesziekte gecontroleerd werd. Hij kwam hierbij tot de volgende resultaten. Met aaltjes, die de laatste 3 en 4 jaar op narcissen hadden geleefd, konden haver en klaver *niet geïnfecteerd* worden of indien wel, werden ze niet ziek, er kwamen dan wel enkele aaltjes in, maar ze bleven er slechts tijdelijk in, althans in de haver; narcissen werden zwaar geïnfecteerd. Verder kreeg hij met uienaaltjes geen infectie op haver en klaver, wel weer op ui zelf (van deze uienaaltjes was echter de voorgeschiedenis niet bekend). Met een aardappelras (voorgeschiedenis niet bekend) werden gezonde aardappelen zwaar geïnfecteerd. Met dit ras geïnfecteerd werd haver niet ziek, hoewel er, zij het ook voorbijgaand, aaltjes in werden aangetroffen. Met aaltjes in haver, afkomstig van een veld, waarop het jaar er voor, hanevoet zwaar geïnfecteerd was geweest, werden haver en hanevoet zwaar aangetast; dit ras kon dus blijkbaar even goed op beide planten

leven. Klaver en narcis werden niet aangevallen, hoewel er aaltjes, in klaver voorbijgaand, in werden aangetroffen. Met een haverras, dat twee jaar op haver geleefd had, verkreeg hij geen infectie op narcis en klaver, hoewel hierin ook weer voorbijgaand aaltjes werden gevonden. Haver werd wel zwaar aangetast.

HODSON vond dus duidelijk biologische rassen, die gemakkelijk de oorspronkelijke plant, moeilijk een andere, aantastten. Wel werden er aaltjes in die vreemde planten gevonden, doch zij waren transparent en zagen er uit of zij in de nieuwe gastheerplant geen voedsel opgenomen hadden. Soms waren ze na een paar weken weer verdwenen (door afsterven?), in andere gevallen waren ze er na maanden nog „and in such cases might reasonably be expected to adapt themselves eventually to the new host”.

Op grond van verdere onderzoekingen geeft HODSON als voorloopig resultaat: „the ability to transfer from one host to another probably depends very largely upon the length of time that one particular host has been utilised” en verder: „The more generalised forms do not, as a rule, appear to cause such severe injury to plants attacked as do those which have concentrated on the one host”, en tenslotte: „In all probability, if it is found that the previous host has been attacked by the strain for a period of two years or more, the attack on a potential host following the infected crop would be so slight as to be negligible.”

Tenslotte nog de reeds in de Inleiding vermelde proeven van VAN SLOGTEREN (1920, p. 131-138; 1923, p. 5-6).

Deze (cf. 1920, p. 131-133) zorgde in de eerste plaats voor onbesmet terrein, gezond plantenmateriaal, absoluut vrij van aaltjes, virulent, maar vooral ook wat betreft de afkomst, betrouwbaar infectiemateriaal, waarin of waaraan het voorkomen van andere aaltjes uitgesloten is. Eerst werd nu op een proefveld in de helft van de bedden, naast elke gezonde hyacinth, een stukje van een aaltjeszieke narcis gelegd; niet één oudzieke hyacinth werd geconstateerd. De gezonde narcissen, die als controle in de bedden geplaatst waren, werden bijna zonder uitzondering ziek. In den herfst van 1917 werden deze proeven begonnen, daarna werd gerooid, opnieuw geplant en weer geïnfecteerd in 1918; ook in 1919 werd er nog geen enkele oudzieke hyacinth aangetroffen.

Op dezelfde wijze werd op een ander veld naast elke gezonde narcis een stukje van een oudzieke hyacinth gelegd, en eveneens van 1917 tot 1919 deze proef doorgezet; geen typische ziekte was in de narcissen te constateeren, doch wel werden de gezonde controle-hyacinthen oudziek.

Zorgvuldiger isolatie werd verkregen in 1 m hoogte betonnen

cylindermantels, gevuld met zuiver duinzand, waarin aaltjes-zieke narcissen of deelen daarvan samen met gezonde hyacinthen en omgekeerd aaltjeszieke hyacinthen of deelen daarvan samen met gezonde narcissen gebracht werden. Als contrôleproeven werden zieke hyacinthen samen met gezonde hyacinthen en zieke narcissen samen met gezonde narcissen geplaatst in zulke mantels. Deze infecties hadden plaats in 1917; in 1919 waren de gezonde bollen nog alle gezond, behalve bij de contrôleproeven, waar alles ziek was.

Ook werden in zoo'n ring hyacinthen en narcissen geplaatst, en het geheel besmet met snippers van oudzieke hyacinthen, de hyacinthen werden alle ziek, de narcissen bleven gezond. Ook de omgekeerde proef werd gedaan met een dergelijk resultaat. Ook bij de talrijke potproeven was het resultaat van infectie van narcissen met hyacinthenaaltjes en omgekeerd steeds negatief; terwijl de contrôleinfecties, op een enkele uitzondering na, steeds positief waren.

Bij insputtingen van hyacinthen met narcissenaaltjes vertoonden deze wel bladdraaiingen, doch het volgend jaar waren de bollen *niet* oudziek, ook het blad was niet ziek en de bol leverde weer bloemen; de hyacinthen vertoonden wel misvormingen, doch de ziekteverschijnselen waren niet karakteristiek (cf. 1920, p. 132, 138). Dus iets dergelijks als HODSON ook constateerde.

De hyacinthen, die op dezelfde manier behandeld waren, bleven echter zeer ziek. Verder bleek nog, dat narcissen typisch aaltjesziek werden door besmetting met aaltjes uit *Amaryllus formosissima* en omgekeerd, ook werden narcissen typisch ziek door aaltjes uit *Ismene calathina* en werd *Galanthus nivalis* ziek door narcissenaaltjes. Hyacinthen werden echter niet door aaltjes uit *Am. form.* aangetast en ook deze laatste werd niet ziek van hyacinthenaaltjes; ook werd *Galanthus nivalis* niet typisch ziek door hyacinthenaaltjes.

Tenslotte rest nog het geval betreffende de hyacinth E. R. Gertrude, de eenige, die met narcissenaaltjes geïnfecteerd wel ziekte-verschijnselen vertoonde, die het beeld van een oudzieke hyacinth nabij kwamen. Met aaltjes uit deze bollen kon VAN SLOGTEREN zoowel narcissen als hyacinthen weer infecteeren, de narcissen werden terstond typisch aaltjesziek, terwijl ook de hyacinthen ziek werden (typisch?). Na informatie bij den kweker, die de oorspronkelijke partij hyacinthen geleverd had, bleek, dat hij niet geheel meer voor de zuiverheid van de partij durfde instaan, daar hem was gebleken, dat ook in de moederpartij van het geleverde bed oudzieke hyacinthen voorkwamen. Misschien

is er dus een zeer licht aangetaste oudzieke hyacinth in geweest. Ook het voorkomen van narcissenaaltjes in en aan deze hyacinthen (dit blijkt uit het feit, dat narcissen weer geïnfecteerd konden worden), die gedurende twee jaar op zwaar met narcissenaaltjes besmetten grond gestaan hebben, is niet zoozeer te verwonderen. Aan het voornemen uit dit mengsel de beide rassen weer te selecteeren, is geen gevolg gegeven kunnen worden door den brand in het laboratorium te Lisse.

Men ziet hier dus zeer verschillende berichten wat betreft het overgaan der „biologische rassen” van de eene plant op de andere.

Wat betreft het wezen der biologische rassen bij nematoden, hierover worden door verschillende onderzoekers verschillende opvattingen gehuldigd. RITZEMA BOS, BAUNACKE, STEINER, QUANJER e.a. beschouwen ze als aanpassingen, en wel zoodanig, dat hoe langer een parasiet op een bepaalde plantensoort parasiteert, hoe hooger de graad van specialisatie wordt.

RITZEMA BOS zegt over *Tylenchus devastatrix* (1917, p. 128): „Het stengelaaltje is, zooals uit het boven meegedeelde blijkt, eene diersoort, die al zeer weinig kieskeurig is wat zijne voedsterplanten betreft. Toch hangt de meerdere of mindere gemakkelijheid, waarmee het in verschillende gewassen overgaat, in sterke mate af van het gewas of de gewassen, waarin het gedurende een zeker aantal generaties achter elkaar geleefd heeft. Er hebben zich bij het stengelaaltje a.h.w. *rassen* gevormd, die zich hebben geacommodeerd aan eene bepaalde plantensoort of aan bepaalde plantensoorten, en die slechts in enkele exemplaren in andere plantensoorten binnendringen, welke exemplaren dan nog voor 't meerendeel zich niet in dat nieuwe gewas voortplanten. Eerst de nakomelingen van de weinigen die dit wèl doen, schijnen dan in staat te zijn, het nieuwe gewas te besmetten en ziek te maken” (zie ook p. 129–130). RITZEMA BOS (1917, p. 134 voetnoot) spreekt ook als bij bacteriën van een vermeerdering van de virulentie van *Tylenchus devastatrix* voor een bepaalde plant naarmate dit aaltje gedurende meer generaties uitsluitend in die plant geleefd heeft; dat zijn virulentie echter daardoor voor andere gewassen vermindert.

VAN SLOOTEREN (1920, p. 129) wijst op de bezwaren bij het aannemen van een „adaptatie en masse”, en op grond van de steeds negatieve uitkomsten der wederkeerige infectie, besluit hij (l.c., p. 136), dat de ziekte van de narcissen niet door een adaptatie en masse uit de hyacinthen is ontstaan. „Al is het niet onmogelijk, dat op een bepaald moment een nematode zich van het eene gewas ook op het andere begeeft (i.c. van hyacinth

op narcis), het schijnt me minder waarschijnlijk, dat ze dan zo geheel het vermogen zouden hebben verloren het oorspronkelijke gewas weer aan te tasten”.

Ook BAUNACKE (1923) ontkent eigenlijk het bestaan der biologische rassen.

Voor *Heterodera schachtii* merkt hij het volgende op (p.238): „Man hat . . . von Rüben-, Hafer- und Erbsenvarietäten oder -rassen des Schmarotzers gesprochen und dieselben morphologisch von einander zu trennen gesucht. Ich kann mich zu dieser Auffassung nicht bekennen.

Das verschiedene Verhalten des Schmarotzers gegenüber der gleichen Pflanze an verschiedene Lokalitäten ist nichts anderes als das Endresultat einer durch Generationen hindurch fortgesetzten einseitigen Ernährung des Wurmes infolge zu einförmiger Fruchtfolge. Das ursprünglich auf die Wurzelsekrete aller geeigneten Nährpflanzen gleichmäßig eingestellte chemische Empfinden des Schädling wird durch dessen fortgesetzte Beschränkung auf ein und dieselbe Wirtspflanze für diese spezialisiert. Für andere, in gleichem Masse geeignete, aber lange Zeit hindurch fehlende Nährpflanzen wird es dagegen abgestumpft”; en verderop: „Es erscheint mir daher auch richtiger, einfach von Stämmen des Schmarotzers zu sprechen, die sich vermöge der stark hervortretenden Anpassungsfähigkeit des auch schwierigsten äusseren Bedingungen sich behauptenden Wurmes nur hinsichtlich des Grades unterscheiden, bis zu dem die Anpassung an die besonderen örtlichen Verhältnisse gediehen ist.”

Na het bestudeeren van de reacties der aaltjes op verschillende (thermische en chemische) prikkels concludeert hij (p. 252): „Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir diese Reaktionen betrachten als unter dem Einflusse stets oder doch häufig wiederkehrender gleicher äusserer Bedingungen und dem Zwange zur Arterhaltung erworbene und durch Vererbung immer mehr spezialisierte Anpassungserscheinungen. Sie sichern dem Wurme die Erhaltung und Verbreitung seiner Art, wie wir gleich sehen werden, in ganz vortrefflicher Weise. Je länger der Parasit auf bestimmte Daseinsbedingungen angewiesen war, und je mehr Generationen unter deren Einwirkung zur Entwicklung gelangten, um so exakter mussten jene Reaktionen gerade durch die unter jenen Bedingungen wirksamen Einflüsse zur Auslösung gelangen.”

Over het onderzoek betreffende de reacties op prikkels deelt hij verder nog mee (p. 253): „Wir sahen, dass bei der überwiegenden Mehrzahl der Larven des Wurmes alle von uns beobachteten Reaktionen im allgemeinen mit grosser Exaktheit erfolgen. Wir wiesen aber bereits auf vereinzelte Ausnahmen in dieser

Beziehung hin. Nicht nur, dass manche Tiere sich gegenüber extremen Temperaturen widerstandsfähiger als die überwiegende Mehrzahl ihrer Artgenossen zeigten, sahen wir auch, dass sich vereinzelt freie Larven auch anderen als der gerade gewohnten Nährpflanze des Stammes zuwandten d.h. auch auf anderen Wurzelabscheidungen reagierten. Dieses abweichende Verhalten ist wohl als Merkmal individueller erblicher Variation anzusehen und wir dürfen annehmen, dass gerade solche Individuen auch einem sehr einseitig spezialisierten Heteroderenstamme die Anpassungsfähigkeit an geänderte Lebensbedingungen erhalten."

STEINER (1925, p. 502) verklaart verschijnselen in de literatuur vermeld, (hij deed zelf geen infectieproeven), door aan te nemen, dat later physiologisch volkomen gescheiden rassen „were probably first identical" en daarna door jarenlang kweken van één plantensoort op hetzelfde bed „became highly specialized on this host"; het oorspronkelijk onvatbaar zijn voor aaltjes van plantensoorten, die in latere jaren ernstig te lijden kregen, is volgens hem (l.c., p. 503), hieraan toe te schrijven, dat „the latter has sufficient time to adapt itself to it", zelfs „an apparently specialized population may adapt itself in a rather short time to a new host plant and again become injurious" (p. 503). Volgens STEINER (l.c., p. 504) zijn van één species „some populations are rather polyphagous, others are monophagous". En in het bijzonder over *Tylenchus dipsaci* zegt hij (l.c., p. 507): „which form, if taken as a whole, is very polyphagous, but which seems easily to develop populations more or less specialized on groups of plant species or even on single species". STEINER karakteriseert zijn zienswijze als volgt (p. 508-509): „Although the different species of plant-parasitic nemas attack and feed on a wide range of host plants, a given population of one of these species will, if possible, always first attack the kind of host plant that its parents and ancestors lived on. If this plant is not available, in not being present or in being already highly parasitized, host plants of any kind of near relationship, taxonomical, chemical, etc. will be sought and attacked. If the ancestors of a population of one of the mentioned nema species lived during many generations on a number of different host plants, all these host plants and their related forms will be quite easily attacked. The population will then usually be found to be of somewhat polyphagous instinct. But, if the ancestors of a population have lived for a number of generations on a single species or even variety of host plant, their descendants may not attack any other plant known to be a host; or, if they do so, it will be only with difficulty, and then only in a small number. It might require

generations before a new host is again attacked in the same degree as the old one. But a good part of the population apparently unable to accommodate itself to the new conditions starves to death, and in an extreme case only a few specimens, or even none, seem to have the ability to accustom themselves to the new host plant. Such nema populations are monophagous, and because of their specialization on one certain host plant were named „strains” or „biological or physiological races” in analogy to the well-known biological or physiological races or strains in some fungi, insects, etc. Most of the investigators accepted this conception and thought that they had in these nema populations forms with certain strongly inheritable characters. These „strains” played a prominent role in the experiments of all the investigators who aimed to breed so-called nema-resistant plant varieties. But unfortunately their true nature did not seem to be recognized. Nobody has been able, at least up to the present time, clearly to show morphological reasons for the establishment of definite strains, races, or varieties.” De verschillende uitkomsten der onderzoekers zijn z.i. te wijten aan het verschil in aaltjes-materiaal, waarvan zij uitgingen: „it can be concluded that any resistance, immunity, and susceptibility experiments with a given nema population may easily be incomplete, misleading, and unscientific, unless the host history of this nema population is known.” Merkwaardig is ook, dat STEINER (p. 509) meent, dat als een ras ook nog een andere plant aantast, dat dat ras dan niet „highly specialized” was; heeft zoo’n „ras” vrije keuze, dan kiest het de laatste voedselplant, de andere worden gekozen als de eigenlijke zwaar beparasiteerd is of afwezig is (p. 509-510). Zoo zegt STEINER (p. 510-511) over de conclusies van GOODEY, dat deze alleen gelden voor zijn vrij sterk op roode klaver gespecialiseerde *Tylenchus dipsaci*, doch „we are convinced that this red-clover population of the present nema would soon have adapted itself to lucerne and other host plants.”

