

NEDERLANDSCHE PLANTENZIEKTENKUNDIGE (PHYTOPATHOLOGISCHE)
VEREENIGING

TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

ONDER REDACTIE VAN

IR. N. VAN POETEREN, PROF. DR. W. K. J. ROEPKE

EN PROF. DR. JOHA WESTERDIJK

48e Jaargang

1e aflevering

Jan.-Febr. 1942

PHYTOPATHOLOGISCHE TERMINOLOGIE, MET SPECIALE BESPREKING VAN DE BEGRIPPEN BIOTROPHIE, PREMUNITEIT EN ANTISTOFFEN

door

H. M. QUANJER

INLEIDING

Onze jonge wetenschap heeft veel van haar termen ontleend aan de geneeskunde, terwijl andere door phytopathologen zelf zijn gevonden. Niet altijd hebben zij voor hetzelfde begrip hetzelfde woord gebruikt. Buiten beschouwing blijven hier de vaktermen van hulpwetenschappen als mycologie, helminthologie en entomologie. Het is speciaal voor de ziekteleer der planten en de verhouding van voedsterplant en parasiet of virus, dat in den laatsten tijd gestreefd wordt naar eenheid in het gebruik van vaktermen. *W h e t z e l* heeft critiek geoeffend op de slordige wijze van uitdrukking in de phytopathologie en een lijst gegeven van begrippen met termen, die deze begrippen zoo goed mogelijk weergeven, in het vierde Internationale Congres voor „Plant Science” 1926. Sommige van zijn termen hebben ingang gevonden, andere, zooals „immunisatie”, dat hij gebruikt in de beteekenis van het kweken van resistente planten, zijn niet tegen critiek bestand. *W i l b r i n k* heeft in het zesde Internationale Botanische Congres (1935) gewezen op de verschillende beteekenis, waarin het woord „immun” gebruikt wordt en bij die gelegenheid, na raadpleging van de Phytopathologische Commissie van de Nederlandsche Botanische Vereeniging, definities gegeven van begrippen, die meer of minder met immuniteit te maken hebben. Een „Committee on Technical Words” van de „American Phytopathological Society” (1940), hier verder aan te duiden als C. T. W., heeft het aantal definities nog eenigszins uitgebreid en tevens van *W i l b r i n k*’s terminologie een tweede door haar verbeterde editie gepubliceerd.

Ofschoon nu op vele punten overeenstemming is bereikt door

de deskundigen, is dit nog niet over de geheele linie het geval. Zoo vindt men geen oplossing voor de bezwaren, die men tegenwoordig moet maken tegen de nog van De Bary (1884) afkomstige termen obligate en facultatieve parasiet, terwijl er evenmin een bevredigend woord is gevonden voor de m.i. onjuiste term „verworven immuniteit”.

In de volgende bladzijden zullen de belangrijkste termen, waarvan er vele aan Wilbrink en ook een aantal aan het C. T. W. ontleend zijn, zooveel mogelijk systematisch gerangschikt worden. Daar met de Europeesche literatuur tot nu toe op dit gebied niet voldoende is rekening gehouden, zullen er ook enkele ontleend worden aan Münch (1929), Köhler (1929 en '39), Fischer en Gaumann (1929). Door mij worden verder twee termen in mijn onderwijs gebruikt, die nog niet in de phytopathologische literatuur voorkomen, n.l. „Biotrophie” en „Premuniteit”. Ook deze zullen worden ingelascht met vermelding van de overwegingen, die bij de keuze ervan hebben geleid. Het is niet altijd mogelijk woorden te kiezen, die het taalgevoel bevredigen; men moet zich dan wel wat behelpen. Eenige opmerkingen zullen ten slotte worden gemaakt over het vraagstuk der antistoffen.

TERMEN, BETREFFENDE DE VOEDSTERPLANT

Voedsterplant (Host): Plant, die een organisme of virus bevat, dat in zijn bestaan van deze plant afhankelijk is.

Vatbaarheid (Susceptibility): Het geheel van soort- of raseigenschappen, die een plant geschikt maken als voedsterplant voor een bepaald pathogeen organisme of virus.

Onvatbaarheid (Non-susceptibility): Het ontbreken van de hierboven genoemde eigenschappen. (Het C. T. W. spreekt van immuniteit, welke term W. wegens de verschillende beteekenis, waarin het eerder werd gebruikt, vermijdt).

Dispositie (Disposition): De veranderlijke, reversibele vatbaarheidstoestand van de tot een plantensoort of -ras behorende individuen, welke toestand afhankelijk is van de uitwendige omstandigheden.

Resistentie (Resistance): Het vermogen van de voedsterplant om de ontwikkeling van een bepaalden parasiet of een bepaald virus min of meer tegen te gaan. (Door verschillende auteurs, o.a. Vavilov (1919), Fischer en Gaumann, Wilbrink, worden de weerstandsverschijnselen verder ingedeeld als „passieve”, wanneer zij berusten op de mechanische of stoffelijke samenstelling van de plant, die reeds voor de aantasting bestond, en „actieve”, wanneer zij berusten op de reacties, die in de plant als gevolg van de aantasting optreden. Voor andere indeelingen, waarbij o.a. de ter-

men „anatomisch” en „chemisch”, „weefselresistentie”, „Reizresistentie”, „jeugd”- en „ouderdomsresistentie” gebruikt worden, raadplege men K ö h l e r (1939).

