RHABDOCLINE PSEUDOTSUGAE SYDOW,

OORZAAK EENER ZIEKTE VAN DOUGLASSPAR

DOOR

Dr. Ir. H. VAN VLOTEN

UITGEVERIJ C. A. MEES, SANTPOORT
MCMXXXII

INLEIDING

Het feit dat men in Europa slechts over een betrekkelijk gering aantal inheemsche boomsoorten beschikt, heeft geleid tot het invoeren van soorten uit andere werelddeelen. Soms is een verrijking van de Europeesche boomflora hiervan het gevolg geweest, hoewel ook teleurstellingen niet zijn uitgebleven.

Het succes van den aanplant buiten het natuurlijke verspreidingsgebied hangt niet alleen af van klimatologische factoren. Ook parasitaire organismen kunnen daarbij beslissend zijn. Zoo heeft men het planten van de Amerikaansche *Pinus Strobus* in Europa moeten opgeven, omdat deze daar werd aangetast door *Cronartium ribicola*, een oorspronkelijk alleen in Europa inheemsche roestzwam.

Van veel belang is het dus, te weten, hoe de parasieten, die reeds vóór het invoeren van den exoot in het nieuwe gebied aanwezig zijn, zich tegenover hem zullen gedragen.

Anderzijds bestaat de kans, dat met de geïmporteerde boomsoort parasieten worden gebracht naar een nieuw gebied. De ingevoerde parasieten kunnen dan niet alleen gevaar opleveren voor den exoot zelf, maar ook voor inheemsche houtsoorten. Een bekend voorbeeld hiervan is *Endothia parasitica* (Murr.) And. and. And., die met *Castanea mollissima* uit China in Amerika gekomen is en daar de *Castanea dentata* in zijn bestaan bedreigt.

Een van de exotische boomen, die voor Europa en ook voor Nederland van groote beteekenis is geworden, is de in Noord-Amerika inheemsche Douglasspar.

Jarenlang zijn Douglassparren ingevoerd, zonder dat sommige van de parasieten, die er in Amerika op voorkomen, ook hier werden

aangetroffen. Men heeft aanvankelijk het geluk gehad, gezonde boomen te importeeren of de ziekteverwekkers zijn niet meegekomen, doordat men zaad heeft gebruikt.

Tenslotte hebben echter twee belangrijke vijanden van den Douglas, *Chermes Cooleyi* Gillette en *Rhabdocline Pseudotsugae* Sydow Europa bereikt. Eerst zijn de beide parasieten alleen in Groot Brittannië gevonden. Sinds 1928 heeft men met de genoemde Rhynchoot en sedert 1930 met de Ascomyceet ook op het Continent van Europa kennis gemaakt.

Reeds in hetzelfde jaar 1930 gaf de nieuwe, door *Rhabdocline Pseudotsugae* veroorzaakte ziekte Duitschland aanleiding, om maatregelen te nemen tegen verderen import van den parasiet, door den invoer te verbieden van sommige naaldhoutsoorten. Frankrijk volgde dit voorbeeld spoedig.

Het is dan ook in meer dan één opzicht dat *Rhabdocline Pseudotsugae* Sydow belangstelling verdient. Zij vraagt onze aandacht zoowel om het gevaar voor den Douglasspar, die met zooveel succes is aangeplant in ons land, als om de beteekenis, die de Rhabdocline-ziekte heeft voor den exporthandel in boomkweekerijproducten en de daarmede samenhangende internationale belangen.