Als individuen van een populatie, afkomstig van een plant X ook nog andere planten aantasten, mogen we deze volgens STEINER (p. 511) geen „X-strain” noemen: „it seems to me that only a population which for many generations has lived exclusively on this plant and is therefore specialized on it should be so termed.” „A strain is, indeed, something more stable, at least as the term is used in genetics”. Proeven behooren z.i. alleen gedaan te worden met populaties, waarvan de geschiedenis bekend is, althans voor een aantal generaties. STEINER (p. 512) acht ’t twijfelachtig, dat er één populatie van aaltjes zou zijn, waarvan de aanwezige leden er toe gebracht zouden kunnen worden alle

bekende gastheerplanten aan te tasten, doch het schijnt hem mogelijk de nakomelingschap van een aaltjespopulatie tot alle bekende gastheerplanten en ook tot nieuwe gastheerplanten te leiden door de voedselplant der volgende generaties zoo nauw mogelijk verwant te kiezen aan die der vorige generaties, enz. STEINER zegt ook nog (p. 512): „As we understand the situation, a nema population may adapt itself to a new host little by little, and only after some time be truly specialized on it”. En verderop (p. 524): „In the whole process one is led to see simply a result of selection. If we assume that in a somewhat polyphagous population a number of food strains are contained, then the gradual specialization on a certain host plant would be brought about by a more and more strict selection. But this explanation does not seem to me entirely satisfactory. It would be necessary to assume that even in the highest specialized population specimens of still impure genetical constitution are present from which strains of any kind could be segregated, and cases like those observed bij TISCHLER could hardly be understood. Here, if left to choose the host, the entire population goes to *Circaea lutetiana*, and no specimens to *C. intermedia*. But if there is a lack of the former, *C. intermedia* is well attacked. If selection were the only and the chief agent, this process would not go on in the manner observed; a number of specimens would certainly go to *C. intermedia* in TISCHLER's case where there was a choice, and it seems to me that the very same number of nemas, and no more, ought to be found on *C. intermedia* in the second alternative. Any such experiment of free choice of food and forced food should result in the same Mendelian segregation. However, since this is not the case, it seems to me to disprove the conception that selection is the chief factor.

But still another line of thought for explanation and understanding of the phenomenon might be considered. The nervous end apparatus, by the generation-long action of the same quality of a stimulus, seems to lose the ability to respond to any other quality; therefore it could be thought that the assumed ferments in the amphidial fluid get more and more adapted to the specific stimulus of the one host plant as the digestive ferments answer the nature of the food taken in. This would mean that the glandular cell, supposed to be always connected with the nervous elements, would, by generations of life on the same point, lose the capability of changing the quality of the ferment. Or does the nature of the food, after the first step in adaptation to a new host is once made, influence the supposed amphidial ferments in a parallel direction?

The whole situation, as described above, reminds one much of the behavior dogs show toward game animals. Some are specialized on rabbits, others on foxes or some other specific game, and still others take up all kinds of game."

Het hierboven genoemde onderzoek van TISCHLER (1902) gaat over *Heterodera*.

Tenslotte mogen we uit de samenvatting nog aanhalen (p. 530): „This preference for a certain host grows with the number of generations a nema population lives on it, the latter getting more and more specialized in this very host. This specialization may reach such a high degree that finally even new hosts of the closest taxonomical, physiological, and chemical relationship to the old host are attacked no more or very lightly."

Ook STEINER ontkent dus het bestaan van biologische rassen; er heeft slechts aanpassing plaats.

QUANJER (1927, p. 158-159), erkennend de mogelijkheid van een meer gespecialiseerd biologisch ras in *Tylenchus devastatrix*, meent, dat de aaltjes in inheemsche planten en in grasland en boschgrond niet gespecialiseerd zouden zijn en daardoor aardappel, rogge, klaver, haver en uien onmiddellijk ziek maakten en dat men zich niet meer behoeft voor te stellen, dat een aaltjes-ras van een ander cultuurgewas daarin door aanpassing is overgegaan.

Ook in cultuurkleigrond, waarop eenige cultuurgewassen zoowel als verschillende onkruiden, aaltjesziek waren, zouden deze niet gespecialiseerd zijn (QUANJER, 1927, p. 160). Hij zegt hier ook naar aanleiding van zijn eigen infectieproeven: „Bij geen der beschreven proeven is echter gevonden, dat er accommodatie voorafging aan de aantasting der verschillende plantensoorten".

Hoewel QUANJER (1927, p. 160-161) zelf het als gespecialiseerd bekend staande roode klaver-aaltje weinig gespecialiseerd vond, ontkent hij toch niet het bestaan van gespecialiseerde rassen, op grond van opgaven in de literatuur. Naar aanleiding van de niet gespecialiseerde aaltjes, afkomstig van den Wagening-schen weidegrond, zegt hij: „Een nog minder gespecialiseerd ras is het blijkbaar, waarover de voorafgaande bladzijden handelen. Het is mogelijk, dat opzettelijk daarvoor ingerichte proeven met herhalingen en wiskundige bewerking der daarbij verkregen cijfers uitwijzen, dat van de eene plantensoort steeds een grooter percentage planten door het Wageningsche ras worden aangetast dan van de andere of dat de aaltjes er zich sterker in zullen vermenigvuldigen. Het is ook mogelijk, dat men door middel van vangplanten uit ongespecialiseerde rassen of uit populaties van het stengelaaltje meer gespecialiseerde rassen kan krijgen.

Ook is het mogelijk, dat er van het stengelaahtje van de aardappelplant meer dan een ras is, . . .". En dan later in verband met de min of meer gespecialiseerde rassen van het stengelaahtje, zegt hij (1927, p. 162): „Over het ontstaan er van weten wij niets; slechts nieuwe onderzoekingen zullen ons daarover iets kunnen leeren", waarover hij dan zegt (l.c., p. 166–167): „Wenn man untersuchen will, ob aus nicht spezialisierten Ählchen Rassen zu züchten sind, die sich auf den Parasitismus in einer einzelnen, oder in einer Gruppe von Wirtspflanzen beschränken, dann müsste man einer viel grösseren Anzahl von Generationen die Gelegenheit geben sich auf einander folgend in einer bestimmten Pflanze zu entwickeln; man musste also die Versuche länger wie ein Jahr fortsetzen. Die Methode der reinen-Linien-Kultur in reinen Linien der Wirtspflanzen, die bei vielen Gruppen parasitischer Pilze viel zuverlässigere Resultate wie die alte Methode ergeben hat, wobei mit unreinen Rassen des Pilzes und der Wirtspflanze gearbeitet wurde, sollte auch auf das Anpassungsproblem des Stengelählchen angewandt werden. Man sollte dabei probieren Linien zu züchten die von apart isolierten Paaren des Stengelählchens abstammen. Man sollte hierbei von Material verschiedener Herkunft ausgehen.

Es ist nötig, dass die Bedingungen untersucht werden onderen die Infektion stattfindet, und dass Infektionsversuche mit Bezug auf das Rassenproblem onder optimalen Bedingungen angestellt werden." Merkwaardigerwijze heeft hij er aan vooraf laten gaan (p. 166): „Nachdem die Ählchen in einer bestimmten Wirtspflanze (der Kartoffel) sechs Generationen durchgemacht haben, also so viel wie ungefähr in einem Jahre auf einander folgen, sind sie noch imstande, zahlreiche Pflanzen, zu den verschiedensten Familien gehörig, zu infizieren.

Hieraus folgt, dass die auf Wiesen lebenden Ählchen keine Population oder Gemisch spezialiserter Rassen bilden, sondern dass sie zu einer sehr polyphagen Rasse von *Tylenchus dipsaci* gehören." Hoe QUANJER tot deze conclusie komt, is niet duidelijk.

QUANJER (1928, p. 252–253), die het met de opvattingen van RITZEMA BOS en STEINER eens is, voegt er echter bij, na vermelding uit de literatuur, dat, als de voorouders van een „populatie" voor een reeks van generaties op een enkele waardplantsoort geleefd hebben, hun nakomelingen alleen een na-verwante waardplant zullen aantasten, vanwaar de aaltjes zich aan een andere nieuwe plant kunnen aanpassen enz.: „Although the term „bridging species" has not yet been used by RITZEMA BOS or STEINER it is clear that, provided they are right, it must be possible to attract the offspring of a specialized nematode to

all the known host plants by changing the host for the succeeding generations in such a way that each following host would be of the closest relationship to the foregoing one. It will even be possible by using the known hosts as „bridges” to infect plants not yet known as hosts. The experience of the present author with the stem eelworm of the meadow is in favour of this conception, though a lot of experimental work is still required to prove its correctness beyond doubt”.

QUANJER ziet veel analogie tusschen het onderbrengen van zgn. soorten onder de ééne soort *Tylenchus devastatrix* KÜHN en dergelijke handelingen ten opzichte van een bacil, waar de opgeheven soort „is invalid since it is based not on genetic differences but only on partial and restorable loss of virulence”. QUANJER (1928, p. 250) schijnt in te stemmen met de opmerking, die hij vooraf liet gaan: „Some examples, gathered from experience and from the literature on plant-parasitic nematodes seem to prove that adaptation to new hosts, as well as weaning nematodes away from hosts to which they are accustomed, are very common phenomena”.

Sprekende over in de literatuur vermelde gevallen bij *Heterodera* Schachtii zegt hij (1928, p. 251): „As we understand the situation well this nematode can adapt itself to new hosts little by little, and only after some considerable time can it become truly specialized on them.... It is probable that similar conditions apply to.... *Tylenchus dipsaci* KÜHN....”.

Men ziet dus door genoemde auteurs de opvatting gehuldigd, dat de biologische rassen genetisch niet verschillen maar aanpassingen zijn aan bepaalde gastheeren, welke over verschillende generaties steeds sterker worden. Er wordt hier dus erfelijkheid van verworven eigenschappen aangenomen, hetgeen steeds is gebleken onjuist te zijn. Dat er ook een andere opvatting mogelijk is, blijkt uit de volgende voorbeelden.

Wordt dus voor *Tylenchus devastatrix* KÜHN in de literatuur aangenomen aanpassing en wordt er òf van erfelijke verschillen in de rassen niet gerept òf wordt deze zelfs ontkend, toch kan deze laatste verklaring o.i. niet meer ter zijde gesteld worden, gezien de onderzoekingen van de latere jaren bij andere parasieten met biologische rassen.

Beginnen we met het verwante genus *Heterodera*, dat ook in deze kwesties veel punten van overeenstemming met *Tylenchus* vertoont. Ook met *Heterodera* (zie HORNBERG, 1928, p. 258–260) zijn infectieproeven gedaan, waarbij nu eens wel en dan weer niet overgang op een andere plant plaats had, waarin speciali-

satie beschreven is, waarin van variëteiten sprake is, van scherp gescheiden speciale rassen, zelfs van volledig gescheiden rassen zonder wederzijdsche overgang, waarbij ook sprake is van morphologische verschillen, enz.

NILSSON-EHLE (1920) houdt een aanpassing van de dieren aan immune soorten voor onwaarschijnlijk, hij acht het echter denkbaar, dat naast de gespecialiseerde graan- en bietenaaltjes een daarvan gescheiden derde erfelijke soort zou kunnen voorkomen, die zoowel graan als biet kan aantasten. Hij zegt verder: „Auf dem jetzigen Stand der Vererbungsforschung gibt es überhaupt keinen Grund, zu bezweifeln, dass innerhalb der sogenannten Art wie *Heterodera Schachtii* feste erbliche Unterschiede vorkommen können, die auch bei wesentlich gleichem morphologischen Typus eine Form sozusagen zum Rübenspezialisten, eine andere zum Getreidespezialisten machen. Jedenfalls kann dies nicht mehr befremdend sein, als dass bei etwa gleichem äusseren Typus eine Weizenform vom Gelbrost befallen wird, während eine andere resistent bleibt”.

Vanuit een genetisch oogpunt is deze zaak met betrekking tot *Heterodera Schachtii* SCHMIDT bestudeerd door HORNBERG (1928). HORNBERG stelde zich allereerst de vraag of er gespecialiseerde rassen bestaan of niet. Hiertoe deed hij infectieproeven met *Heterodera*-cysten van de wortels van haver, tarwe en biet. Van elk werden 120 cysten, alle in afzonderlijke potten met gesteriliseerde aarde geplaatst (uit contrôle-proeven bleek, dat de sterilisatie de aarde aaltjesvrij gemaakt had). In deze geïnfecteerde potten werden zeven verschillende planten na elkaar gezaaid; telkens werd tusschen het rooien van de eene plant en het uitzaaien van de volgende door een bepaalde behandelingswijze gezorgd, dat vrij in de aarde voorkomende aaltjes gedood werden, ten einde zeker te zijn, dat aantasting van de volgende plant alleen berustte op het uitkomen van exemplaren, tengevolge van den specifieke prikkel van die plant. De planten groeiden achttien dagen, en dan werd het aantal larven, dat er zich in bevond, onderzocht. HORNBERG zorgde er voor, dat de cijfers der 3 reeksen zooveel mogelijk vergelijkbaar waren, door te zorgen, dat de omstandigheden zooveel mogelijk overeenkwamen (evenveel aarde, in elke pot 5 kiemplantjes, gelijke temperatuur, licht, vochtigheid enz.), de onvermijdelijke verschillen hoopte hij door het groote aantal te vereffenen.

Als maatstaf voor het aanvalsvermogen werd niet genomen het aantal larven in de afzonderlijke planten, doch die in de gezamenlijke planten in één pot. Het gemiddelde aantal larven werd bepaald uit het gemiddelde aantal per 10 potten. Het

resultaat was zooals in de volgende tabel is opgeteekend. Om een beter overzicht te verkrijgen herleidde HORNBURG de gevonden gemiddelden op 100 voor bieten in de bieten-reeks (tabel 8 op p. 283).

Infectie-plant	Bieten-reeks	Haver-reeks	Tarwe-reeks
<i>Avena sativa</i>	71,75	69,53	69,77
<i>Triticum vulgare</i> .	19,52	18,02	18,64
<i>Beta vulgaris</i>	100,00	98,49	97,83
<i>Brassica rapa olei-</i> <i>fera</i>	67,26	70,47	69,68
<i>Raphanus rapha-</i> <i>nistrum</i>	16,58	15,42	15,80
<i>Sinapis alba</i>	21,41	22,55	21,33
<i>Hordeum polysti-</i> <i>chum</i>	12,76	12,45	13,96

Daar de verschillen tusschen de 3 reeksen alle liggen binnen 3 maal de middelbare fout, zijn dus de verschillen tusschen de aaltjes, die van biet, haver en tarwe afkomstig waren, wat betreft hun aantastingsvermogen, niet van erfelijken, doch van toevalligen aard.

In een tweede reeks van proeven werden dezelfde 3 reeksen ingesteld, nu elk van 80 potten, waarin achtereenvolgens gezaaid werden: erwten, tarwe, tarwé, biet, gerst, en dan nog 4 maal erwten. Daar behalve in één geval nooit larven in erwten geconstateerd werden, blijven slechts over tarwe, tarwé, biet en gerst. De uitkomsten op dezelfde wijze als in de 1e reeks van proeven omgerekend, leerden, dat men althans bij het onderzochte materiaal van *Heterodera Schachtii* niet tot erfelijke verschillen voor het aantastingsvermogen mag besluiten.