Aan ziekte ontsnappend (Disease escaping) is een vatbaar plantenras, dat een eigenschap bezit, die het aan de werking van een ziekteverwekker doet ontsnappen, terwijl andere, eveneens vatbare rassen, welke deze eigenschap missen, er onder overigens dezelfde omstandigheden door geïnfecteerd worden. (Het C. T. W. heeft voor deze eigenschap de term „klendusity” ingevoerd, G a s s n e r (1919) spreekt van „scheinbare Resistenz”, K ö h l e r van „entwickelungsbedingte Resistenz”. Voorbeelden: Late aardappellrassen schijnen veelal nog gezond in een tijd van het jaar, waarin vroege door *Phytophthora infestans* sterk zijn aangeast, en late erwtenrassen kunnen een goede opbrengst geven, terwijl de bloemen en peulen van vroege sterk van een tot onvruchtbaarheid leidende aantasting door bladluizen te lijden hebben.

Gevoeligheid (Sensivity): Vermogen van de plant om na infectie door een organisme, een virus of een ander pathogeen met ziekteverschijnselen te reageeren. (Met ander pathogeen wordt bedoeld een in atmosfeer of bodem aanwezig fysisch of chemisch agens, dat op de plant inwerkt).

Ongevoeligheid of tolerantie (Nonsensivity or tolerance): Vermogen van de plant om de ontwikkeling van een parasiet, een virus of de werking van een ander pathogeen te verduren zonder duidelijke ziekteverschijnselen te vertoonen.

Carrier: De plant, die door een organisme of virus is aangetast en, al of niet na aanvankelijke reactie, de ontwikkeling daarvan mogelijk maakt zonder opvallende ziekteverschijnselen te vertoonen. („Carriers”, afkorting van het oorspronkelijk gebruikte „symptomless carriers”, zijn, zooals blijkt bij vergelijking met de gezonde, van ziekteverwekkers vrije planten der zelfde soort, zelden of nooit volkomen gezond).

Maskeering (Masking): Het onduidelijk worden of bijna geheel verdwijnen van de symptomen van zieke, meestal viruszieke planten onder bepaalde, meer of minder van de normale groeivoorwaarden afwijkende, omstandigheden.

Overgevoeligheid (Hypersensivity): Het vermogen van de plant om hevig te reageeren op infectie door een organisme of virus, tengevolge waarvan afstervingsverschijnselen optreden, terwijl ook de parasiet of het virus te gronde gaat en zich niet verder verspreidt.

Necrogene abortie (Necrotic abortion): De afstervingsverschijnselen bovengenoemd. (K ö h l e r). (Wilbrink spreekt van „abortogene necrose (abortogenic necrosis”. K ö h l e r had blijkbaar hierbij meer het oog op den parasiet, Wilbrink meer op de plant).

TERMEN, BETREFFENDE DEN ZIEKTEVERWEKKER

Pathogeen (Pathogen) (bijv. naamw.): In staat ziekte te verwekken.
 (zelfst. naamw.): Organisme, virus of ander agens, in staat ziekte te verwekken. Hiertoe behooren dus ook ziekteoorzaken, die gelegen kunnen zijn in de directe inwerking van atmosferische of bodeminvloeden. Er zijn ook niet pathogene parasieten, zooals de mycorrhizen vormende zwammen. De boom en de zwam leven in een wederkeerig parasitisme, meer bekend als symbiose.

Pathogeniteit (Pathogenicity): Vermogen om ziekte te verwekken.

Parasiet (Parasite): Organisme, levende in of in nauwe gemeenschap met de plant, aan welker weefsels het zijn voedsel geheel of gedeeltelijk ontleent. (Het C. T. W. betreft, in tegenstelling met Wilbrink, ook virus in deze definitie. Zoowel Wilbrink als het C. T. W. spreken van „functioneerende weefsels”, in plaats van „weefsels”. Wanneer perthophyten ook als parasieten worden beschouwd, kan men beter „functioneerende” weglaten. Münch n.l. betitelt als perthophyten de schimmels, die functioneerende weefsels dooden alvorens zich met de bestanddeelen ervan te voeden. Men kan echter dit dooden met behulp van door een schimmel afgescheiden stoffen als een eerste phase der voeding beschouwen. Sommige schimmels zijn van hun eerste contact met de plant af perthotrooph, later necrotrooph, zooals de *Sclerotinia's*; andere zijn aanvankelijk biotrooph, vervolgens perthotrooph, zooals *Colletotrichum Lindemuthianum*, volgens Leach (1923). Hiertusschen bestaan allerlei overgangen. Al deze schimmels worden door mij, evenals door Link (1933) parasieten genoemd, terwijl door het gebruik van de termen biotrooph, perthotrooph en necrotrooph de fasen worden aangegeven, waarin zij zich bevinden. Op deze wijze wordt tevens het gebruik der termen obligate parasiet, facultatieve saprophyt en facultatieve parasiet vermeden, die dikwijls, b.v. door Fischer en Gäumann, in andere beteekenis worden gebruikt dan bedoeld werd door De Bary, die ze uitdacht. De Bary toch noemt obligaat de parasiet, die voor het tot stand brengen van zijn volledige ontwikkeling een levende voedsterplant nodig heeft, Fischer en Gäumann de parasiet, die alle pogingen om hem in kunstmatige cultuur te brengen, weerstaat. Ook termen als holoparasiet en hemiparasiet worden vermeden; de laatste vooral laat twijfel over den aard van het parasitisme).