HOOFDSTUK I

BIOLOGIE, MORPHOLOGIE EN SYSTEMATISCHE PLAATS VAN RHABDOCLINE PSEUDOTSUGAE SYDOW

§ 1. *Inleiding.*

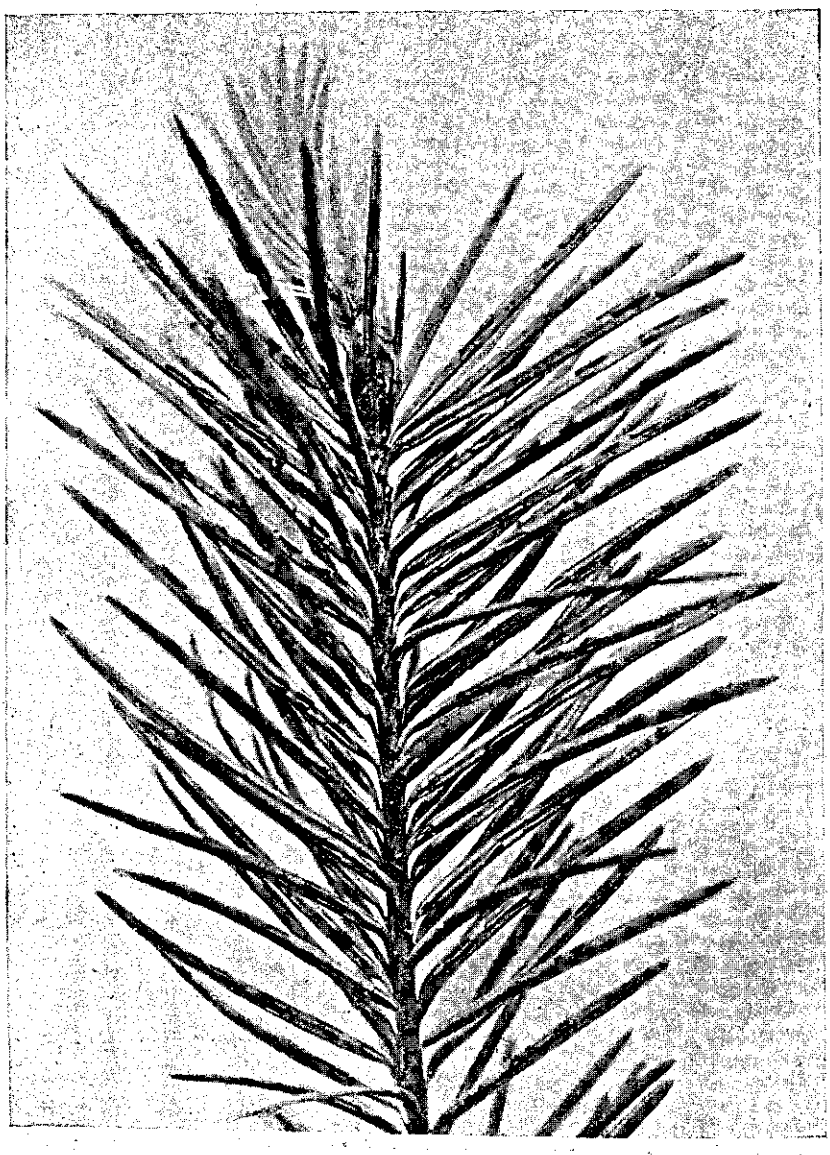
Rhabdocline Pseudotsugae Sydow is een Ascomyceet, die de naalden van den Douglasspar aantast en er apotheciën op vormt.

WEIR ontdekte de zwam in Amerika (107).

De ascosporen zijn rijp in den tijd, dat de jonge naalden uitloopen (Afb. 1). Deze worden geïnfecteerd; er vormt zich een intracellulair mycelium. In den loop van den eersten winter krijgen de naalden bruine vlekken, waarna uit het intracellulaire een intercellulair mycelium groeit. Op de nekrotische bruine vlekken worden in het volgende voorjaar de apotheciën gevormd. Daarna vallen de naalden af, dat is dus in het begin van hun tweede vegetatieperiode. Gezonde naalden daarentegen blijven vijf jaren en langer aan de takken zitten.

Rhabdocline Pseudotsugae is tot nu toe alleen bekend op den Douglasspar. Op geen enkele andere Conifeer is de zwam ooit gevonden. Een mededeeling van SCHUPHAN (83) over het voorkomen van Rhabdocline op *Abies pinsapo* en *A. nobilis* is zeer terecht tegengesproken door VAN POETEREN (75).

Wel zijn door DAVIS (11 : 424) eenige zwammen op de naalden van verwante boomsoorten beschreven als Phacidium sp., waarvan



Afb. 1. Rijpe apotheciën (vochtig) op overjarige naalden, nieuwe scheut ontluikend. 15-5-1931.

Reife Apothecien (feucht) auf vorjährigen Nadeln, neuer Jahrestrieb austreibend.

gebleken is, dat zij niet tot het geslacht *Phacidium* behooren[1]), maar volgens de beschrijving door DAVIS in den bouw van hun apotheciën verwantschap vertoonen met *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. Deze zwammen zijn: *Ph. planum* op kwijnende naalden van *Pinus Strobus*, *Ph. expansum* op naalden van *Picea mariana*, die gedood worden, voordat de apotheciën verschijnen, en *Ph. balsameae* op naalden van *Abies balsamea*, die bruin worden en afsterven.

Geen van deze drie zwammen is identiek met de zwam op Douglasspar.

Rhabdocline Pseudotsugae Syd., heeft het karakter van een obligaten parasiet.

Er zijn eenige feiten, die ons daartoe doen besluiten.

Het is namelijk tot nu toe onmogelijk gebleken, om uit ascosporen de zwam in reincultuur te verkrijgen.

Bovendien is het niet gelukt, om mycelium op kunstmatige voedingsbodem te isoleeren uit zieke naalden. Ook de pogingen met naalden, waarbij het intercellulaire mycelium al ontwikkeld was, hadden een negatief resultaat.