Dat deze 3 populaties gelijk zijn, leert niets omtrent de wijze van voortplanting (p. 288). En daar deze van grooten invloed is op de gevolgen der overerving bij genotypisch ongelijk materiaal, is de kennis van de wijze van voortplanting van groot belang in verband met het vraagstuk van mogelijke genotypische verschillen bij de biologische rassen. Wel ziet men bij de landvormen in tegenstelling met de zoetwater- en marine-nematoden, een overgang van bisexuele voortplanting via hermaphroditisme (proterandrische wijfjes) tot parthenogenese, doch bij *Heterodera Schachtii* is hieromtrent niets zekers bekend en daar een onderzoek langs cytologischen weg weinig belooft, blijft een oplossing langs den weg der selectie alleen over (l.c., p. 269-273).

HORNBURG (1928, p. 299; zie ook p. 264-265; 267-268; 288)

onderscheidt nu de volgende mogelijkheden: „Wenn verschiedene Populationen ein und derselben Tierart für eine bestimmte Eigenschaft sich als phaenotypisch gleichwertig erweisen, dann kann rein theoretisch folgende Fortpflanzungsart zu Grunde liegen:

1. Parthenogenese oder Selbstbefruchtung. Die Populationen müssen in diesem Falle auch genotypisch gleichwertig sein, weil sich sonst verschiedene Spezialrassen hätten bilden müssen.
2. Es liegt Fremdbefruchtung vor:
 - a. bei gleichem Genotyp für die geprüfte Eigenschaft: Selektion muss ohne Erfolg bleiben.
 - b. bei erblichen Unterschieden für die Eigenschaft: Selektion muss zum Erfolg führen.

Auf alle Fälle sind Inzuchtversuche das einzige Mittel, das uns einen tieferen Einblick in den Genotyp von *Heterodera Schachtii* gestattet”.

Bij 1 van het bovenstaande valt op te merken, dat in andere gevallen wel verschillen in de populaties optreden; zijn deze gemengd, dan zijn ze door één selectie te scheiden, en blijven elk voor zich constant (zooals de biotypen bij de roest), als men natuurlijk mutatie uitsluit en bij zelfbevruchting spontane of kunstmatige vreemde bevruchting voorkomt (l.c., p. 265). En over *Heterodera Schachtii* zegt HORNBERG (1928, p. 267): „Denn wären, . . . , bei unserem Schädiger Selbstbefruchtung oder Parthenogenese als ausschliessliche Fortpflanzungsart vorherrschend, dann *müssten* je nach der Wirtspflanze *scharf spezialisierte Typen* mit streng erblicher Konstanz vorliegen, die, wenn man sie aus der Population isolierte, die Verschiedenheit ihrer Reaktionsnorm deutlich zeigen müssten”. Daar dit in het onderzochte geval niet zoo was, moeten dus de 3 populaties genotypisch gelijk zijn, en dan is selectie zonder gevolg (l.c., p. 288).

Alle mogelijkheden in het door HORNBERG bestudeerde materiaal overziende, kon hij dus concludeeren (p. 288), dat als selectie positief werkte, hij mocht besluiten tot vreemde bevruchting, was de selectie zonder uitwerking, dan was er of parthenogenese enz. of vreemde bevruchting van homozygoten.

Bij *Heterodera Schachtii* is directe selectie door den onderzoeker onmogelijk, hij kan slechts langs indirecten weg door inteelt (d.w.z. door steeds in dezelfde plantensoort te kweken) de bevruchting in een bepaalde richting dringen, aangenomen, dat de smaakonderscheiding werkelijk op erfelijke verschillen berust (l.c., p. 268). Berustte dit op één gen, dan zouden de 3 populaties in dit opzicht homozygoot zijn en zou selectie zonder

uitwerking zijn. Berust het op meerdere genen, dan kan selectie resultaat hebben (p. 289).

Bij deze inteeltproeven werden 3 reeksen gemaakt van biet, haver en koolzaad. Telkens één cyste werd gebruikt ter infectie van dezelfde plantensoort, welke ook de cyste geleverd had. Ze werden eerst onderzocht als de cysten groot waren. Na een zeer groot aantal generaties zou men bij inteelt practisch nog slechts met homozygoten te doen hebben, omdat door bastaardsplitsing de homozygoten van generatie op generatie toenemen. De tijd van het onderzoek was echter te kort om over veel generaties te experimenteren; er werd gedurende slechts drie generaties op eenzelfde plant verder gekweekt. Met de derde generatie werden weer infectieproeven gedaan op andere planten, waarvan het resultaat, in verhoudingsgetallen op een basis van 100 voor biet, in de volgende tabel is vastgelegd (l.c., p. 296).

Infectie-plant	Bieten-reeks	Koolzaad-reeks	Haver-reeks
Tarwe	16,56	16,31	21,19
Biet.....	100,00	98,00	89,19
Gerst.....	19,88	21,50	27,50

Uit berekeningen bleek, dat de haver-reeks aan tarwe ± 30 % sterker aantasting, aan gerst ± 35 % sterker en aan bieten 12 % zwakker aantasting geeft dan de biet- en koolzaad-reeks. Dus bij degenen, die op haver gekweekt zijn, had na de derde generatie een zwakke verschuiving naar een toename van het aantal individuen met de geschiktheid om Gramineae aan te tasten, plaats, hetgeen duidt op de mogelijkheid van selectie, d.w.z. toename van de homozygoten voor Gramineae ten koste der heterozygoten. Er zullen echter nog meerdere proeven gedaan moeten worden om zoover inteelt toe te passen, dat men practisch slechts met homozygoten te doen heeft. Blijkt dit dan tot steeds verder gaande verschuiving te voeren, dan heeft men hier dus het bewijs geleverd, dat de rassen genotypisch verschillen. Het zal bij deze proeven m.i. ook gewenscht zijn om niet alleen het aantal larven in een kiemplant te tellen, maar ook na te gaan of de aantasting werkelijk blijvend is en een karakteristiek ziektebeeld te voorschijn roept.

De tot nu toe besproken gevallen hebben alle betrekking op nematoden. Ook bij andere parasieten komen dergelijke verschijnselen voor. Beschouwen we b.v. den toestand zooals die bij insecten is. Hiervoor is door HOPKINS het bekende „Hopkins

host-selection principle" opgesteld. Hij stelde dit op, op grond van waarnemingen over biologische rassen van *Dendroctonus monticolae* HOPK., die op „mountain pine", „Yellow pine" (*Pinus ponderosa* LAWS.), „lodgepole pine" (*Pinus contorta* LOUD.) en „sugar pine" parasiteert, maar bij langdurige vestiging op een van deze, de andere niet meer aantast. Deze hypothese luidt als volgt (geciteerd uit CRAIGHEAD 1921, p. 190):

„Species which breeds in two or more hosts will prefer to continue to breed in the host to which it has become adapted". CRAIGHEAD (1921, p. 219-220) deed proeven met Cerambyciden en wel met 14 insektensoorten en 21 plantensoorten. In bijkans al deze soorten toonden de volwassenen een duidelijke voorliefde voor de plant, waarin zij zich als larven gevoed hadden, tenzij een te geringe hoeveelheid of een ongunstige toestand van deze plant hen afschrikten. Echter was er een belangrijke variatie in de mate van voorkeur voor de oorspronkelijke voedselplant, nl.:

- a. bepaalde soorten kunnen leven in slechts één genus of species van plant, welke zij dus uitkiezen;
- b. bepaalde soorten, vooral die, welke in de natuur op een groot aantal gastheeren leven, kunnen gedwongen worden een nieuwe waardplant aan te nemen;
- c. bepaalde soorten, vooral degene, die in een groote variatie van gastheeren kunnen leven, vertoonen weinig voorkeur bij de keuze van gastheeren;
- d. bepaalde soorten, die in de natuur op een groote variatie van gastheeren leven, vertoonen voorkeur voor sommige van deze.

Bij pogingen om volwassen individuen op een nieuwe plant over te brengen, vond hij in den regel een hoog sterftecijfer, in het bijzonder als de kevers eieren op de plant moesten afzetten, dikwijls was er totale sterfte; larven lieten zich in den regel met meer succes overbrengen op een nieuwe plant.

Indien we dit aan selectie mogen toeschrijven, zouden we hier kunnen denken aan het te gronde gaan van die larven uit de populatie, die geen gen voor de nieuwe gastheerplant hebben.

Gelukt de overbrenging op een nieuwe voedselplant, dan vertoonen de volwassenen, die uit deze larven komen, voorkeur voor die voedselplant. Voortgezet kweken in één en dezelfde gastheerplant verhoogt de voorkeur voor die plant. We zouden hier kunnen denken aan inteelt. Daarnaast kunnen ook andere factoren een rol spelen bij de voedselplantkeuze, zoo kan aan een anders minder verkoren plant in goede conditie de voorkeur gegeven worden boven de anders meer verkoren plant als die in slechte conditie is; verder zal een volwassen wijfje voor de ovi-

positie een minder gewilde plant kiezen, als er van de meest verkoren plant niet voldoende hout voor ovipositie is.

CRAIGHEAD zelf meent, dat enkele individuen van een bepaalde soort gedwongen kunnen worden een nieuwe plant aan te nemen, waardoor na eenigen tijd een nieuw ras kan ontstaan, dat fysiologisch verschilt van de oorspronkelijke soort en misschien ook morfologisch.

Hoewel de volwassenen voorkeur hebben voor een bepaalde plant, is deze soms niet bereikbaar en daar het instinct tot ovipositie zeer krachtig is, worden eieren in een andere plant afgezet. Zeer vaak echter heeft er zeer groote sterfte onder de larven plaats. Dit is de reden, dat er in de natuur relatief weinig vormen voorkomen, die tot fysiologische variëteiten behooren, enz.

Daar dus volgens CRAIGHEAD de keuze der volwassen dieren bepaald wordt door de omstandigheden tijdens het larveleven, zou men kunnen denken aan een zuiver somatisch gebeuren, doch daar hij verhooging der voorkeur vermeld door het leven in dezelfde plant gedurende een aantal generaties, moeten we met THOMPSON and PARKER (1928, p. 359) wel invloed van de uitwendige omstandigheden op de geslachtscellen aannemen en dus erfelijkheid van verworven eigenschappen.

Daar erfelijkheid van verworven eigenschappen onbewezen is, is men geneigd de gevallen, waarbij „Hopkins host-selection principle” gevolgd wordt, anders te verklaren, nl. door selectie in heterozygote gemengde populaties, die door inteelt bastaardsplitsing vertoonen.

Indien een parasiet op een nieuwen gastheer overgaat moet het vermogen om hierop te parasiteeren al genotypisch in de parasiet aanwezig zijn, indien men niet een mutatie wil aannemen.

THOMPSON and PARKER deden ook zelf onderzoekingen op dit punt, nl. met *Pyrausta nubilalis* HÜBN. Deze soort is zeer polyphag, doch op sommige plaatsen tast zij, afgezien van andere planten, van *Zea mays* en *Artemisia vulgaris* L., alleen mais aan, op andere plaatsen alleen *Artemisia*. Op plekken, waar dit het geval was en waar deze toestand reeds lang bestendig was, was er kans op 2 rassen van *Pyrausta*, die weinig kans gehad hadden om zich te vermengen. Ze brachten, met inachtneming van vele voorzorgen voor een juiste proefneming (beide planten in gelijke omstandigheden, bladoppervlak in verband met ovipositie van beide ongeveer gelijk; alle eieren om de paar dagen verwijderd en geteld) exemplaren van het *Pyrausta*-ras van *Artemisia* afkomstig in een kooi met een maisplant en een *Artemisia*-plant, het resultaat was, dat het *Artemisia*-ras geen duidelijke voorkeur bleek te hebben daarvoor. Bij dezelfde proeven met het mais-ras

werden echter de meeste eieren op mais afgezet. Worden ook de aantallen eieren, afgezet op de kooi, enz. in rekening gebracht, dan blijkt duidelijk, dat *Artemisia* wel een aantrekking uitoefent op de *Artemisia*-stam, doch niet op het mais-ras. Dit is dus in overeenstemming met „the Hopkins host-selection principle”. Doch hetgeen THOMPSON and PARKER constateerden, kan berusten op een somatische eigenschap, immers het imago is niet anders dan de volwassen larve. Indien, zoo redeneeren THOMPSON and PARKER de voorkeur voor een bepaalde plant generatie op generatie vermeerderd werd (waarvan het aantoonen meer bewijzen eischt dan tot nu toe gegeven zijn) door het leven op die plant, zouden we nauwelijks kunnen verwachten, dat het *Artemisia*-ras eenige voorliefde voor mais zou kunnen vertoonen. Volgens hen wijst dan ook deze, door de mais uitgeoefende, aantrekking er op, dat de voedselkeuze bij dit insect primair beheerscht wordt door erfelijke factoren.

CHANDLER (1923) houdt zich bij zijn beschouwingen vooral bezig met parasieten (zoowel Protozoa als Metazoa) van mensch en dier, waar ook voorkomt toenemende aanpassing aan een bepaalde gastheer in den loop van enkele generaties (p. 326). Onder de wormen zouden z.i. exemplaren van verschillende gastheeren kunnen blijken te zijn „acclimatised races of a single species” (p. 328). Naast zgn. somatische acclimatisatie onderstelt hij ook de mogelijkheid van selectie. Na een uitgebreid overzicht van de literatuur concludeert CHANDLER (p. 333-334): „It is probable that all parasites, whether arthropod, helminth or protozoan, undergo slight physiological changes in order to become acclimatised to different kinds of environment. These physiological changes may have to be present before the new environment can be invaded at all or they may be developed in response to the altered environment after exposure to it. Physiological changes inevitably go hand in hand with morphological changes, although the latter may or may not be obvious.

In considering the possible mechanism by which these physiological and morphological alterations are brought about, and by which they become progressively more fixed and more distinct in the course of continued exposure, generation after generation, to altered environmental conditions, it is necessary at the outset to distinguish between somatic acclimatisation and genetic modification. The instances mentioned above among metazoan parasites of modification on exposure to altered environment are clearly genetic in nature, since they occur among sexually reproducing organisms. Among Protozoa the possibility

exists that some of the modifications displayed in different environments may be due to non-heritable somatic alterations'', zoo- als de weerstand tegen giften, die in geleidelijk vergroote doses worden toegediend aan zich asexueel voortplantende organismen; hier is wel geen selectie en isolatie van een immuun ras, wat wel het geval is, als zoo'n parasiet ineens aan een lichaamsvloeistof van een ander dier wordt blootgesteld. CHANDLER vervolgt dan (p. 334):

„There are, in fact, a number of good reasons for believing that the differentiation of physiologically distinct races of protozoa is due to a process of selection of genetic races rather than to somatic acclimatisation''. Hij voert hier o.a. als reden aan, dat hoewel sexueele voortplanting in de meerderheid van de gevallen bij parasitische protozoa niet geconstateerd is, toch een proces equivalent met sexueele voortplanting, nl. autogamie of endomixis, bijna zeker voorkomt.

„If this is correct then the hostal races of protozoan parasites as well as of metazoan parasites are to be regarded as genetic in nature. Most instances of the development of differentiated strains of asexually multiplying protozoa are undoubtedly due to genetic differences, since such strains are distinguishable from each other, even when environmental conditions are varied,’’ besluit CHANDLER (p. 335).

Bezien wij thans de opvattingen omtrent de biologische rassen bij de fungi, waar men het verschijnsel van physiologische specialisatie aantreft, vooral bij Uredineae (roest), Ustilagineae (brand), Erysiphaceae (meeldauw), Claviceps (moederkoorn), Rhizisma.