Biotrooph (Biotrophic). De phase, waarin zich de parasiet bevindt als hij zijn voedsel aan de levende deelen van de plant ontleent. (In de geneeskunde wordt gesproken van biotroop, zie hoofdstuk IV van Hauduroy (1931) „Le biotropisme des ultravirus: affinité essentielle pour le tissu vivant et particulièrement pour les

cellules se régénérant rapidement". Daar het in de plantenpathologie vooral op de voedingswijze aankomt wordt door mij, evenals door Link, de term „biotrooph" gebruikt. Vele parasieten, als *Uredineeën* en *Erysiphaceeën* en ook viren zijn voor hun bestaan vrijwel uitsluitend op dezen toestand aangewezen).

Perthotrooph (Perthotrophic): De toestand, waarin de parasiet zich bevindt, wanneer hij functioneerende weefsels doodt en er dan voedsel aan onttrekt. (Link spreekt van thymatrooph. De *Sclerotinia's* zijn perthothrophe parasieten; *Colletotrichum Lindemuthia* is een biotrooph-perthothrophe parasiet).

Necrotrooph (Necrotrophic): De toestand, waarin zich de parasiet bevindt gedurende de tijd, dat hij zich in de doode deelen van de waardplant bevindt en zich daarmee voedt. (*Nectria cinnabarina* en de *Venturia's* zijn perthotrooph-necrotrophe parasieten, bij de laatste gaat hieraan een biotrooph stadium vooraf).

Thyptomotroph (Thryptotrophic) wordt een in planten levend organisme genoemd, dat door afscheiding van stoffen het omringende weefsel zoodanig verandert, dat dit onder den invloed van ongunstige uitwendige omstandigheden gemakkelijker afsterft dan gezond weefsel, waarna het organisme zelf in het gedooide weefsel verder doordringt. (Dit is volgens Langner (1936) het geval bij de uitbreiding van *Dasyscypha Willkommii* in de weefsels van de *Larix*. Men kan deze zwam eigenlijk geen parasiet meer noemen, maar daar door haar medewerking het ziektebeeld tot stand komt, dat wij als larixkanker kennen, heeft zij beteekenis als pathogeen. Dit is de reden waarom deze term hier dient te worden opgenomen).

Mesotrooph (Mesotrophic) zijn de groene parasitische planten, die een gedeelte van de organische stoffen, waarmede zij zich voeden, zelf vormen, terwijl zij een ander gedeelte onttrekken aan haar waardplant. (Daar zij het midden houden tusschen „autotrophe" en „heterotrophe" planten, heeft Münch hiervoor de term mesoparasieten ingevoerd. Dat hij hierbij de term hemiparasieten vermijdt is, in verband met wat boven gezegd werd over de onzekerheid van wat met hemiparasieten bedoeld wordt, juist).

Virus: (Meervoudsvorm bestaat niet in het Latijn. „Vira" is onjuist, daar het „krachten" beteekent, „Viri" beteekent „mannen". In Nederland en Duitschland gebruikt men „viren", in Engeland en Amerika „viruses"). Voorzoover onderzocht zijn viren eiwitachtige stoffen, die op de protoplasten inwerken zonder ze aanvankelijk te doden. Hierbij wordt een grootere hoeveelheid virus opnieuw gevormd, die opnieuw protoplasten aantast, tengevolge waarvan sterker verspreiding in de plant plaats heeft dan in den regel bij door schimmels en bacteriën veroorzaakte ziekten voorkomt. Inwerking op de plant eenigszins overeenkomend met die van biotrophe parasieten.

Virulent: Vermogen bezittend om parasitaire of viruswerking uit te oefenen. (Wilbrink beschouwt „agressief” en „virulent” als synoniem; het C. T. W. gebruikt virulent in den zin van sterk pathogeen).

TERMEN, BETREFFENDE HET BINNENDRINGEN EN HET
DOEN BINNENDRINGEN VAN PARASIEET
EN VIRUS IN DE PLANT

Infectie (Infection): Proces van vestiging van de parasiet of het virus in de plant. (C. T. W.)

Infecteeren (Infect): Binnendringen en zich vestigen van de parasiet of het virus in de plant.

Infectieus (Infectious) is de plant, waar infectie van kan uitgaan.

Subinfectie (Subinfection): Infectie in een plant, die zoo resistent is, dat, dikwijls tegelijk met de geïnfecteerde cellen, de parasiet of het virus zelf te gronde gaat, of waarbij slechts geringe uitbreiding plaats heeft, zoo gering, dat de sporenvorming achterwege blijft en de plant niet infectieus wordt. (Fischer en Gaumann).

Inoculeeren (Inoculate): Het in- of aanbrengen, opzettelijk door den mensch of onopzettelijk door een insect, van een parasiet of virus of van materiaal, dat een parasiet of virus bevat, in of op een plant.

Incubatietijd (Incubation time): De tijd, die verloopt tusschen het tijdstip van inoculatie van een plant en het oogenblik, waarop zij ziektesymptomen begint te vertoonen.

Virusdragend of virulifeer (Viruliferous) is een insect, een parasiet of virus in zoodanigen toestand bevattend, dat er infectie door kan worden overgebracht (Storey (1939) en C. T. W. spreken van „infectief”).

Vector. Insect, dat een parasiet of virus overbrengt van een er door aangetaste naar een nog niet aangetaste plant op zoodanige wijze, dat er infectie op volgt.

Circulatietijd (Circulation time): De tijd, die verloopt tusschen het oogenblik van opnemen van een parasiet of virus door een insect en het tijdstip, waarop het in staat is dit in een plant te inoculeeren. (Ten opzichte van bepaalde viren bestaat bij bepaalde insecten een circulatietijd van enkele dagen, zooals Elze, Storey e.a. hebben aangetoond; ten opzichte van andere viren bestaat bij deze zelfde of andere insecten een circulatietijd van slechts enkele minuten. Deze korte circulatie is nog zeer raadselachtig, zie o.a. Storey).