PLASSMANN meent de zwam in reincultuur te hebben verkregen. Door zijn welwillendheid kreeg ik een van zijn cultures. De zwam, die mij werd toegezonden, bleek op verschillende voedingsbodems (moutagar, alkalisch, en kersagar, zuur) uitstekend te groeien.

Ik meen te moeten betwijfelen, of PLASSMANN inderdaad *Rhabdocline Pseudotsugae Sydow* heeft geïsoleerd.

De levenswijze van de zwam als parasiet van den Douglas getuigt van een zoo hoog ontwikkeld parasitisme, dat het mislukken van de pogingen, om de zwam op kunstmatige voedingsbodems te kweeken, geen verwondering behoeft te wekken.

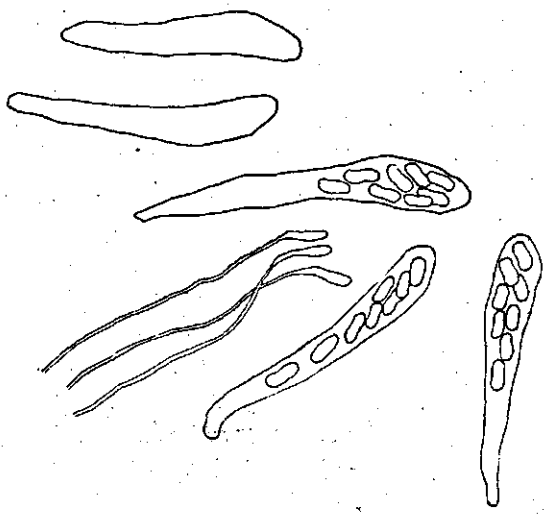
§ 2. *De kieming der Ascosporen*

Literatuur.

De kieming der ascosporen is het eerst door MALCOLM WILSON en MARY J. F. WILSON bestudeerd in druppels steriel water. De

[1]) Davis zelf schrijft, dat hij niet zeker is van de juiste systematische plaats der zwammen.

auteurs berichten hierover (109 : 39), dat de meeste sporen ééncellig worden uitgespoten uit de asci, maar spoedig tweecellig worden. Een aantal sporen is echter reeds in de ascus tweecellig, zonder dat daarin kieming is te constateeren. Na het uitspuiten worden de meeste sporen, die omgeven zijn door een slijmlaag, bijna onmiddellijk tweecellig. De twee cellen zijn aanvankelijk hyalien, maar later wordt een van beide donker gekleurd. Deze cel vormt een kiembuis, terwijl de andere hyalien blijft en niet kiemt. De sporen blijven door middel van hun slijmlaag kleven aan de naalden.



Afb. 2. Asci met ascosporen, paraphysen. 250 x.
Ascen mit Ascosporen, Paraphysen.

Volledigheidshalve dient hier te worden vermeld dat VON TUBEUF (94 : 76) in 1928, na onderzoek van materiaal uit Schotland, de mededeelingen van de Schotsche onderzoekers heeft bevestigd.

M. WILSON en M. J. F. WILSON geven als hun meening te kennen, dat „it is difficult to ascertain which is the normal method of germination".

Kieming op kunstmatige voedingsbodems.

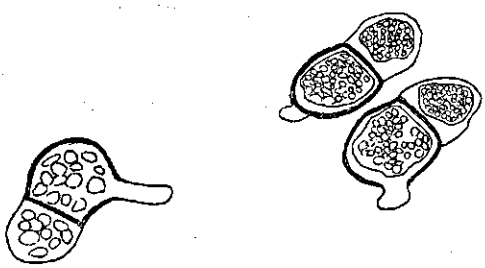
Bij pogingen, om *Rhabdocline Pseudotsugae* in reincultuur te brengen, uitgaande van de ascosporen, heb ik de kieming bestu-

deerd. Daarbij is gebruik gemaakt van verschillende voedingsbodems, steriel water, maisagar, moutagar + 1 % aftreksel van Douglasnaalden, perssap van naalden gefiltreerd door een kaars van Chamberland, Czapek-agar met aldus gefiltreerd perssap, Millard-saccharose agar, dezelfde agar met het perssap, kersagar met zetmeel en met naald-aftreksel.

In vele gevallen verliep de kieming geheel, zooals in de literatuur is beschreven.

Het voorkomen van tweecellige ascosporen in de asci, is een uitzondering. In den regel worden de sporen ééncellig uitgespoten. Kieming in de asci is niet waargenomen. (Afb. 2.)

Het kiemen begint altijd met de vorming van een dwarswand.



Afb. 3. Kiemende ascosporen in vochtige kamer op Czapek-agar + gefiltreerd perssap na 2 dagen. 1110 x.
Keimende Ascosporen in feuchter Kammer auf Czapek-agar mit filtriertem Presssaft nach 2 Tagen.