Bij de Puccinia-soorten onder de Uredineae is dit zeer grondig bestudeerd. ERIKSSON (1894) was de eerste, die deze physiologische specialisatie uitvoerig beschreven heeft. De vormverscheidenheid binnen de soort zou niet zoozeer gelegen zijn, noch in bepaalde opvallende uiterlijke, noch in fijnere morphologische kenteekenen, doch daarin, dat de ziekte door infectie met Uredosporen van een bepaalde grassoort slechts op planten van dezelfde grassoort en in den regel niet op andere grassoorten werd overgebracht (l.c., p. 292). Hij onderscheidt dan binnen elke soort eenige „specialisierte Formen'' of „formae speciales'', die elk op één of op een klein aantal planten kunnen leven (p. 292-293, 327-330). Eén dezer vormen (l.c., p. 299-300, zie ook p. 326), die ook nog wel eens op de andere planten overgaat in tegenstelling met de andere formae speciales, doet er aan denken, dat dit de oorspronkelijke zou kunnen zijn (die vorm is dan ook al van ouds bekend, de ziekten der andere gewassen zijn van meer recenten

datum bekend), waaruit de andere zich langzamerhand ontwikkeld zouden hebben; uit den gemeenschappelijken oorsprong zouden door aanpassing aan de verschillende planten de „specialisierte Formen” verschillende biologische eigenschappen aangenomen hebben. Hoewel ERIKSSON (p. 300) het belang van voortgezette proeven met zuiver materiaal betoogt, meent hij uit de gedane proeven te mogen besluiten, dat het schijnt, dat de vorm, nadat zij eenmaal op een andere waardplant is overgegaan en zich tot een bepaalden vorm gefixeerd heeft, geen vermogen meer bezit, tot de oorspronkelijke plant terug te keeren (zie ook citaat uit MAGNUS op p. 328 voetnoot, die ook spreekt van zich gewennen aan een bepaalde plant). MAGNUS (citaat uit Stakman 1914, p. 8, 25) onderscheidde „Gewohnheitsrassen” (adaptive races) van „biologic forms”, de eerste vertoonen alleen verschil in infectie-vermogen, de laatste zijn vastgelegd; een langdurige associatie met één waardplant zou de ontwikkeling van „Gewohnheitsrassen” tot „biologic forms” meebrengen.

Later heeft ERIKSSON (1902, citaat uit STAKMAN 1914, p. 8) het aldus uitgedrukt, dat als een nieuwe waardplant in groote getale aanwezig is, en klimaatfactoren gunstig zijn, roestvormen zich veranderen ten gunste van de nieuwe waardplant, de nieuwe roest-vorm wordt afgescheiden van zijn zuster-vormen en wordt „scharf fixiert”. De specialiseering zou dus niet uit de parasiet zelf voortkomen, doch in een bepaalde richting gestuurd worden door uitwendige omstandigheden (plant, klimaat). Andere onderzoekers kwamen dan ook tot de opvatting van „bridging species” (STAKMAN, 1914, p. 9). Een enkele onderzoeker vond geringe neiging tot adaptatie (p. 26).

Zeer nauwkeurige en uitgebreide proeven zijn in latere jaren gedaan o.a. door STAKMAN en zijn medewerkers.

STAKMAN (1914, p. 10) concludeerde uit de literatuuropgaven: „If these forms are merely adaptations it ought to be possible to change their parasitic tendencies by restricting or changing their environment. It ought to be possible to break down the biologic forms under conditions abnormal for host or parasite”, en verderop op deze bladzijde: „It is important to know if they can be broken down by means of a high degree of soil-fertilization, if they become generalized by growing on the alternate host, and if they adapt themselves readily to new hosts”.

De infecties werden uitgevoerd met roest, dat eerst minstens 20 generaties op de eigen plant voortgekweekt was, ten einde zeker te zijn van de gewenschte „biologic form” (p. 10). Wel was vaak overbrenging op andere planten mogelijk, doch dan was nog al eens de geïnfecteerde plant niet op dezelfde wijze ziek als door

de in de natuur op haar voorkomende roest (p. 12-13, 15, 20), nog al eens had bemesting, blootstellen aan aether of chloroform enz. merkbaren invloed op de infectie (p. 17, 20, 27-28). Ook door overbrenging op Berberis schijnt het infectievermogen niet uitgebreid te zijn, m.a.w. de biologische vormen vertoonen daarna geen duidelijke verandering (p. 25, 28). Als resultaat van zijn proeven vermeldt STAKMAN (p. 27), dat door voortkweeken van een bepaalden roestvorm op een andere plant gedurende vele opvolgende generaties „the rust adapts itself somewhat to its new host and loses, at least to a slight degree, its power to infect the original host. It would no doubt require a very long period of time to fix this character in the plant to such a degree as to make it a new biologic form. But there is very evidently such an adaptational tendency. It must be noted, however, that this new character is not so firmly fixed that it cannot be overbalanced by environmental factors. The experimental production of new forms is apparantly possible, but a long period of time is required”.

STAKMAN and PIEMEISEL (1917) vonden, dat de verschillende biologische vormen van Puccinia elk op een groot aantal planten als b.v. op wilde grassen kunnen leven, daarbij zijn gemeenschappelijke waardplanten, waarop echter het ziektebeeld der verschillende vormen soms duidelijk uiteenloopt (p. 488, 491-492). Verschillende „strains” van denzelfden biologischen vorm verschillen in virulentie op dezelfde gastheerplant, doch de verschillen in virulentie zijn in den regel slechts in „degree”.

Indien de algemeene opinie waar is, „that either the newly developed resistant variety loses its resistant quality or that the particular rust in question adapts itself to the new variety”, dan geldt volgens STAKMAN, PARKER and PIEMEISEL (1918, p. 111): „There are two main possibilities, besides mutation, as far as the rust is concerned. It is possible to assume that a highly resistant variety may occasionally be weakly infected by the rust and that, as a result of its sojourn on the host, the rust acquires additional virulence, thus enabling it to infect the variety with progressively greater ease. If this assumption be true, the degree of virulence of a rust on a particular cereal variety should be directly proportional to the length of its association with that variety, or a physiologically similar one. The second possibility is that the rust may be changed by a closely related host variety, species, or hybrid”. Het resultaat der vele infectieproeven was, dat er ook onder hybriden geen „bridging host” was; door overbrenging op andere planten werd de biologische vorm, waarmee geëxperimenteerd werd, niet veranderd, er was geen toename in virulentie door de roest op een bepaalde plant voort te

kweken, noch toenemende vatbaarheid van resistente variëteiten. Wel kan een resistente variëteit elders niet resistent zijn, doch dan is daar „the strain of rust” een andere (p. 120). Zij besluiten (p. 121): „It has not been possible to build up resistance within a susceptible line by continuous selection nor to isolate resistant plants from such a line”.

STAKMAN, PIEMEISEL and LEVINE (1918) deden infectieproeven voornamelijk met *Puccinia graminis tritici* en *secalis* en wel met zoo veel mogelijk „strains”, daar deze eenigszins zouden kunnen verschillen. Bij hun infectieproeven moest nauwkeurig toegezien worden, dat zij uitgingen van een zuiveren „biologic form” en dat toevallige infectie uitgesloten was (p. 225–226). Deze beide genoemde „biologic forms” hebben vele gemeenschappelijke waardplanten, doel van het onderzoek was na te gaan of deze hen al of niet één zouden maken, doch hun onderzoekingen toonden niets in deze richting (p. 246, 247). Met vatbare en immune soorten in éénzelfden planten-genus werden proeven gedaan om de waarheid van de veronderstelling der „bridging species” te toetsen, doch met negatief resultaat (p. 247–248). Onderzocht zou worden of de virulentie van roest toeneemt, bij voortdurend kweken op een plantensoort, waarvan de individuen een verschillende vatbaarheid vertoonen, zooals uit de adaptatie-opvatting zou moeten volgen. Op grond van hun langdurige proeven concludeerden zij (p. 245): „that if bridging and adaptation do occur, they occur rarely”; practisch is de mogelijkheid van plotselinge of zelfs geleidelijke veranderingen uit te sluiten. Zij achten het niet uitgesloten, dat vroegere onderzoekers, die tot het denkbeeld van „bridging species” kwamen, gewerkt hebben met een mengsel van biologische vormen, omdat die op een enkele plant naast elkaar kunnen voorkomen (p. 222, 246). „The biologic forms obtained have remained pure and fixed after having once been isolated”, zooals bleek uit proeven, die over jaren liepen. Bezie men alleen de resultaten over een korte tijdsperiode, dan kan het schijnen, dat er duidelijke verschillen in de verschillende „strains” van denzelfden „biologic form” zijn, doch deze verschillen blijken bij voortzetting der proeven vaak een gevolg te zijn van toevallige omstandigheden (p. 245, 247). „Although it is possible that rusts may change and new biologic forms may develop, it seems more probable that the change is either a very gradual one, extending over long periods of time, or that they change by mutation” (p. 246), doch noch van mutatie noch van een geleidelijke verandering was bij hun proeven iets te bemerken. „The writers unsuccessfully tried to get evidence of such adaptation. Hybridization may possibly account for some unexplained

phenomena and deserves investigation. It still seems probable that rusts may change as a result of selecting strains from a given biologic form" (p. 246), doch daar hiervoor geen positieve aanwijzingen zijn, schijnt het, dat „biologic forms" eenigszins analoog zijn aan „pure lines in genetics".

Pogingen van STAKMAN and LEVINE (1919, p. 75) om de verschillende „biologic forms" van *P. graminis* te splitsen in een aantal verschillende „morphological strains" door ze langdurig op verscheidene gastheerplanten te kweken, mislukten. Zij concludeerden dan ook: „that *P. graminis* is quite stable and cannot be expected to change rapidly. This is true both of its parasitic capabilities and of its morphologic characters" (p. 75).

Het artikel van STAKMAN, LEVINE and LEACH (1919) bevat de voorloopige mededeeling van het ontdekken van vele vormen, die alle op *Triticum* parasiteeren, doch uiteenloopen in het aantastingsvermogen van de vele variëteiten van *Triticum*. Het verschil in vatbaarheid van een bepaald plantenras in verschillende streken, verklaren zij niet uit milieu-factoren, doch uit de veelheid van „biologic forms" van de roest (p. 105).

STAKMAN, LEVINE and BAILEY (1923) brachten de voorloopige mededeeling van de ontdekking van 4 en misschien 5 „biologic forms" binnen *Puccinia graminis avenae* ERIKSS. & HENN. Deze vormen zijn klaarblijkelijk constant. Bij de infectie-proeven moeten natuurlijk vermeden worden ongunstige omstandigheden, die de ontwikkeling van de roest benadeelen: „this variation, however, does not indicate any change in the genotypic constitution of the rust forms, but is only the temporary result of environment" (p. 1015). Ook hier is de geographische verspreiding der vormen verschillend, doch op één plaats kunnen meerdere naast elkaar voorkomen, zelfs op één plant.

HARRINGTON and AAMODT (1923, p. 994), die kruisingsproeven deden met 2 variëteiten van *Triticum*, die resistent resp. gevoelig voor een „biologic form" van *Puccinia graminis tritici* waren en wederkeerig gevoelig resp. resistent voor een andere „biologic form" van deze roest, zeiden: „as different biologic forms differ in their parasitizing capabilities on the same varieties of wheat, their genetic constitution cannot be the same".

BAILEY (1925) vond bij een verder onderzoek van de „physiologic forms" van *Puccinia graminis avenae* niet alleen verschillen in het aantastingsvermogen van verschillende haver-variëteiten, doch ook in de snelheid van vorming van teliosporen, en ook in morfologische kenmerken. Naar aanleiding van infectieproeven op grassen met Amerikaansche vormen in vergelijking met Zweedsche en Z. Afrikaansche, zegt hij: „If physiologic forms

arise through adaptation, as is sometimes postulated, the foreign forms might be expected to react differently from our native forms on our native grasses, but they did not" (p. 23). Vermeldenswaard is ook, dat sommige grassoorten zeer variabel waren in hun aantastingsmogelijkheid, waarschijnlijk is dit te danken aan heterozygotie van die grassoort (p. 23).

QUANJER (1928, p. 253-254), die zooals reeds vermeld is, de meening is toegedaan, dat biologische rassen adaptaties zijn en op den duur wel op andere gastheeren kunnen overgaan, maakt voor de fungi een uitzondering: „The parasitism of the Uredinales, Erysiphaceae and Peronosporaceae is of quite another type to that of the eelworms and bacteria described above. The rusts, powdery mildews and downy mildews are obligate parasites; their contact with the protoplasts of their hosts is a very intimate one, and their faculty of distinguishing generic and specific peculiarities is not only highly developed but also hereditarily fixed. Whereas the number of known hosts of parasitic eelworms and of brown-rot bacterium is steadily increasing, the rusts, powdery mildews and downy mildews are split up into physiologically and morphologically distinct entities, narrowly and constantly limited to one or a few nearly allied species or varieties of hosts", en verderop (l.c., p. 255): „It may be concluded from the foregoing that the biologic forms of rusts and powdery mildews must be recognized as species, and that they are resistant to the modifying action of „bridging hosts", in contrast to the above mentioned specialized eelworms and bacteria, the parasitism of which is liable to modification by „bridging hosts" and other influences". Alleen bij „fungi with rather specialized, but not obligate parasitism" zouden „bridging hosts" bestaan en ook het verschijnsel van toenemende virulentie en nieuwe morphologische kenmerken.

Volgens HORNBERG (1928, p. 261) mag men hetgeen bij nematoden voorkomt alleen dan met roest vergelijken als bij de eerstgenoemden "autogamie" of parthenogenese voorkomt of als bij bisexualiteit panmixie der rassen uitgesloten is. Verder is er dan volgens HORNBERG (1928, p. 266) dit verschil, dat de „Reaktionsnorm" (zich in ons geval uitend in het aantal plantensoorten, welke aangetast kunnen worden) bij de aparte biotypen van de Uredineae of Erysiphaceae zeer beperkt is, terwijl de hogere planten en dieren, met asexueele vermenigvuldiging en zelfbevruchting, dank zij hun meer ingewikkeld soma, een verandering der „Reaktionsnorm" vertoonen.

Als bij roest alleen vegetatieve voortplanting voorkomt, zou

men hier geen specialisatie door middel van selectie kunnen hebben, wel echter kunnen dan mutaties voorkomen en hier ook adaptatie, die generatie op generatie sterker wordt. Dit is juist het tegengestelde van de opvatting, die QUANJER is toegedaan, die bij schimmels juist meent, dat de physiologische verschillen erfelijk vastgelegd zijn en men daarentegen bij nematoden adaptatie heeft.

Ook STAKMAN staat in de latere jaren op het standpunt, dat men de biologische rassen van roest als genotypisch verschillend moet beschouwen, daar het niet gelukt aanpassingen aan gastheerplanten, die door andere biologische rassen aangetast worden, te verkrijgen.

GOLDSCHMIDT (1928, p. 7-12) becritiseert: de argumenten der „Gewöhnungstheorie” in het bijzonder van hen, die schimmels onderzocht hebben, nl. de mogelijkheid om de sporengrootte experimenteel te veranderen, hetgeen door anderen ontkend wordt; het argument der „bridging species”, waarvan de foutenbron ontdekt is; het argument van de gemakkelijke omvorming van een schimmel, zonder echter na te gaan of het terugvoeren niet ook mogelijk was; het argument van het verlies van of het achteruitgaan van het infectievermogen van andere planten na zeer langen tijd op een enkele plant gekweekt te zijn, is niet steekhoudend, omdat er ook andere mogelijkheden van verklaring zijn, bijv. selectie uit een mengsel van een slecht aangepaste plurivore en een beter aangepaste gespecialiseerden „vorm”, dan wel door selectie uit een mengsel van een plurivoren vorm en een „mutatie”. Bij de schimmels zijn echter de begrippen modificatie en mutatie wel eenigszins anders van inhoud, dan bij de hogere organismen; de schimmels gelijken in vele opzichten in hun gedrag op de bacteriën. Wil men het vraagstuk der specialiseering bij de schimmels op één lijn stellen met die bij de bacteriën, dan moet men ook daar de „biologische Arten” als „Dauermodifikationen” beschouwen.