Besmet (Infested): Deze term ware in tegenstelling met „infectieus” te reserveeren voor zaad of plantmateriaal, waarop of waar in zich pathogene organismen of viren bevinden, die er mee kunnen worden overgebracht, zonder dat het zelf ziek is, en voor cultuurmedia of voor grond („Infested” of „contaminated” C. T. W.).

Besmetten (Infest): De werkzaamheid van den mensch of van een insect of ander agens, waardoor de bovenbedoelde toestand van „besmet” zijn ontstaat.

TERMEN, BETREFFENDE HET GEDRAG VAN DE MEER OF
MINDER HERSTELDE VOEDSTERDPLANT BIJ
HERNIEUWDE INOCULATIE MET HETZELFDE
OF EEN VERWANT PATHOGEEN

Premuniteit (Premunity): Toestand, waarin de plant door gedeeltelijke of geheele infectie met een virus of parasiet gebracht is, tengevolge waarvan de deelen, die het virus of de parasiet bevatten, onvatbaar zijn geworden voor dezelfde of een nauw verwante ziekteverwekker. (Deze toestand komt vooral bij virusziekten voor, maar waarschijnlijk ook in de cellen, die grenzen aan door parasitaire bacteriën en schimmels aangetaste cellen (Duyfjes, 1935). Dat aan deze term de voorkeur gegeven moet worden boven „verworven immuniteit”, Price, 1932, „verworven resistentie”, Wilbrink, en „verworven tolerantie”, Wallace, 1939, blijkt reeds uit deze veelheid van woorden, die geen van alle geheel voldoen. Verdere argumenten voor de hier ingevoerde term laat ik aanstonds volgen).

Premunisatie (Premunization): Behandeling van de plant met het doel haar den toestand van premuniteit te doen aannemen.

ANDERE TERMEN

Dat termen als „humorale immuniteit”, Parker-Rhodes, 1939, en „antistoffen” voorloopig hier nog niet worden opgenomen, is te verklaren uit de onzekerheid, die nog bestaat over de begrippen, die er aan ten grondslag liggen. Het is trouwens de vraag of deze begrippen, waarvan in de volgende bladzijden nog iets gezegd zal worden, beteekenis voor de phytopathologie zullen krijgen. Deze twijfel moet ook worden geuit ten opzichte van Wilbrink's „geïnduceerde resistentie”, ongeveer overeenkomende met Whetzel's „artificial” immunization”. De vele pogingen om planten onvatbaar voor schimmels of insecten te maken door ze fungicide of insecticide stoffen te doen opnemen (Müller, 1926), hebben in 't algemeen een onbevredigend resultaat gehad, ofschoon niet kan ontkend worden, dat resistentie en gevoeligheid door den voedings-toestand sterk beïnvloed worden.

Verder is het moeilijk Nederlandsche woorden te vinden voor enkele phytopathologische begrippen. Als voorbeeld noem ik het Amerikaansche „systemic disease”, waarvoor wij met Bolle (1935) de term „systeemziekte” zouden kunnen gebruiken, wanneer wij ons

niet willen behelpen met een omschrijving als „inwendig zich sterk verspreidende ziekte”, zooals wij boven ook gedaan hebben met „aan ziekte ontsnappend”.

BIOTROPHIE EN ACTIEVE RESISTENTIE

De voeding der perthotrophe parasieten berust op stoffen, die worden afgescheiden en waarmee men experimenteeren kan. Dit is niet mogelijk bij de biotrophe parasieten. Van de plant kunnen, in tegenstelling met het dier, geen lichaamsvochten worden afgetapt. Tracht men uit haar weefsels vochten te persen, dan werken protoplasten en celvocht op elkaar in en de verkregen vochten reageeren heel anders met de bestanddeelen van den parasiet, dan bij het natuurlijk ziekteproces. Vandaar dat men bij de studie der resistentie van planten tegen biotrophe parasieten bijna uitsluitend op microscopische studie der weefsels is aangewezen. Ofschoon structuren en stoffen, die vóór de aantasting aanwezig waren als factoren van passieve resistentie, de infectie kunnen verhinderen of vertragen, komen pas wanneer de levende cellen bereikt worden de actieve weerstandskrachten in actie. In vele gevallen is waargenomen, dat de kern zich naar den kant van de cel beweegt, waar de parasiet nadert. In vatbare rassen reageeren volgens D u f r é n o y (1936) de protoplasten door snellere strooming en deeling der vacuolen. Hierbij worden, zonder dat de cel nog afsterft, stoffen gevormd, die door den parasiet als voedsel kunnen worden gebruikt. In resistente rassen daarentegen reageeren de protoplasten in het algemeen heftiger; er komen hierbij stoffen vrij, die zoowel den parasiet als de cel doen afsterven. Verschillende overgangstoestanden bestaan hiertusschen. De biotrophe parasieten zijn in den regel sterker en fijner gespecialiseerd in biotypen dan de perthotrophe organismen, in welke laatste de specialisatie niet geheel ontbreekt (*Sclerotinia*). Bij de biotrophe parasieten vindt men dan ook een groot aantal nuanceeringen in de hier slechts zeer in het kort beschreven processen. In extenso is wat hierover bekend is samengevat door B e n n e t t (1940).

Wat verder de viren betreft, zij tasten de protoplasten der voedsierplanten aan, vermeerderen zich daarbij, evenals biotrophe schimmels, en gaan, zoover men weet, niet als schimmels door de celwanden, maar door de plasmodiesmen van cel tot cel. Ook hier snellere strooming van de protoplasten, zoodra deze bereikt zijn, gevolgd, bij vele virusziekten, door vorming van amorphe neerslagen (x-bodies) en bij enkele bovendien door de vorming van kristalachtige stoffen, die eenige overeenkomst hebben met de schijnkristallen, waarin sommige van deze viren zelve zijn afgezonderd. Dat de planten ten opzichte van de viren een actieve re-

sistentie bezitten, blijkt o.a. uit de verzwakking („attenuation”) die verschillende viren ondergaan bij passage van bepaalde planten; deze verzwakking kan reversibel zijn, zij kan n.l. bij passage van de oorspronkelijke waardplant worden opgeheven („restoration”). Soms echter is voor verzwakking gehouden, wat in werkelijkheid is het overblijven eener componente van een virusmengsel. Voor viren, die zich slechts van elkaar door de hierbij optredende geringe verschillen in symptomen onderscheiden, kan, in navolging van Johnson en Hoggan (1935), de term mutanten gebruikt worden; zij beschouwen n.l. op experimenten steunend, het gewone tabaksmozaiekvirus als een muteerend virus. In hoeverre men ook van varianten en van rassen kan spreken is een vraag, die ons hier te ver voert. Viren, die in belangrijker punten, b.v. fysisch-chemisch, serologisch of in hun betrekking tot een vector van elkaar te onderscheiden zijn, zou men virus-soorten kunnen noemen. Ook hier bestaan overgangen. In specialiseering ten opzichte van voedselplanten naderen de viren tot de biotrophe parasieten.

NADERE MOTIVEERING VAN DE TERM PREMUNITIEIT

De term premuniteit is van Fransche oorsprong en werd in de humane en veterinaire pathologie reeds gebruikt voordat de plantenpathologie voor hetzelfde begrip op grond van in Nederlandsch-Indië, Amerika, Nederland, Engeland en Duitschland verrichte studiën de term „verworven immuniteit” invoerde. Van verworven immuniteit of kortweg immuniteit wordt in de geneeskundige wetenschap gesproken, wanneer de mensch of het dier, na van een infectie-ziekte genezen te zijn, gedurende een deel van zijn leven of den verderen duur daarvan voor deze ziekte onvatbaar blijft. Voor sommige ziekten van den mensch en de hogere dieren is aangetoond, dat het virus of het organisme, dat de ziekte heeft veroorzaakt, bij de genezing overwonnen en vernietigd is, maar dat er stoffen (z.g. antistoffen) in het lichaam, veelal in het bloed, zijn achtergebleven, die ditzelfde virus of organisme, mocht het opnieuw zijn binnengedrongen, onschadelijk maken. Wanneer deze vorm van onvatbaarheid aan de cellen gebonden is, noemt men haar „cellulair”, is zij gebonden aan circuleerende stoffen, dan noemt men haar „humoraal”.

Later is gebleken, dat, speciaal bij virusziekten, ook gevallen voorkomen, waarbij de mensch of het dier, na genezen te zijn, alleen zolang onvatbaar blijft, als het veroorzakende virus nog in de cellen van zijn lichaam aanwezig is; de vatbaarheid keert terug, zodra de verwekker der ziekte is vernietigd. In zulke gevallen spreekt men van „prémunition”. (Sergent et Perrot 1935, Lépine

1939; Doerr en Hallauer 1939, spreken van „infektionsgebundene Immunität).

De verworven immuniteit en de premuniteit zijn specifiek, d.w.z. zij beschermen het individu alleen tegen de ziekteverwekker, die tot het ontstaan van de toestand van onvatbaarheid aanleiding gegeven heeft.

Er moet dus ook onderscheid gemaakt worden tusschen „immuniseeren” en „premuniseeren”, waaronder men bewerkingen verstaat, die ten doel hebben door inenting b.v. met een weinig pathogene virus-mutant het lichaam tegen dreigende infectie met het meer pathogene virus te beschermen.

Wegens de reeds besproken veelheid van termen, die, toegepast op planten, eigenlijk geen van alle juist zijn, wordt door mij het woord „premuniteit” ingevoerd. Ook bij planten is de premuniteit specifiek. Zij is heel iets anders dan de verminderde vatbaarheid, die berust op een bepaalde voedingstoestand; de invloed daarvan toch is gewoonlijk niet specifiek, maar doet zich gelden tegenover verschillende niet verwante ziekten.

Men is er in Amerika toe overgegaan, van wat men daar „verworven immuniteit” noemt, drie typen te onderscheiden, n.l. het „chronische ziekte type” (chronic disease type), het „carrier type” en het „steriele type” (Price, 1940). De beide eerste typen onderscheiden zich slechts van elkaar in het uiterlijk van het beschermde individu. Bij het eerste type ziet de plant er ziek uit, bij het tweede lijkt zij bijna genezen te zijn. Dit verschil is niet essentieel, want ook planten van het tweede type zijn niet volkomen gezond en virusvrij geworden. Wel essentieel is het verschil tusschen de twee eerste typen en het derde, waarvoor de ingewikkelde en moeilijk te begrijpen term „steriel type van verworven immuniteit” is gebezigd.

Wanneer de term „premuniteit” ingang vindt, dan zou men nog slechts van „verworven immuniteit” kunnen spreken in het derde geval, waarin onvatbaarheid na de vernietiging van de ziekteverwekker is blijven bestaan. Zulke gevallen treden echter bij planten geheel op den achtergrond; zij zijn althans nog niet ontdekt.