GOLDSCHMIDT (1928, p. 6) voert tegen dergelijke conclusies als van STAKMAN aan, dat men alleen dan met zekerheid van een verschillend genotype en van constantheid kan spreken, „wenn das Merkmal den Sexualakt überdauert hat”. Men kan hier dus ook niet zonder meer vaststellen of men met een echte mutatie of modificatie (bijv. een „Dauermodifikation”) te doen heeft.

Echter zou bij fungi bastaardeering ook mogelijk kunnen zijn, b.v. door copulatie van + en — myceliën b.v. bij *Mucor* (Blakeslee) of anastomeering van vegetatieve hyphen b.v. bij *Helminthosporium* (Drechsler).

Ook door STAKMAN, LEVINE and LEACH (1919, p. 104-105)

wordt de mogelijkheid van bastaardeering ondersteld voor roest: „A hypothesis that forms may have originated by hybridization on the barberry may be worth investigating. Of course mutation and adaptation must be considered also in any attempt to explain how so many forms originated”. Ter toelichting diene, dat op *Berberis* („barberry”) de aecidiosporen van verschillende „biologic forms” voorkomen.

GOLDSCHMIDT (1928, p. 3 e.v.) wijst er op, dat de biologische soorten bij fungi door sommige auteurs worden opgevat als „Gewöhnung” en als „Dauermodifikationen” als gevolg van den invloed van de gastheerplant, anderen denken aan selectie en mutatie en beschouwen dus de rasverschillen als genotypisch. Hij concludeert (p. 4-5): „Diejenigen Mykologen, die in der Gewöhnung die treibende Entwicklungskraft sehen, sind naturgemäss in erster Linie der Gefahr der Einseitigkeit ausgesetzt. Ihr entgehen aber auch nicht gänzlich die Vertreter der entgegengesetzten Anschauung, die bei der von vorneherein festgelegten Bewertung der biologischen Arten als konstante Genotypen der Möglichkeit blosser Dauermodifikationen keinen Raum geben. Sie übersehen vor allem bei der Unterscheidung zwischen nicht-erblichen Modifikationen einerseits und echten Rassen, bzw. Mutationen andererseits die Wichtigkeit des Sexualaktes als Kriterium für die Konstanz. Denn erhält sich die zu prüfende Eigenschaft über einen oder mehrere Sexualakte, so ist eine gewisse Gewähr für die genotypische Bedingtheit des Merkmals und damit ein praktisch brauchbarer Ersatz für die meist nicht durchführbare Bastardanalyse gegeben.”

GOLDSCHMIDT (1928, p. 12) zegt: „Die Gewöhnungstheorie von KLEBAHN, E. FISCHER u.a. kann zwar alle Tatsachen einfach erklären, aber die Ergebnisse können auch ganz anders gedeutet werden; ihre Voraussetzung, die grosse Rolle der Gewöhnung, ist unbewiesen. Der Standpunkt der Vererbungswissenschaft, für den die biologischen Arten Genotypen sind, ruht zwar auch auf unbewiesener Grundlage, aber seine Theorie steht in gutem Einklang mit unserer Auffassung von Evolution. Er erklärt die Tatsachen gleichfalls ungezwungen, berücksichtigt jedoch bisher das abweichende Verhalten der Pilze von den höheren Pflanzen zu wenig”.

Om nu te weten of biologische rassen inderdaad genotypisch verschillend zijn, welke vraag dus tot het kernprobleem van de specialiseering behoort (p. 4), deed GOLDSCHMIDT proefnemingen met *Ustilago violacea* Pers., die ook physiologische specialisatie vertoont (de proeven geschieden met 4 van deze vormen) en waarbij copuleerende sporidiën voorkomen. Uit de brandspore,

die zich in het dichte mycelium van de antheren gevormd heeft, kiemt een meest viercellig promycelium. Uit iedere cel ontstaat een sporidie, die door haar vermogen tot copulatie het karakter van een gameet heeft.

KNIEP toonde aan, dat de sporidiën in twee physiologisch streng gedifferentieerde geslachten A en a uiteenvallen, die steeds uit een spore door reductiedeeling ontstaan.

Het doel van GOLDSCHMIDT (p. 15-16) was nu eerstens de mogelijkheid tot onderlinge bastaardeering der verschillende biologische rassen te onderzoeken en ten tweede, als deze mogelijkheid aanwezig is, een erfanalyse van de bastaarden te geven, in het bijzonder een analyse van het kenmerk der biologische specialiseering. Inderdaad bleek het (p. 29), dat uit de biologische rassen van *Ustilago violacea* gemakkelijk fertiele bastaarden te kweken zijn en wel op gastheeren, die slechts door één ander aangetast worden, verder bleek ook, dat de bastaardpromyceliën bij relatief regelmatigigen bouw zich door bijzondere celgrootte onderscheidde.

Voor het tweede gedeelte van het onderzoek (nl. de erfanalyse van de bastaarden om te onderzoeken of de biologische specialiseering een genotypisch kenmerk is), werden nu terug-kruisingen van geïsoleerde bastaardstammen met de beide ouders gedaan, omdat het aantal geïnfecteerde planten een te onzekere basis geeft voor conclusies uit onderlinge kruising van een bepaalden bastaard.

GOLDSCHMIDT stelde nu voor de te verwachten resultaten het volgende tabelletje *) op (p. 42): als

- | | | | |
|----|-------------------------|--------|---------------------|
| 1. | Bastaard van een a-stam | × mA | op Melandryum. |
| 2. | „ „ „ „ | × sfrA | „ „ |
| 3. | „ „ „ „ | × mA | „ Silene saxifraga. |
| 4. | „ „ „ „ | × sfrA | „ „ „ |

tot resultaat had:

Nr. 1: positief, de sporen kiemden normaal.

„ 2: „ „ „ „ als bastaard.

„ 3: negatief.

„ 4: positief, de sporen kiemden als bastaard;

dan was die bastaard een m_a-stam.

Niet alle te verwachten positieve infecties traden echter als zoodanig op, wat gedeeltelijk aan het weer, gedeeltelijk aan onzuiver zaadmateriaal van Melandryum was te wijten (p. 48), ook

*) N.B. Het ras is met een afkorting van den naam van de waardplant aangegeven; m = Melandryum, sfr. = *Silene saxifraga*. De hierboven als voorbeeld gegeven bastaard van de a-stam is ontstaan als bastaard sfr. × m. Men kan dus de gameet ma of sfrA hebben.

was het aantal proeven nog niet voldoende. Al is hier dus nog geen volkomen positieve bevestiging van de veronderstelling bereikt, deze wordt toch ook niet tegengesproken (p. 62).

Belangrijker dan het uitblijven zonder meer van negatieve resultaten bij de infectie-proeven waren echter de positieve uit de kiemingsbeelden afgeleide bewijzen voor de onderstelling van een eenvoudig Mendelend factoren-paar (p. 64). De promyceliën van den bastaard waren belangrijk grootter dan die van de ouders; door meting van de promyceliën kon men dan uitmaken of men met een zuiver ras of met een bastaard te doen had. Uit deze meting bleek inderdaad, dat uit de bastaard $sfrA \times ma$ beide ouders in beide geslachten zuiver uitsplitsten; dit bewijst dan ook, dat de physiologische specialisatie der beide rassen op één Mendelend gen berust (p. 65). Dit zuiver uitsplitsen zou m.i. nog in meer gevallen beschouwd moeten worden dan hier gebeurd is. Toch schijnt dit wel de weg, waarlangs men op den duur tot oplossing van het probleem zal kunnen komen. Naast dezen vorm trad ook het verschijnsel der „Dauermodifikationen” op (p. 76). Echter is „die Eigenschaft der Spezialisierung ausschliesslich im Kern lokalisiert. Das Mendeln des Spezialisierungsmerkmals und die Einflusslosigkeit des Plasmas auf die Spezialisierung bei *Ustilago violacea* lehrt, dass für die Artenentstehung pilzlicher Parasiten nicht ohne weiteres eine andere Gesetzmässigkeit in Anspruch genommen werden darf als für höhere Pflanzen” (p. 77).

Hoewel het probleem der biologische rassen van *Tylenchus devastatrix* KÜHN nooit van den genetischen kant is beschouwd, is uit de voorafgegane mededeelingen wel gebleken, dat men bij de biologische rassen van verscheidene andere parasieten steeds meer neigt tot het aannemen van selectie en genotypische verschillen.

Hoewel hij nog niet tot volledig bevredigende uitkomsten kwam, heeft HORNBURG toch deze kwestie al van dit gezichtspunt uit aangepakt bij *Heterodera Schachtii*, waar hij over drie generaties inteelt toepaste, en al een kleine verschuiving vond naar een toename van het aantal individuen met de geschiktheid om Gramineae aan te tasten bij degene, die van haver afkomstig waren.

Bij insecten zien we, dat eveneens in deze richting naar een oplossing gezocht wordt, nl. door THOMPSON and PARKER; deze concludeeren uit het feit, dat het *Artemisia*-ras van *Pyrausta nubilalis* HÜBN. na langen tijd op *Artemisia* geleefd te hebben niet meer voorkeur voor deze plant vertoont dan voor maïs, terwijl, indien men het maïs-ras beide planten aanbiedt wel voorkeur voor maïs bestaat, men hier met een erfelijk bepaalde eigenschap

te doen heeft; immers, indien er specialisatie door aanpassing was, zou het ras, dat zoo lang op *Artemisia* geleefd had, ook aan deze plant de voorkeur moeten geven.

Ook CHANDLER geeft bij zijn beschouwingen over parasieten van den mensch, zoowel onder de Metazoa als onder de Protozoa, de voorkeur aan een verklaring op grond van selectie boven die van somatische acclimatisatie.

Bij fungi werden o.a. door STAKMAN zeer stabiele rassen door onderzoek geconstateerd, die ook bij langdurig kweken niet in staat zijn zich aan andere planten aan te passen. Dat men bij fungi inderdaad met erfelijke verschillen op het punt van specialisatie te doen heeft, is waarschijnlijk geworden door proeven van GOLDSCHMIDT, die ook rekening heeft gehouden met de noodzaak van sexueele voortplanting om een eigenschap als erfelijk te mogen beschouwen.

Het ligt dus voor de hand bij *Tylenchus devastatrix* de verklaring voor het verschijnsel der biologische rassen ook langs dezen weg te zoeken, te meer waar een verklaring door het onderstellen van specialisatie door geleidelijke aanpassing over verschillende generaties aan een bepaalde gastheerplant het onderstellen van erfelijkheid van verworven eigenschappen met zich mee zou brengen, voor welken vorm van erfelijkheid het bewijs volgens zeer vele onderzoekers niet geleverd is en waar tegenover zij zeer sceptisch staan.

In de eerste plaats mogen wij constateeren, dat de verschijnselen, die door de verschillende onderzoekers waargenomen zijn, en verklaard zijn door aanpassing, enz. zeer goed verklaarbaar zijn vanuit het standpunt, dat de gespecialiseerde rassen door selectie uit een mengsel van genotypisch verschillend materiaal en door mutatie zouden kunnen zijn ontstaan.

Aannemende, dat de proefnemingen der verschillende onderzoekers steeds zuiver geweest zijn, kan men in de eerste plaats de onderzoekingen van RITZEMA Bos beschouwen. In het feit, dat boekweit, na uitzaaiing op grond, die met roggeaaltjes besmet was, het eerste jaar niet ziek werd, het tweede jaar weinig en het derde jaar wel, zag RITZEMA Bos een aanpassing van het roggeras aan boekweit. Met selectie is het echter even goed te verklaren. Nemen we aan, dat hij uitging van een mengsel van homozygoten, die alleen op rogge konden leven, en heterozygoten met het vermogen zoowel op rogge als op boekweit te leven. Deze laatste zullen zeer weinig voorkomen, omdat de homozygoten voor boekweit steeds afstierven, zoolang de aaltjes alleen rogge tot hun beschikking hadden. Toen er echter boekweit

kwam, konden juist deze homozygoten blijven voortleven, zoodra ze door bastaardsplitsing ontstonden. Aanvankelijk zullen ze dus gering in aantal zijn, doch spoedig in aantal toenemen. De homozygoten voor rogge zouden geen schade doen aan de boekweit.

Het door RITZEMA Bos geconstateerde verschijnsel, dat aaltjes beter op uien overgaan dan op een andere plant, zou kunnen wijzen op de aanwezigheid van veel genen voor aantasting van uien in een dergelijke populatie.

Het ook reeds vermelde onderzoek van GOODENY, die verschillende graden van aantasting voor verschillende klaversoorten constateerde, wijst sterk op de aanwezigheid van een populatie, die veel individuen met een gen voor roode klaver, minder met een gen voor een andere groep van klaversoorten, nog minder met een gen voor een derde groep en geen individuen met een gen voor een vierde groep bevatte.

In de gevallen door HODSON beschreven, werd vaak geëxperimenteerd met rassen, waarvan zeker was, dat ze zeer langen tijd op eenzelfde plant geleefd hadden; dat ze niet op andere planten overgingen kan er dus op wijzen, dat men hier door inteelt homozygoten verkregen had.

Ook de resultaten van de proefnemingen van VAN SLOGTEREN zijn te verklaren door aan te nemen, dat hij werkte met aaltjes uit narcissen zonder genen voor hyacinthenaantasting en omgekeerd. Dat hier geen aanpassing plaats had, blijkt wel uit het feit, dat narcissenaaltjes, die door inspuiting gedwongen waren op hyacinthen te leven, toch het vermogen behielden om later weer narcissen aan te tasten.

Het door QUANJER beschreven niet gespecialiseerde ras van aaltjes, die in inheemsche wilde planten in grasland en op boschgrond voorkomen, is als een zeer gemengde populatie met vele hybriden op te vatten. Daar hier zeer veel verschillende planten naast en door elkaar groeien, is er dus voldoende mogelijkheid voor de populatie om gemengd te blijven. Aaltjes, die gedurende 5 generaties op aardappelen gekweekt waren, behielden volgens QUANJER het vermogen om nog andere planten aan te tasten. Hij ging echter niet na, zooals HORNBURG dit deed, in hoeverre hier het aantastingsvermogen voor andere planten verminderde in vergelijking met dat voor aardappelen in den loop van deze 5 generaties. Er kon dus door QUANJER niet geconstateerd worden in hoeverre inteelt hier invloed had.

Ook het geval van *Heterodera Schachtii* door TISCHLER beschreven en door STEINER gebruikt als een argument tegen het bestaan van selectie, schijnt mij vanuit dit standpunt geenszins onverklaarbaar; men zou hier immers, zooals ook door NILSSON-

EHLE werd opgemerkt, te doen kunnen hebben met aaltjes, die het vermogen hebben zoowel *Circaea lutetiana* als *Circaea intermedia* aan te tasten, echter met een voorkeur voor de eerste.

Uit het voorgaande is dus gebleken, dat ook bij *Tylenchus devastatrix* verschillende feiten verklaarbaar zijn, indien men aanneemt met gemengde populaties, soms met zuivere reeksen van biologische rassen van *Tylenchus devastatrix* te doen te hebben.

Blijkbaar moeten we dan echter aannemen, dat hyacinthen-aaltjes geen gen voor aantasting van narcissen hebben en omgekeerd, daar het steeds afzonderlijke vormen blijven.

Hoe moet men zich nu het plotselinge ontstaan van de aaltjes-ziekte der narcissen denken? Immers de ziekte bij de hyacinthen bestond reeds zeer lang, en pas $\pm$ 1910 trad de ziekte bij de narcissen op. VAN SLOGTEREN houdt een „adaptatie en masse” voor onwaarschijnlijk en ook al acht hij het niet onmogelijk, dat op een bepaald moment een nematode zich van het eene gewas ook op het andere begeeft (i.c. van hyacinthen op narcissen), schijnt het hem minder waarschijnlijk, dat ze dan zoo geheel het vermogen zouden hebben verloren het oorspronkelijke gewas weer aan te tasten. Er zijn hier m.i., staande op genetisch standpunt, twee mogelijkheden te onderscheiden:

1e. de narcissenaaltjes zijn door mutatie uit het hyacinthen-aaltje ontstaan;

2e. de narcissenaaltjes zijn door mutatie ontstaan uit een aaltje van een ras, dat de een of andere plant beparasiteert.

Bij de laatste mogelijkheid zou het door VAN SLOGTEREN geopperde bezwaar, nl. het verloren gaan van de eigenschap om de oorspronkelijke gastheerplant aan te tasten, niet aanwezig behoeven te zijn.

Een „adaptatie en masse” lijkt mij ook onwaarschijnlijk.

Een dergelijk geval van het plotseling ontstaan van een ziekte is ook beschreven door RITZEMA BOS voor erwten, waarin in 1901 voor het eerst *Tylenchus devastatrix* opgetreden zou zijn.

Hoe inderdaad de narcissenziekte is ontstaan, is echter niet met zekerheid uit te maken.

Dat het nooit gelukt is hyacinthen met narcissenaaltjes en omgekeerd, typisch ziek te maken, is zooals reeds werd opgemerkt, hieruit te verklaren, dat men door inteelt de individuen met één van deze beide eigenschappen geïsoleerd heeft.

Een gemengde populatie zou kunnen ontstaan, indien op een veld met zieke narcissen na het vrijkomen van aaltjes in de aarde

zieke hyacinthen werden geplaatst, er zouden dan, nadat ook aaltjes uit de hyacinthen in den grond terecht gekomen waren, bastaarden kunnen ontstaan, die misschien in staat zijn beide planten te infecteeren. Zijn deze bastaarden dus b.v. op een hyacinth terecht gekomen, dan zouden dus de aaltjes van deze hyacinth ook narcissen ziek kunnen maken. In een dergelijk geval ligt mogelijk de verklaring van het reeds genoemde geval van de hyacinth E. R. Gertrude, die wel met narcissenaaltjes te infecteeren was, en waaruit de aaltjes later weer narcissen konden infecteeren. Daar men niet geheel zeker was in dit geval met zuiver hyacinthen-materiaal te doen te hebben, zou er, indien er enkele hyacinthenaaltjes in den genoemden bol aanwezig waren, een kruising tusschen deze en de narcissenaaltjes, waarmee geïnfecteerd werd, plaats gehad kunnen hebben; het niet karakteristieke ziektebeeld zou dan ook aan deze bastaard-infectie te wijten kunnen zijn.

Dat op narcissen en hyacinthen wel heterozygoten voorkomen, zou het feit kunnen verklaren, dat het aan RAMSBOTTOM gelukte met aaltjes uit narcissen uien te infecteeren en aan RITZEMA BOS om met aaltjes uit hyacinthen uien en rogge ziek te maken, tenzij we willen aannemen dat het oligophage homozygoten waren. Bastaarden tusschen narcissen- en hyacinthen-aaltjes ontstaan hoogstwaarschijnlijk zeer moeilijk en zelden. Dit verklaart de uitkomsten der proeven van VAN SLOGTEREN, die in het algemeen geen overgang van narcissenaaltjes op hyacinthen en omgekeerd constateerde. Nemen we aan, dat het op de beide bolgewassen geselecteerde homozygoten zijn, dan is de kans op kruising zeer gering. De paring zal in den regel in den bol geschieden. Bij paring in de aarde, is de kans op kruising zeer gering, omdat zelden aaltjes van beide rassen naast elkaar voor zullen komen. Ook als we aannemen dat de beide rassen een weinig oligophaag zijn, is de kans op paring in een gemeenschappelijke gastheerplant zeer gering, daar de bollenvelden vrij van onkruid plegen te zijn.

Reeds CHANDLER (1923, p. 337) wees er op, dat er een essentieel verschil in dit verband is tusschen parasieten en vrijlevende vormen; dat de parasieten nl. een milieu met overgangstoestanden missen, waardoor de overgangsvormen, welke algemeen bij vrijlevende vormen voorkomen, ontbreken.

Wil men nu onderzoeken of de opvatting, dat het onderscheid tusschen de biologische rassen van *Tylenchus devastatrix* berust op een erfelijk verschil, de juiste is, dan zal men hiertoe allereerst moeten nagaan, welke de wijze of wijzen van voortplanting is of zijn. Door HORNBERG is er in zijn literatuur-samenvatting op

gewezen, dat het bestaan van bisexueele voortplanting bij nematoden niet zonder meer volgt uit het bestaan van beide sexen. In het geval van vegetatieve voortplanting, in ons geval ware inwendige knopvorming denkbaar, kan men, zooals door GOLDSCHMIDT werd opgemerkt, eerst dan met zekerheid van een verschillend genotype spreken „wenn das Merkmal den Sexualakt überdauert hat,” daar het mogelijk is, dat men met een „Dauermodifikation” te doen heeft.

Dat er bij *Tylenchus devastatrix* in den uterus bijkans steeds spermatozoiden aangetroffen worden, is nog geen bewijs, dat er ook bevruchting, d.i. kernversmelting, plaats heeft. Daarom is een cytologisch onderzoek noodig. Is er parthenogenese, dan zal een cytologisch onderzoek moeten uitmaken, wat er met de chromosomen in de kern geschiedt, of er al dan niet een „kernvernieuwing” optreedt, enz. Is er bisexueele voortplanting, dan zal moeten worden uitgemaakt of er heterogamie of autogamie is.

Als er uitsluitend hermaphroditisme gepaard gaande met zelfbevruchting was, zouden de verschillende eigenschappen, dus ook die der specialisatie, niet heterozygoot voorkomen; op de verschillende gastheerplanten zouden dus alleen homozygoten en geen hybriden aanwezig zijn. Door selectie zouden deze zuivere reeksen te scheiden zijn.

Doch er is ook veel kans, dat er bisexueele voortplanting door versmelting van gameten van twee verschillende individuen plaats heeft. Dan zouden proeven, zooals die door GOLDSCHMIDT zijn verricht, nl. het kunstmatig kweken van bastaarden, zeer gewenscht zijn.

Dit stuit echter momenteel bij *Tylenchus devastatrix* nog op onoverkomelijke moeilijkheden. Men moet hier nl. zeker zijn, dat er paring plaats vindt. Hiertoe zou men dus eerst zekerheid moeten hebben, dat er nooit autogamie plaats heeft, men moet dus experimenteren met zeer jonge wijfjes, waarin nog geen spermatozoiden aanwezig zijn. Om dit te constateeren is een onderzoek met een olieimmersie noodig en het is zeer de vraag of ze hiervan niet te veel nadeel ondervinden. Bij afwezigheid van spermatozoiden moet dan blijken, dat de vrouwelijke dieren of nooit in staat zijn zelf spermatozoiden te vormen, of in geval van hermaphroditisme, beide geslachtscellen nooit gelijktijdig rijp zijn. Heeft men dus door inteelt van twee rassen homozygoten verkregen en is men zeker, dat geen autogamie plaats vindt, dan moet een plant gezocht worden, waarop beide rassen kunnen leven en op deze van het eene ras zeer jonge wijfjes (nog zonder spermatozoiden) en van het andere ras mannetjes gebracht worden. De hieruit ontstane jonge individuen zouden dan de

bastaarden zijn, waarmee verder geëxperimenteerd moet worden; en wel volgens de methode van HORNBERG.

Het feit, dat de aaltjes op geen enkelen voedingsbodem te kweken zijn, maakt dergelijke experimenten zeer moeilijk.

Bij het experimenteren zal men echter steeds erop moeten letten, dat het te infecteren materiaal zuiver is, dat de grond steriel is en de terreinen scherp gescheiden zijn.

Ook is het niet genoeg om te constateeren, dat er aantasting plaats heeft, maar deze moet, om tot aanwezigheid van ziekte te kunnen besluiten, ook blijvend zijn, immers HODSON vermeldt gevallen, waarbij aanvankelijk wel aaltjes in de plant aange troffen werden, maar spoedig daarna niet meer; er was dus van eigenlijke infectie geen sprake. Ook VAN SLOGTEREN is het gelukt door inspuiting van tallooze narcissenaaltjes in het loof van een hyacinth ziekteverschijnselen teweeg te brengen, de bol bleef echter gezond en het volgend jaar waren alle ziekte-verschijnselen verdwenen. Hoewel het narcissenaaltje, als het hiertoe gedwongen wordt, dus wel eenigen tijd in het loof der hyacinthen kan leven, zijn ze dus blijkbaar toch niet in staat de bollen „oudziek” te maken. Het is dus van groot belang, dat niet alleen nagegaan wordt of er aantasting heeft plaats gehad, maar ook of deze blijvend is en een karakteristiek ziektebeeld heeft veroorzaakt.

Tenslotte rest nog ter bespreking de kwestie van het al of niet voorkomen van morphologische verschillen bij biologische rassen en de vraag, of men in het geval van het voorkomen van morphologische verschillen nog van biologische rassen mag spreken.

Gaat men de literatuur over de biologische rassen in verschillende groepen na, dan blijkt, dat wel haast overal morphologische verschillen bestaan, sommigen meenen zelfs, dat dit noodzakelijk zoo moet zijn.

CHANDLER (1923, p. 334) b.v. zegt: „Physiological changes inevitably go hand in hand with morphological changes, although the latter may or may not be obvious”.

STEINER (1925, p. 522-523), sprekende over de gastheer-specialisatie bij andere dieren in vergelijking met die bij nematoden, die in planten parasiteeren, zegt: „In the latter we already know the identity of all these forms specialized on different hosts, whereas this identity is still in discussion in connection with the above-mentioned cases of insects, etc.”, om dan te vervolgen, dat de physiologische veranderingen hand in hand gaan met morphologische, waarvan wel aanwijzingen zouden zijn in sommige „strains”, doch die nooit met voldoende nauwkeurigheid zijn onderzocht.

M.i. is het niet noodzakelijk, dat met de physiologische verschillen, morphologische samengaan, wel echter stoffelijke verschillen. Indien toch de chromosomen de stoffelijke dragers der erfelijke eigenschappen zijn, moeten, indien er erfelijke verschillen bestaan (al zijn het dan ook physiologische), deze op een verschil in de chromosomen berusten, hetgeen een stoffelijk verschil mee zal brengen.

Het al of niet bestaan van morphologische verschillen is echter nog niet altijd zeer nauwkeurig nagevorscht.

Over het wegcijferen van morphologische verschillen bij verschillende biologische rassen van *Tylenchus devastatrix* KÜHN door RITZEMA Bos is in hoofdstuk III reeds geschreven. Dat er inderdaad morphologische verschillen bestaan, blijkt uit mijn eigen onderzoek over *Tylenchus devastatrix* uit de narcis en *Tylenchus devastatrix* uit de hyacinth. Daar hier de statistische waarde der verschillen is nagegaan en de uitkomst positief was, mag men werkelijk van verschillen spreken.

Bij de andere biologische rassen van *Tylenchus devastatrix* zal een dergelijk onderzoek nog plaats moeten hebben.

Dat het wel te verwachten is, dat men daar ook morphologische verschillen zal vinden, wordt waarschijnlijk gemaakt door het volgende aan QUANJER ontleende tabelletje (1927, p. 162); al is het verschil in deze maten, door QUANJER (1927, p. 161) als mogelijkheid aangevoerd, dat de verschillende aaltjes niet identiek zijn en dat er maar één ras is, is op zichzelf geen voldoende bewijs.

	Lengte in micron.	Verhouding lengte tot breedte	Verhouding lengte tot lengte der staart	Verhouding lengte tot afstand vulva- eindpunt
bij rogge van Rit- zema Bos	1010—1470	33—51	11,5—17	4,2—6
bij hyacinthen van Ritzema Bos . . .	1070—1700	31—51	12—17	3,5—6,4
bij uien van Rit- zema Bos	1430—1730	37—50	14—16,5	4—5,5
bij aardappels van Ritzema Bos . . .	1320—1650	40,5—43	15—17	4,3—6,1
bij aardappels van Wollenweber . . .	800—1290	29—41	10—16	3,9—5,9
bij aardappels van Quanjér	1056—1408	32—52	13—15	4,7—5,3
bij veldboon Algiers v. Debray et Mau- pas	1758—2216 1716—2016	35—40 52—61	5—18 17—18	— —

Ook GODFREY and MCKAY (1924, p. 2) vermelden, dat COBB in de aaltjes uit *Hypochaeris* „reported only a slight and insignificant variation in measurements from the other strains”.

Er zijn van deze rassen echter nog nooit een voldoende aantal maten genomen, noch de statistische waarde der verschillen berekend, ook waarnemingen over den bouw van den kop ontbreken. Ook heeft men morphologische verschillen bij biologische rassen van *Heterodera Schachtii*, op verschillende gastheerplanten voorkomend, gevonden, echter is hier ook geen voldoende aantal maten genomen, noch de statistische waarde der gevonden verschillen berekend.

LIEBSCHER (1892, geciteerd naar TRIFFIT, 1928, p. 41) vond dat de cysten, larven en eieren van *Heterodera Schachtii*, die op haver leeft, grooter zijn dan bij *Heterodera Schachtii* van de erwt. Ook trof hij bij de exemplaren uit haver en raap een subkristallijne laag aan, die bij die uit erwten niet aanwezig was.

VOIGT (1892, geciteerd naar HORNBURG p. 259) stelde vast, dat de cysten van exemplaren uit bieten grooter waren dan die uit haver, en nam verschillen in den bouw van de subkristallijne laag waar.

Door TRIFFIT (1928, p. 40) werd in Lincolnshire een „strain” aangetroffen van *Heterodera Schachtii* SCHMIDT op aardappels, waarmee geen andere planten te infecteeren waren (p. 48). TRIFFIT vergeleek dit aardappelras met het haver- en bietenras en vond verschillen in verscheidene lengte-maten, welke verschillen echter hun beteekenis verloren door vergelijking van de maten van éénzelfde ras in verschillende landen. Ook de afmetingen der eieren en van het 1e larve-stadium en het volwassen mannetje waren zeer variabel en toonden geen duidelijke differentiatie. Vandaar de conclusie (p. 49):

„Since size is shown to be so very variable a factor within the species, any morphological distinctions, which are made must therefore be based upon the anatomical structure of the worm”. Zoolang van deze verschillen echter niet statistisch berekend is, of ze binnen de grenzen der variabiliteit liggen, mag men m.i. een dergelijke conclusie niet trekken.

Er blijft dus volgens TRIFFIT alleen als verschil over de vorm van de cysten van het aardappelras in vergelijking met het bieten- en haverras en de sterkere ontwikkeling van de laterale vleugelvormige uitgroeiing van het achterste deel van het lichaam bij de manlijke dieren bij het aardappelras. Het verschil in „shape” van de cyste beschouwt ze echter als afhankelijk te zijn van bodemgesteldheid en andere factoren (p. 49). Als argument voert zij aan de verandering in „size” bij overbrenging met

geïnfecteerde aarde van het aardappelras, uit Lincolnshire naar Hertfordshire, op welke aarde toen aldaar aardappelen gekweekt werden.

Na twee jaar constateerde zij vermindering in grootte (dus niet in vorm!) van de cysten. Om te kunnen besluiten of inderdaad een vermindering van grootte der cysten bij verplaatsing van het ras optreedt, zullen m.i. nog meer nauwkeurige proefnemingen gedaan moeten worden.