VOORBEELDEN VAN PREMUNITEIT BIJ PLANTEN

Thung (1931) is de eerste geweest, die heeft ontdekt, dat een plant, na gereageerd te hebben op een in haar cellen gedrongen en in haar lichaam algemeen verspreid virus, niet meer reageert op een ander daaraan verwant virus. Zijn studiën werden verricht bij tabak en aanvankelijk gebruikte hij voor zijn proeven het gewone tabaksmozaiekvirus (Johnson's virus I) en het witte mozaiekvirus (Johnson's virus VI), maar later heeft hij van vele andere tabaks-

viren het vermogen nagegaan om de cellen in een toestand te brengen, waarin zij beschermd zijn tegen andere viren, en hij heeft ze gerangschikt naar den graad, waarin zij dit vermogen ten opzichte van elkaar bezitten.

„Ringspot” van tabak is de ziekte, waaraan Price (1932) zijn waarnemingen op dit gebied verrichtte. Zij wordt, evenals de gewone mozaiekziekte gemakkelijk overgebracht door sap van een zieke over bladeren van een gezonde plant uit te wrijven. Op de aldus geïnoculeerde bladeren ontstaan in drie dagen tijds necrotische ringen en een dag of vier later treden dergelijke symptomen in vrijwel het geheele bovenste deel van de plant op. Twee tot vijf weken, nadat de inoculatie heeft plaats gehad, begint het herstel. De oudste bladeren vallen af, de jongste zijn bijna vrij van symptomen, ze zijn alleen wat dikker en donkerder dan de topbladeren van gezonde planten. Daartusschen bevinden zich bladeren, waarvan de basis reeds vrijwel gezond is en in het topgedeelte waarvan nog necrotische zônes te zien zijn, die om de nerven heenloopen en waarvan de teekening doet denken aan den omtrek van een eikenblad. De vrijwel herstelde planten groeien wat langzamer dan gezonde.

Wingard (1928) bracht deze tabaksziekte over op 38 plantengeslachten, behorende tot 27 families. In vrijwel al deze planten trad een zekere mate van herstel op onder de normale omstandigheden, waaronder deze planten groeien. In zooverre verschilt dit herstel van de maskeering der symptomen, die bij sommige virusziekten is waargenomen onder speciale omstandigheden, zooals zeer hoge temperatuur.

Planten, die zich van „ringspot” hersteld hebben, zijn onvatbaar geworden voor een tweede aantasting door dezelfde ziekte of door het gele en het groene „ringspot”, welker viren men als mutanten van het „ringspot”-virus kan beschouwen. Voor andere viren, zooals dat van het tabaksmozaiek, het komkommermozaiek en een aantal andere ziekten, zijn zij vatbaar gebleven.

Er zijn nog enkele virusziekten van tabak en tomaat in Amerika bestudeerd, die zich in dit opzicht gedragen als „ringspot”, maar waarvan de behandeling ons te ver zou voeren.

Het door Oortwijn Botjes (1933, 1935) beschreven verschijnsel, dat van het complexe virus der topnecrose, dat aanwezig is in het ras Eersteling, in de eerste of tweede nateelt van de ermee gente Bravo-planten nog slechts een der componenten overblijft, welke componenten beschermt tegen het oorspronkelijke virus, is een ander voorbeeld van premuniteit.

IS DE PREMUNITEIT DER PLANTEN AAN DE CELLEN
GEBONDEN OF WORDEN ER OOK CIRCULEERENDE
ANTISTOFFEN GEVORMD

Wanneer een virus via plaatselijke inoculatie een plant in haar geheel ziek maakt, is zij ook in haar geheel gepremuniseerd tegen dit of een verwant virus. In planten, die slechts een locale reactie op bepaalde viren vertoonen, strekt de premuniteit zich niet verder, of niet veel verder, uit dan de geïnfecteerde cellen. Dit is b.v., zooals Price aantoonde, het geval bij *Nicotiana sylvestris*, die geïnoculeerd is met het tabaksmozaiek en waarvan twee dagen later blijkt, dat slechts geïnoculeerde, niet de andere deelen der bladeren beschermd zijn tegen de necrose verwekkende variant van het virus.

Wanneer planten van de ringspotziekte hersteld zijn, is het virus daarin nog slechts in geringe concentratie aanwezig. Men moet dus aannemen, dat in de plantencellen krachten of stoffen werkzaam zijn, die de virusvermeerdering remmen. Men heeft getracht het bestaan van zulke remmende antistoffen aan te toonen.

Wallace heeft gemeend hierin geslaagd te zijn en wel op de volgende wijze. In tabak, geïnoculeerd met het virus van de, in Californië voorkomende, „curly-top”-ziekte van de biet, treedt na verloop van tijd herstel op. Men kan het virus door de cicade *Eutettix tenellus* doen overgaan op gezonde planten, maar ook door deze te enten of te doen vergroeien met levende scheuten van zieke planten. Wanneer het virus van genezen planten door het insect is overgebracht, treedt een heviger ziekte op dan wanneer enting heeft plaats gehad. Dit zou er op wijzen, dat bij het enten, behalve het virus, ook antistoffen worden meegenomen, terwijl het insect slechts het virus verspreidt. Wanneer echter de „ringspot”-ziekte van genezen planten wordt overgebracht met enten, treden direct hevige symptomen op; hier zouden dus geen antistoffen bij het vergroeiingsproces meegaan. (Price).