Eenige nauwkeurige onderzoekingen zijn gedaan over *Ascaris* van den mensch en van het varken, o.a. door BAKKER (1921), BARKER (1923) en RANSOM; het eensluidend resultaat was, dat de beide rassen als morphologisch volkomen identiek werden beschouwd. Wel geeft KOIDZUMI (1928) aan, dat het haploïde aantal chromosomen van *Ascaris* uit het varken 13 is en van die uit den mensch 12, maar BARKER (1923) vond weer, dat de chromosomen bij beide vormen identiek waren.

Zeër nauwkeurige, ook statistisch uitgewerkte metingen zijn gedaan door STAKMAN en zijn medewerkers over verschillende biologische rassen van roest.

Zoo vonden STAKMAN and LEVINE (1919 a, p. 75, 76), dat de urediniosporen van de verschillende „biologic forms” van *Puccinia graminis* belangrijk in afmetingen verschilden, en ook morphologisch constant waren; slechts één vorm was zeer plastisch.

LEVINE (1923) onderzocht statistisch met inachtneming der middelbare fout de afmetingen der aeciosporen, urediniosporen en teliosporen van een 5-tal „biologic forms” van *Puccinia graminis*, zorgdragende voor zeer zuiver materiaal. Sporen van de verschillende rassen, opgekweekt op „congenial hosts” en onder gunstige omstandigheden, vertoonen in voldoende groot aantal onderzocht, verschillen in één of in beide maten, eveneens in de biometrische constanten. Onder gelijke omstandigheden ontwikkeld, verschillen de sporen der verschillende „biologic forms” „markedly and significantly”. Voor een onderzoek naar mogelijke verschillen in den vorm der verschillende sporen van de biologische rassen ontbraken de noodige statistische gegevens.

Mag men nu, indien, zij het ook kleine, morphologische verschillen aanwezig zijn, de verschillende vormen nog biologische rassen noemen?

VAN SLOGTEREN (1920, p. 130) zegt: „Slechts zolang er biologiese verschillen aan te tonen zijn, mogen we de nematoden als biologiese rassen onderscheiden, en dan nog slechts, zolang er *absoluut geen morfologies verschil, hoe gering ook, is te constateren*”. „Het komt er uitsluitend op aan, of deze morfologiese verschillen

werkelijk bestaan en constant zijn, terwijl het persoonlijk inzicht hier geheel buiten moet blijven”, hetgeen zich zou uiten in een afmeten van de belangrijkheid van een klein of groot verschil. „Het komt dan niet op de *grootte*, maar op het al of niet *constant aanwezig zijn* van het verschil aan, . . .”. En later (p. 138): „Ik meen echter voldoende argumenten te hebben aangevoerd, om het zo goed als zeker te maken, dat we hier met *twee verschillende aaltjes-rassen* hebben te doen. Indien het me mocht gelukken ook een morfologies verschil tussen beide rassen aan te tonen, dan zullen we zeker aan deze beide rassen een afzonderlike naam moeten geven, waartoe we echter m.i. ook reeds op grond van de hierboven aangetoonde biologiese verschillen volkomen gerechtigd zijn”.

Dit zou dus beteekenen, dat vrijwel alle biologische rassen als zoodanig zouden verdwijnen, daar ze op morphologische verschillen van elkaar gescheiden kunnen worden. Dat dit laatste kan, heeft echter z'n oorzaak juist in het voorkomen in verschillende milieus; kwamen ze als populatie door elkaar voor, dan zou men ze op grond van deze verschillen, die immers meest gradueel zijn en aan variabiliteit doen denken, niet zonder meer scheiden kunnen. De principieele vraag is echter of deze morphologische verschillen van genotypischen aard zijn, dan wel slechts van phaenotypischen aard.

Dezelfde moeilijkheden doen zich voor bij dierlijke parasieten op dieren, en CHANDLER (1923, p. 326) wijst er op, hoe voor deze organismen men er meer en meer toe neigt, niet meer op grond van kleine morphologische verschillen en verschillende gastheeren te besluiten tot verschillende soorten, daar deze verschillen vaak verdwijnen bij overbrenging in den anderen gastheer, wat hij met vele voorbeelden uit de literatuur illustreert.

Om te weten te komen of de verschillen slechts phaenotypisch zijn, zou men twee homozygoten, tot verschillende biologische rassen behorende en morphologische verschillen vertoonende parasieten, onder gelijke omstandigheden, dus op dezelfde gastheeren moeten kweken en nagaan of deze verschillen al of niet blijven, ook na kruising. Daar dit door de sterke specialisatie op den gastheer hoogstwaarschijnlijk onmogelijk zal zijn, is deze kwestie wel nooit op deze wijze op te lossen. In één geval zou het gaan, nl. indien ras a van plant A en ras b van plant B beide eveneens op plant C konden leven, terwijl de rassen a en b morphologische verschillen vertoonden. Men kon dan a en b beide op C brengen en den invloed daarvan op de morphologische verschillen onderzoeken. Men moet hierbij echter zeker weten, dat men met homozygoten te doen heeft.

Het eenige, wat in die richting vrij gemakkelijk gedaan kan worden en dan ook gedaan is, is na te gaan of het op één of andere wijze verandering brengen in de uitwendige omstandigheden van invloed is op de morphologische eigenschappen. Een begin hiermede werd reeds gemaakt door TRIFFIT (1928), toen ze aard-appelaaltjes uit Lincolnshire overbracht naar Hertfordshire, waar de cysten belangrijk kleiner werden (p. 40-41).

Ook STAKMAN en zijn medewerkers hebben in deze richting gewerkt.

STAKMAN (1914, p. 27) constateerde grootte-verschillen in de uredosporen van *Puccinia graminis tritici*, indien deze op 2 verschillende planten werden overgebracht; het is de vraag, of hij wel met een enkel ras werkte.

STAKMAN and PIEMEISEL (1917, p. 483-486, 492-493) vermelden morphologische verschillen (vorm, kleur, maten) in de sporen der verschillende biologische vormen van *Puccinia graminis* Pers., welke constant blijken te zijn; bij overbrenging op andere planten veranderen deze morphologische eigenschappen soms sterk (p. 486).

STAKMAN and LEVINE (1919 a, p. 75, 76) concludeerden, dat zeer resistente gastheerplanten en andere ongunstige uitwendige omstandigheden (grootte hitte, vocht, te weinig licht) invloed hadden op de urediniosporen-lengte. Als echter de normale omstandigheden weer hersteld werden, kregen de sporen weer hun oorspronkelijke lengte in de volgende generaties. De verandering heeft meestal plaats in den vorm van een vermindering van de sporenlengte; soms van lengte en van breedte beide (p. 75).

LEVINE (1923, p. 566) bevestigde, dat resistente gastheerplanten en ongunstige omstandigheden van de omgeving de grootte der sporen bleken te verminderen, niet alleen van de urediniosporen, doch ook van de aeciosporen en de teliosporen, doch zoodra deze omstandigheden opgehouden hebben te werken, krijgen de sporen in één enkele generatie weer hun normale afmetingen.

BAILEY (1925, p. 13 e.v., 31) deed eenzelfde onderzoek voor de urediniosporen bij de verschillende „minor physiological forms” van *Puccinia graminis avenae* en constateerde, dat de veranderingen in sporengrootte onder veranderde uitwendige omstandigheden even groot, of zelfs groter zijn, dan de verschillen, die bestaan tusschen de sporen van de verschillende vormen onder dezelfde omstandigheden (verminderde lichtintensiteit en een resistente gastheer verminderen de grootte en verhoogen de variabiliteit, grootte vochtigheid vermeerderd de grootte en vermindert de variabiliteit).

Ook Looss vond, dat de bij den mensch parasiteerende *Clonorchis* bij massale infectie kleiner blijft dan bij zwakke infectie.

Dit sluit echter niet in, dat de morphologische verschillen, die tusschen de biologische rassen zouden bestaan, niet constant zijn.

STAKMAN and LEVINE constateerden echter ook, dat het kweken van de verschillende „biologic forms” van *Puccinia graminis*, die ook morphologisch constant waren, op een gemeenschappelijke waardplant geen invloed op de morphologie der sporen had. LEVINE bevestigde, dat „congenial hosts” op geen enkele wijze de morphologie van aecio- en urediniosporen der 5 onderzochte „biologic forms” van *Puccinia graminis* wijzigen, dat één enkele gastheerplant, die de verschillende rassen gemeenschappelijk hebben, het vermogen mist hen in grootte of vorm gelijk te maken. Evenmin kunnen verschillende gastheerplanten, die gelijkelijk vatbaar zijn voor één enkel biologisch ras, eenigen invloed uitoefenen op de morphologie der sporen; hetgeen het dus weer minder waarschijnlijk maakt, dat de verschillen in afmeting bij de biologische rassen modificaties zijn.

Dat echter morphologische verschillen ook te voorbarig als niet constant worden beschouwd, blijkt uit het volgende voorbeeld.

ZIMMERMAN en WOLLENWEBER vonden volgens GOFFART (1928, p. 239) op aardappelen een aaltje, waarvan de cyste veel meer op die van *Heterodera radiculicola* dan op die van *Heterodera Schachtii* lijkt, terwijl de larve herinnert aan die van *Heterodera Schachtii*. Daarom werd deze vorm door WOLLENWEBER als *Heterodera rostochiensis* onderscheiden. Deze waarnemingen werden bevestigd door GOFFART (1928, p. 240), die het verschil tusschen de maten zelf, doch ook in de verhouding van lengte (met en zonder de hals) tot breedte van de cysten van *Heterodera Schachtii*, *radiculicola* en *rostochiensis* constateerde. Als resultaten van een uitgebreid aantal metingen vond hij, dat het verschil tusschen de lengte-breedte indices van de cysten van *Heterodera schachtii* en *rostochiensis* vele malen grooter is dan de middelbare fout en dus de beide niet monsters van een enkel ras zijn, hetgeen ook dergelijke berekeningen van larven leeren.

Voor al in de verhouding van de lengte (na aftrek van de hals-lengte) tot de breedte der cysten staat *Heterodera rostochiensis* dichter bij *Heterodera radiculicola* dan bij *Heterodera Schachtii*. Verder bezit *Heterodera rostochiensis* evenals *Heterodera Schachtii* maar één testis, terwijl er bij *Heterodera radiculicola* twee voorkomen. GOFFART wilde nu door experiment uitmaken, wat de beteekenis van deze verschillen was en ging daarbij als volgt te werk:

Van een aantal aardappelplanten werden de cysten van *Heterodera rostochiensis* afgeplukt, deze in gesteriliseerden grond gebracht, en daarop bieten uitgezaaid. Drie weken na het uitloopen van de bieten was nog geen cystevorming vast te stellen. Na 10 weken werden drie larven in het wortelweefsel waargenomen. Daarop had een tweede uitzaaiing plaats. Hier trad drie maanden na het uitzaaien de eerste cyste op. Van toen af traden cysten steeds vaker op, tot de bietenplanten de gemiddelde aantasting van aaltjeszieke bieten vertoonden. Het merkwaardige echter was, dat de cysten niet den vorm hadden van die van *Heterodera rostochiensis*, maar van *Heterodera Schachtii*, waarmede zij ook in de maten overeenkwamen. GOFFART trekt hieruit de conclusie, dat de nematoden zich dus aan de nieuwe gastheerplant hebben aangepast, en daarbij hun uitwendigen vorm veranderd hebben. Deze conclusie lijkt mij echter vanuit een genetisch standpunt niet aannemelijk. De onderstelling van GOFFART zou alleen dan mogelijk zijn, als de aaltjes zich enkel vegetatief voortplantten. Beter lijkt mij de onderstelling, dat deze *Heterodera rostochiensis* heterozygoot is, met genen zoowel van *Heterodera Schachtii* als van *Heterodera radiculicola*. De aaltjes, die in staat waren bieten te infecteeren, waren zulke, die het aan *Heterodera Schachtii* eigen gen voor de infectie van deze plant bezaten en door bastaardsplitsing te voorschijn waren gekomen. Er is hier dus van de oorzaak der morphologische verschillen niets zekers te zeggen.

Ook de oorzaken van het verschil in physiologisch gedrag zijn in het algemeen nog geheel onbekend.

BAUNACKE (1923, p. 24) concludeert op grond van zijn proefnemingen bij *Heterodera Schachtii*, dat „sich die Larven auf ihrem unterirdischem Wege zur Wirtspflanze hin ausschliesslich von chemischen Empfindungen leiten lassen und dass die Reize welche die chemotaktisch gerichtete Wanderung der Tiere im Boden auslösen, nur an die Wurzelabscheidungen gebunden sein können, die für verschiedene Pflanzen eben verschiedene sind.”

We zouden in dit verband ook kunnen wijzen op het onderzoek van KOLDZUMI (1928), die vermeldt, dat, als hij varkens voerde met voedsel zonder vitamine A, zij wel met *Ascaris* van den mensch te infecteeren waren, terwijl normaliter de vorm, die bij menschen parasiteert, niet op het varken overgaat en omgekeerd, terwijl toch tusschen deze twee rassen door verschillende onderzoekers geen morphologische verschillen gevonden zijn. *Ascaris* zou wel in staat zijn als larve op vreemde gastheeren te leven, maar wordt in volwassen toestand weer uitgescheiden. Misschien zal men door dergelijke proefnemingen op den duur meer inzicht

kunnen krijgen in de oorzaken van het leven van bepaalde parasieten op bepaalde gastheeren.

Zoo kan men zich afvragen, of het bijv. nu onmogelijk geworden is voor *Ascaris* van het varken, op een zonder een bepaald vitamine gevoed varken te leven?

Al moge dus over het ontstaan van de physiologische specialisatie weinig of niets bekend zijn, het feit van het bestaan er van is maar al te scherp bepaald in vele gevallen. De vraag is of wij dit in de systematiek tot uiting mogen brengen, dus ook op grond van hun physiologische verschillen alleen?

Men kan hiertegen aanvoeren, dat het bestaande systeem nu eenmaal op morphologische gronden is opgebouwd.

Tegen het overschatten van de morphologie in het systeem wordt echter steeds meer bezwaar gemaakt. Reeds in 1890 werd door CHOLODKOVSKY de nadruk gelegd op de ontoereikendheid van een enkel morphologisch georiënteerd systeem.

Chermes strobilobius Kalt. en *Chermes lapponicus* var. *praecox* zijn morphologisch bijna identiek, terwijl de laatste van *Chermes tardus*, met wie hij een gelijke levenswijze heeft, sterker afwijkt dan van *Chermes strobilobius*, die een geheel andere levenscyclus doormaakt. Hij merkt dan ook op (p. 280) dat, „das morphologische Kriterium des Speciesbegriffes an sich allein unzureichend ist und durch ein biologisches Kriterium vervollständigt werden muss, welches lautet, dass die zu einer Spezies gehörende Individuen einen biologischen Cyclus haben sollen.”

RADL (1909, p. 489) zegt er over deze kwestie:

„Bis in die neueste Zeit herrscht die Überzeugung dass die Arten nur anatomische Einheiten sind und ihre physiologischen und biologischen Eigenschaften nur eine Folge ihrer Struktur darstellen. Und doch waren sowohl LAMARCK als auch der Vitalismus und die *Darwinsche* Theorie in ihrem Wesen einer solchen Auffassung entgegen: LAMARCK, der erklärte, dass das *Streben* des Tieres neue Organe bildet; der Vitalismus, welcher die Funktion höher als das Organ stellte; und DARWIN mit seinem Grundsatz, dass es die Lebensbedingungen sind, welche (indirekt) die organischen Formen verursachen. Stets wurde da behauptet, dass die Form nicht das schlechthin Letzte ist, dass das Leben höher steht; der alte Glaube an das anatomische Wesen der Organismen war aber so mächtig, dass weder die Darwinisten, noch die Neodarwinisten, noch die Lamarckisten, noch die Forscher, welche an bekannte und unbekannte Entwicklungskräfte glaubten, für die Arten einen anderen Masstab als deren körperliche Merkmale suchten.”

Dat morphologische verschillen van tamelijk ondergeschikt

belang voor de verwantschap kunnen zijn, blijkt ook uit proeven van CRAIGHEAD (1921) over Cerambycidae, waarbij hij waarnam, dat twee verschillende soorten, nl. *Callidium antennatum* van Pinus en *Callidium jantinum* van Juniperus met elkaar gekruist kunnen worden, deze beide soorten vertoonen een klein verschil in kleur; verderop deelt hij mede, dat de druiven- en „hickery” rassen van *Cyllene pictus*, die geen kleurverschil toonen, niet licht te kruisen zijn. Men ziet dus dat, waar de mogelijkheid tot kruising nog wel eens als criterium voor nauwe verwantschap mag genomen worden, deze wel tot uiting komt bij de eerste, waar ook morphologische verschillen aanwezig zijn; niet bij de laatste, waar deze niet bestaan.

De waarde der physiologische verschillen erkennende ook voor de systematiek, die wil zijn einduitdrukking van de onderlinge betrekkingen en verschillen der organismen, meenen wij dus, dat we ook in de nomenclatuur het biologische ras tot uitdrukking mogen brengen.

Niet natuurlijk, in de gevallen, waarin het zgn. ras niet anders is dan een modificatie of indien men zulks onderstelt, zooals ook TRIFFIT (1928, p. 48) meent, dat het onjuist is te spreken van *Heterodera schachtii* var. *solani*, zooals ZIMMERMANN deed, als men op het standpunt staat, dat dit „biologische ras” overgebracht kan worden op biet en waarschijnlijk ook op nog meerdere planten en ook daarop na eenigen tijd in even sterke mate als het aardappelras gespecialiseerd raakt.

Echter wel in de gevallen, dat men meent, dat een biologisch ras een uit een populatie van verschillende genotypen uitgeseleceerde stam van homozygoten is, waardoor deze oecologisch afgescheiden is van de rest.

O.i. zou het echter niet gewenscht zijn aan den term „biologische rassen”, of beter gezegd „physiologische rassen” (physiologisch is beter dan biologisch, daar dit laatste in zooveel verschillende beteekenissen wordt gebruikt) een nieuwen inhoud te geven, doch de oorspronkelijke beteekenis, nl. rassen waartusschen wel constante physiologische, maar geen constante morphologische verschillen bestaan, te blijven handhaven.

Waar nu bij vele vormen o.a. ook bij onzen vorm naast constante physiologische ook constante morphologische verschillen gevonden zijn, in het midden latend of deze verschillen op een verschil in genotype berusten of niet, zouden we dergelijke rassen oecologische rassen kunnen noemen, daarbij een dergelijke wijze van onderscheiding toepassende als de systematicus, die geographische rassen onderscheidt. Beschouwen we echter de zaak mede van genetisch standpunt, dan moeten we toegeven, dat we omtrent

de genetische waarde van deze morphologische verschillen nog in het duister tasten.

Zooals ook CHANDLER (1923, p. 336-338) betoogt, zijn de op een gastheer geselecteerde parasietenrassen tot zekere hoogte vergelijkbaar met geographische of oecologische rassen van vrijlevende dieren, hetgeen het invoeren van het trinomiaale systeem van nomenclatuur wettigt.

Met GOLDSCHMIDT (1928, p. 78) kunnen we concludeeren, dat het niet juist is de „biologische soorten” als echte systematische soorten te beschouwen, omdat verschillen in één enkele of in hoogst enkele factoren niet een opdeeling van de oude soort rechtvaardigen.

Waarschijnlijk zijn de narcissen- en de hyacinthenaaltjes dergelijke rassen, en mogen we ze noemen *Tylenchus devastatrix* narcissi en *Tylenchus devastatrix* hyacinthi.

GEciteerde literatuur.

1925. BAILY, D. L., Physiologic Specialisation in *Puccinia graminis avenae* Erikss. and Henn.
Minn. Agr. Exp. Sta. Techn. Bull. 35.
1921. BAKKER, C. R., Over de Identiteit van *Ascaris Lumbricoides* en *Ascaris Suilla*.
Academisch Proefschrift, Leiden.
1923. BARKER, F. D., The Chromosomes in *Ascaris lumbricoides* of Man. (Abstract).
Anatomical Records, 1923.
1923. BAUNACKE, W., Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Rüben nematoden *Heterodera schachtii* Schmidt.
Arbeiten aus dem Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft 1923, p. 185.
1921. BRESSLAU, E., Die Gelatinierbarkeit des Protoplasmas als Grundlage eines Verfahrens zur Schnellanfertigung gefärbter Dauerpreparaten von Infusoriën.
Archiv für Protistenkunde, Bd. 43, Ht. 3, P. 467.
1873. BUTSCHLI, O., Freilebende Nematoden.
Nova Acta der Ksl. Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher, Bd. 36, Nr. 5.
1923. CHANDLER, A. C., Speciation and Host Relation of Parasites. Parasitology, Vol. 15, p. 340.
1884. CHATIN, J., Reserches sur l'Anguillule de l'Oignon.
Paris, Gauthiers-Villars.
1890. CHOLODKOVSKY, N., Ueber den Lebenscyklus der Chermes-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen.
Biologisches Centralblatt, Bd. 20, no. 8, p. 257.

1890. COBB, N. A., Two New Instruments for Biologists.
Proceedings of the Linnean Society of N. S. Wales, s. 1, Vol. 5, p. 157.
1914. ———, Nematodes and their Relationships.
Yearbook of the Department of Agriculture for 1914, p. 457.
1915. ———, *Tylenchus Similis*, the cause of a Root Disease of Sugar Cane and Banana.
Journal of Agricultural Research, Vol. 4, nr. 6, p. 561.
1919. ———, *Tetradonema plicans* nov. gen. et spec., representing a new family, Tetradonematidae as now found parasitic in larvae of the Midge-insect, *Sciara coprophila* Lintner.
The Journal of Parasitology, Vol. 5, nr. 4, p. 176.
1920. ———, A Newly Discovered Parasitic Nematode (*Tylenchus Mahogani* n.sp.).
The Journal of Parasitology, Vol. 6, nr. 4, p. 188.
1923. COBB, N. A., a. Interesting Features in the Anatomy of *Nemas*.
The Journal of Parasitology, Vol. 9, nr. 4, p. 242.
b. Observations on *Nemas*.
The Journal of Parasitology, Vol. 9, nr. 4, p. 236.
1921. CRAIGHEAD, F. C., Hopkins Host-selection Principle as related to certain Cerambycid Beetles.
Journal of Agricultural Research, Vol. 22, no. 4, p. 189.
1896. DEBRAY, F. et MAUPAS, E., *Le Tylenchus devastatrix* Kühn et la maladie vermiculaire des Fèves en Algérie.
(Extrait de l'Algérie agricole 1896.)
1924. GODFREY, G. H. and MCKAY, M. B., The Stem Nematode *Tylenchus dipsaci* on Wild Hosts in the Northwest.
U. S. Department of Agriculture. Bull. 1229.
1928. GOFFART, H., Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen dem Rüben- und Kartoffelstamm von *Heterodera schachtii* Schm.
Zoologische Anzeiger, Supplementband 3, 1928, p. 238.
1928. GOLDSCHMIDT, V., Vererbungsversuche mit den biologischen Arten des Antherenbrandes (*Ustilago violacea* Pers.).
Zeitschrift für Botanik, no. 21, p. 1.
1922. GOODEY, F., On the Susceptibility of Clover and some other Legumes to Stem Disease caused by the Eelworm, *Tylenchus dipsaci*, syn. *devastatrix* Kühn.
Journal of Agricultural Science, Vol. 12, part. 1, p. 20.
1923. HARRINGTON, J. G. and AAMODT, O. S., The Mode of Inheritance of Resistance to *Puccinia graminis* with Relation to Seed Color in Crosses between varieties of Durum Wheat.
Journal of Agricultural Research, Vol. 24, no. 12, p. 979.
1926. HODSON, W. E. H., Observations on the Biology of *Tylenchus dipsaci* (Kühn) Bastian, and on the Occurrence of Biologic Strains of the Nematode.
The Annals of Applied Biology, Vol. 13, no. 2, p. 219.
1898. HOFFMANN, Orientierung und Einbettung sehr kleiner Objekten in Nelkenöl-Collodium.

- Zeitschrift für Microtechnik, Bd. 15, p. 314.
1928. HORNBURG, P., Ein Beitrag zur Biologie von *Heterodera schachtii* Schmidt vom Standpunkt der Genetik.
Kühn Archiv. Bd. 19, p. 257.
1927. KOIDZUMI, M., A Resume of Works on *Ascaris* Recently Published from the Parasitology Laboratory, Keio University Medical College.
The Japan Medical World, Vol. 7, Nr. 1, p. 12.
1928. ———, Referaat uit: Far East Assoc. Trop. Med. Trans. 6th. Biennal Congress Tokio 1925, Bd. 1, S. 335.
Archiv für Schiffs- und Tropen-Hygiene, Bd. 32, Nr. 4, p. 213.
1858. KÜHN, J., Ueber das Vorkommen von *Anguillulen* in erkrankten Blütenköpfen von *Dipsacus fullonum* L.
Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 9, p. 129.
1868. KÜHN, J., Ueber die Wurmkrankheit des Roggens und über die Uebereinstimmung der *Anguillulen* des Roggens mit denen der Weberkarde.
Sitzungsberichte für 1868 der Naturforschenden Gesellschaft in Halle, p. 19.
1892. LIEBSCHER, G., Beobachtungen über das Auftreten eines Nematoden an Erbsen.
Journal für Landwirtschaft, Vol. 40, p. 357.
1923. LEVINE, M. N., A Statistical Study of the Comparative Morphology of Biologic Forms of *Puccinia graminis*.
Journal of Agricultural Research, Vol. 24, no. 7, p. 539.
1916. MAGATH, T. B., Nematode Technique.
Transactions of the American Microscopical Society, Vol. 35, nr. 4, p. 245.
1919. DE MAN, J. C., Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der Niederländischen Fauna.
1909. MARCINOWSKI, K., Parasitisch und Semi-parasitisch an Pflanzen lebende Nematoden.
Arbeiten der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Bd. 7, Heft 1, p. 149.
1920. NILSSON-EHLE, H., Ueber Resistenz gegen *Heterodera schachtii* bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. Hereditas I, 1920, p. 1.
1927. QUANJER, H. M., Een Aaltjesziekte van de Aardappelplant, de Aantastingswijze en de Herkomst van haar Oorzaak, *Tylenchus dipsaci* Kühn.
Tijdschrift over Plantenziekten, deel 33.
1928. ———, Bridging Hosts.
Receuil des Travaux botaniques néerlandais. Vol. 25, p. 250.
1909. RADL, EM., Geschichte der Biologische Theorien. II Teil.
1919. RAMSBOTTOM, Y. K., Investigations on the Narcissus Disease.
Journal of the Royal Horticultural Society, Vol. 43, part 1. p. 51.
1888. RITZEMA Bos, J., L'Anguillule de la Tige (*Tylenchus devastatrix*

- KÜHN) et les Maladies des Plantes dues à ce Nématode.
Archives du Musée Teyler, série 2, Vol. III, p. 161—348 et p. 545—588.
1917. ———, Het Stengelaaltje (*Tylenchus devastatrix*) en de Tegenwoordig in de Bloembollenstreek Heerschende Aaltjesziekte der Narcissen, I.
Tijdschrift over Plantenziekten, deel 23, p. 99.
1920. SLOGTEREN, E. VAN, De Nematoden-bestrijding in de Bloembollenstreek.
Tijdschrift over Plantenziekten, deel 24, p. 118.
1923. ———, Address to the Members of the International Conference of Phytopathology and Economic Entomology.
1914. STAKMAN, E. C., A Study in Cereal Rusts Physiologic Races.
Agricultural Experimental Station Bulletin 138.
1917. STAKMAN, E. C. and PIEMEISEL, F. J., Biologic Forms of *Puccinia graminis* on Cereals and Grasses.
Journal of Agricultural Research, Vol. 10, no. 9, p. 429.
1918. STAKMAN, E. C., PARKER, JOHN. H., and PIEMEISEL, F. J., Can Biologic Forms of Stemrust on Wheat Change Rapidly Enough to Interfere with Breeding for Rust Resistance?
Journal of Agricultural Research, Vol. 14, no. 2, p. 111.
1919. STAKMAN, E. C. and LEVINE, M. N., Effect of Certain Ecological Factors on the Morphology of the Urediniospores of *Puccinia graminis*.
Journal of Agricultural Research, Vol. 16, no. 2, p. 43.
1919. STAKMAN, E. C., LEVINE, M. N. and LEACH, J. G., New Biologic Forms of *Puccinia graminis*.
Journal of Agricultural Research, Vol. 16, no. 3, p. 103.
1920. STAKMAN, E. C., LEVINE, M. N. and BAILEY, D. L., Biologic Forms of *Puccinia graminis* on Varieties of *Avena* Spp.
Journal of Agricultural Research, Vol. 24, no. 12, p. 1013.
1924. STEINER, G., Some Nemas from the Alimentary Tract of the Carolina Tree Frog (*Hyla Carolinensis* Pennant).
The Journal of Parasitology, Vol. 11, nr. 1, p. 1.
1925. ———, The Problem of Host Selection and Host Specialisation of certain Plant-infesting Nemas and its Application in the study of Nemic Pests.
Phytopathology, Vol. 15, no. 9, p. 499.
1926. ———, Parasitic Nemas on Peanuts in South-Africa.
Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. Bd. 67, p. 351.
1926. SVENSSON, R. M. and KESSEL, J., Morphological differences between *Necator* and *Ancylostoma* larvae.
The Journal of Parasitology, Vol. 13, p. 146.
1926. THORNE, G., *Tylenchus Balsamophilus*, a New Plant Parasitic Nematode.
The Journal of Parasitology, Vol. 12, nr. 3, p. 141.
1901. TISCHLER, G., Ueber Heterodera-gallen an den Wurzeln von

- Circaea lutetiana* L.
 Berichte der Deutsche Botanische Gesellschaft (1901) 19.
 (Generalversammlungsheft), p. 95, 1902.
1928. TRIFFIT, M. J., On the Morphology of *Heterodera schachtii* with
 Special Reference to the Potato-strain.
 Journal of Helminthology, Vol. 6, no. 1, p. 39.
1892. VOIGT, W., Beitrag zur Naturgeschichte der Rüben-, Erbsen- und
 Hafernematoden.
 Deutsche Landwirtschaftliche Presse, 19, p. 813.
 (Geciteerd uit HORNBERG).
1923. WOLLENWEBER, Dr., Krankheiten und Beschädigungen der Kar-
 toffel. Arbeiten des Forschungsinstitutes für Kartoffelbau.
 Ht. 7, p. 52.

INHOUD.

Hoofdstuk I. Inleiding	125
Hoofdstuk II. Morphologisch-Anatomisch Onderzoek.....	128
§ 1. Techniek	128
§ 2. Cuticula	133
§ 3. Huidspierzak	136
§ 4. Laterale velden	137
§ 5. Zenuwstelsel en Zintuigen	137
§ 6. Spijsverteringsorganen	139
§ 7. Excretieorgaan	144
§ 8a. Vrouwlijke geslachtsorganen	145
§ 8b. Manlijke geslachtsorganen	147
§ 9. Vooraanzicht van den kop	149
Hoofdstuk III. Biometrisch Onderzoek	160
Hoofdstuk IV. Biologische Rassen.....	178
Geciteerde Literatuur.....	224