Price heeft op andere wijze beproefd antistoffen aan te toonen. Het sap van tabaksplanten, die zich van „ringspot” hersteld hebben, zou, nadat het gedurende 10 minuten op 60 of 70° gebracht is, om het virus zelf te vernietigen, het infectievermogen van sap van zieke, nog niet herstelde planten, moeten verminderen. Op grond van deze overweging nam hij proeven. Hij kon echter niet met virusvrij gemaakt sap de beoogde anti-werking tot stand brengen. Toch kan niet gezegd worden, dat hiermee het bestaan van neutraliseerende antistoffen in de plant voorgoed van de baan is, want men weet niet welke invloed de temperaturen van 60 en 70° op de antistoffen, zoo zij toch bestonden, zouden hebben gehad.

Een andere poging om antistoffen op te sporen werd gedaan door Parker-Rhodes (1939). In bladeren van tarwekiemplanten, die door een der zwammen *Puccinia graminis tritici* en *P. triticina*

waren aangetast, doodde hij den parasiet door indompeling gedurende 15 minuten in water van 40 °C. Daarna inoculeerde hij deze bladeren opnieuw, hetzij met dezelfde *Puccinia*, die ze eerst geïnfecteerd had, of met de andere. Wanneer ze de tweede keer aangetast werden door dezelfde roestzwam, dan reageerden ze minder hevig, dan wanneer ze er de eerste keer door waren aangetast. Wanneer daarentegen de tweede aantasting door de andere *Puccinia* plaats had, dan was de reactie even sterk als in een niet eerder aangetast blad. Dit zou er op wijzen, dat, als gevolg van een infectie met een roestzwam, antistoffen in het blad gevormd zijn, die na den dood van deze roest blijven bestaan en een specifieke werking uitoefenen. De proefnemer beschrijft dit verschijnsel als „humorale immuniteit”. Nieuwe proefnemingen op dit gebied zullen moeten worden afgewacht, voor men het belang ervan voor de phytopathologie zal kunnen beoordeelen.

Tot slot moet worden opgemerkt, dat de verdere ontwikkeling der phytopathologische wetenschap met invoering van nieuwe of wijziging van bestaande termen gepaard zal gaan. De terminologie toch brengt ons er niet alleen toe onze begrippen zoo goed mogelijk in woorden te brengen, zij is ook een middel tot inventarisatie van de wetenschap, waar zij zich mee bezig houdt en zij volgt die wetenschap in haar groei.

LITERATUUR

- DE BARY, A. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, p. 381, 1884.
- BENNETT, C. W. The relation of viruses to Plant Tissues. Bot. Review VI, 9, 1940.
- BOLLE, P. C., Voortgezette Pokkah-Boeng-onderzoekingen. Proefst. Java-Suikerind. Verh. v. Leden, 19, 1935.
- COMMITTEE ON TECHNICAL WORDS. Definitions submitted by the Committee on Technical Words. Phytopathology XXX, 4, p. 363, 1940.
- DUFRENOY, J., Cellular immunity. Amer. Journ. Bot., XXIII, p. 70, 1936.
- DUYFJES, H. G. P., Het probleem der actieve immunisatie van planten tegen *Pseudomonas tumefaciens* Smith en Towns. Baarn, 1935.
- ELZE, D. L., De verspreiding van virusziekten van de aardappel (*Solanum tuberosum* L.) door insecten. Med. Landbouwhoogeschool, XXXI, 2, 1927.
- FISCHER, E. en GAUMANN, E. Biologie der Pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena, Gustav Fischer, p. 5, 6, 7, 1929.
- GASSNER, G., Untersuchungen über die Sortenempfindlichkeit von Getreidepflanzen gegen Rostpilze. Zentralbl. f. Bakt. Paras.k. u. Infect.kr. II Abt., p. 185, 1919.
- HAUDUROY. Les ultravirus. 2me Congrès intern. de Pathologie Comparée, Paris, I, p. 321, 1931.
- JOHNSON, J. and HOGGAN, J. A. A descriptive key for plant viruses. Phytopathology XXV, 3, p. 328, 1935.
- KÖHLER, E. Die Resistenzfrage im Lichte neuerer Forschungs-ergebnisse. Zentralbl. f. Bakt. Paras.k. u. Infect.kr. II Abt., p. 78, 1929.
- Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Herausg. v. O. Appel, VI B, 5ter Abschnitt, p. 362, 1939.
- LANGNER, W. Untersuchungen über Lärchen-, Apfel- und Buchenkrebs. Phytopathologische Zeitschr. IX, p. 111, 1936.
- Leach, J. G. The parasitism of *Colletotrichum Lindemuthianum*. Minn. Agr. Exp. St. Techn. Bull., 14, 1923.
- LEPINE, Ultravirus et immunité. 4me Congresso internazionale di patologia comparata, I, p. 19, 1939.
- LINK, G. K. K. Etiological phytopathology. Phytopathology XXIII, p. 843, 1933.
- MORSTATT, H. Allgemeine Pflanzenpathologie. Handbuch d. Pflanzenkr., 6te Aufl. I, 1, p. 159, 1933.
- MÜNCH, E. Ueber einige Grundbegriffe der Phytopathologie. Zeitschr. f. Pflanzenkr. XXXIX, p. 276, 1929.
- MÜLLER, A. Die innere Therapie des Pflanzen. Mon. z. angew. Entomologie, 8, Berlin, 1926.
- OORTWIJN BOTJES, J. G., Verzwakking van het virus der topnecrose en verworven immuniteit van aardappelrassen ten opzichte van dit virus. Tijdschr. over Plantenz. XXXIX, 1933.
- Vermindering van de vatbaarheid voor bepaalde virusziekten bij sommige aardappelrassen. Landbouwk. Tijdschr. XLVII, p. 651, 1935.
- De stand van het immuniteitsvraagstuk bij virusziekten van planten. Tijdschr. over Plantenz. XLII, p. 1, 1936.
- PARKER-RHODES, A. F. T. Humoral immunity among plants. Nature, CXLIV, 3656, p. 907, 1939.
- PRICE, W. C. Acquired immunity to ringspot in *Nicotiana*. Contr. Boyce Thompson Inst. IV, 3, p. 359, 1932.
- Generalised defense reactions in plants. Amer. Naturalist LXXIV, p. 117, 1940.

- SERGEANT, E. et PERROT, L. L'immunité, la prémunition et la résistance innée. Archives de l'Institut Pasteur d'Algérie XIII, p. 279, 1935.
- STOKEY, H. H. Transmission of plant viruses by insects. Botanic. Rev. V, 4, p. 240, 1939.
- VAVILOV, N. Immunity of plants to infectious diseases. Moskou 1919.
- THUNG, T. H. Smetstof en Plantencel bij enkele virusziekten van de tabaks-plant. Handelingen 6de Nederl. Ind. Natuurw. Congres, p. 450, 1931.
- WALLACE, J. M. Recovery from and acquired tolerance of curly top in *Nicotiana tabacum*. Phytopathology XXIX, p. 743, 1939.
- WHETZEL, H. H. The terminology of Phytopathology. Proc. Intern. Congress of Plant Sc., 2, p. 1204, 1929.
- WILBRINK, G. The need of uniform terms in plant pathology. 6de Internat. Botan. Congres Amsterdam, Vol. II, p. 204, 1935.
- Definitions submitted by G. Wilbrink. Phytopathology XXX, 4, p. 365, 1940.
- WINGARD, S. A. Hosts and symptoms of ringspot, a virus disease of plants. Journ. Agric. Res. XXXVII, p. 127, 1928.

SUMMARY

This paper contains a list of phytopathological terms used by the author in his lectures. In general he agrees with Wilbrink and the Committee of Technical Words (Phytopathology XXX, 4, p. 363 and 365) submitting, however, some additions and corrections. In the present author's list the English translations of the terms have been added. The principle additions and corrections are the following:

Terms concerning the host

Disposition: The changeable, reversible condition of susceptibility of the individuals belonging to species or varieties of plants, which condition depends on environmental factors.

Masking: The partial or entire disappearance of symptoms of viroses under certain environmental conditions.

Terms concerning the pathogen

Biotrophy: Phase of a parasite or pathogen during which it derives its nutrition from the living cells of the host (The *Uredineae*, *Erysiphaceae* and also the *viruses* depend for their „feeding” entirely on the living host).

Perthotrophy: Phase of a parasite or pathogen in which it kills the functioning tissues of the host (Münch) (*Sclerotinia* sp. are perthotrophic parasites. *Colletotrichum Lindemuthianum* is a biotrophic-perthotrophic parasite according to Leach).

Necrotrophy: Phase of a parasite or pathogen in which it feeds on the dead parts of its host (*Nectria cinnabarina* is a perthotrophic-necrotrophic parasites).

The adjectives „biotrophic”, „perthotrophic” and „necrotrophic” in connection with parasites are introduced by the present author because the term „obligate” parasite has been used by Fischer and Gäumann in a sense differing from the original meaning, which was attached to it by de Bary. Moreover several parasites change during their life their relation to the host.

Thryptotrophic is a parasite or pathogen which lives in a host, the tissues of which are changed by it in such a way that they become more sensitive

to unfavorable external conditions (*Dasysegypha Willkommii*, according to Langner).

Mesotrophic are chlorophyll containing parasites which derive a part of their nutrition from autotrophic plants (Münch).

Terms concerning the behaviour of a more or less recovered host on renewed inoculation with the same or a related pathogen

Premunity: Condition of a plant, resulting from partial or entire infection with a virus or parasite, in which the infected parts are nonsusceptible for the same or a related pathogen.

This condition exists according to Thung and subsequent authors in plants infected with some viruses. It exists also, according to Duyfjes a.o., in the neighbourhood of cells infected by some bacteria and fungi. This term is preferred because previous authors have a confusing multitude of terms for this conception e.g. „acquired immunity” (Price), „acquired resistance” (Wilbrink), „acquired tolerance” (Wallace). The difference made by Price between „chronic disease type of acquired immunity” and „carrier type of acquired immunity” is not essential since carriers as a rule are not entirely free from symptoms; both these types are cases of premunity. The „sterile type of acquired immunity” does, as far as is known, not occur in plants.

The term premunity is borrowed from human pathology („prémunion” Sergent and Perrot). For this conception Doerr used a less clear term viz. „infektionsgebundene Immunität”.

Premunization: Treatment applied to a plant in order to confer premunity on it.

Terms concerning infection and inoculation

Subinfection: Infection in a plant which suppresses the parasite in such a degree that it does not become infectious (Gäumann).

Incubation: Space of time between the moment of inoculation of a plant and the moment of appearance of symptoms.

Viruliferous: is an insect, containing a virus in such a form that it can produce infection (according to Storey and C. T. W. „infective”).

Circulation period: Space of time between the moment a suitable species of insect feeds on a diseased plant and becomes viruliferous and the moment it inoculates the parasite or virus by feeding on other plants which, if susceptible, are thereby infected.