Ook komt wel eens een spore voor met twee dwarswanden, waarbij dan een smalle derde cel wordt gevormd. Altijd echter wordt één van de twee (of drie) cellen der kiemende ascospore grooter dan de andere, haar wand wordt dikker en donkerbruin, terwijl de andere cellen hyalien blijven.

De donkere cel vormt dan een kiembuis, die op een willekeurige plaats van den vrijen cel-omtrek kan ontstaan (Afb. 3). Deze kiembuis is aanvankelijk hyalien, maar haar wand kan na eenigen tijd dezelfde donkere kleur aannemen als de kiemende cel (Afb. 4).

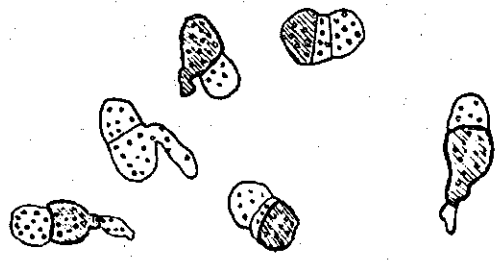
Het is niet gelukt, om de zwam tot verderen groei te brengen op kunstmatige voedingsbodems. Verder dan tot het vormen van de korte kiembuizen is het bij deze pogingen niet gekomen.

De kieming der ascosporen in de natuur.

Zooals hieronder nader besproken wordt, is het mogelijk, om de vorming en rijping der apotheciën van *Rhabdocline Pseudotsugae* kunstmatig belangrijk te vervroegen.

In de natuur zijn de apotheciën rijp in het begin van Mei. Rijpe apotheciën zijn er in elk geval ten tijde, dat de knoppen van den Douglas uitloopen, zooals op afbeelding 1 te zien is.

In 1932 zijn er kiemkrachtige sporen gevonden op 6 Mei, terwijl de epidermis boven de jonge apotheciën van vele Douglasnaalden

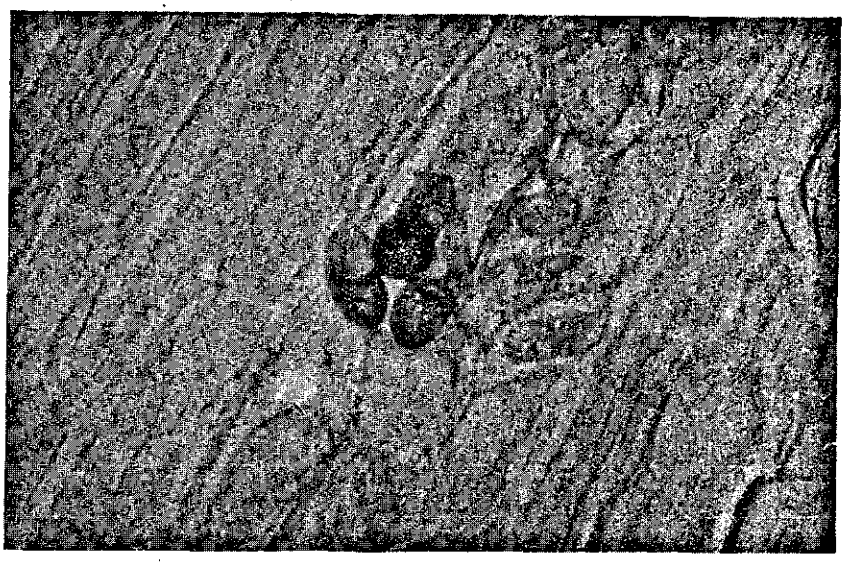


Afb. 4. Gekiemde ascosporen in vochtige kamer op moutagar + 1 % naaldaftreksel na 5 dagen.

Gekeimte Ascosporen in feuchter Kammer auf Maltzagar + 1 % Nadeldekokt nach 5 Tagen.

al einde April was opengebarsten. Tusschen 14 en 17 Mei begonnen de eerste boomen uit te loopen. De apotheciën waren dus in 1932 rijp vóór het uitloopen van den Douglas.

Dat de ascosporen in de apotheciën reeds begin Mei kiemkrachtig waren, is gebleken uit kunstmatige infectieproeven. Op 6 Mei zijn jonge scheuten van een vatbaren Douglas, die in een kas al eerder was uitgeloopen, afgesneden en in een steriele petrischaal met vochtig filtreerpapier gebracht boven naalden met jonge apotheciën. Na 2 x 24 uur waren talrijke gekiemde ascosporen op de naalden te zien; zelfs met het bloote oog waren de gekiemde sporen met hun ééne donkere cel zichtbaar als zwart stof. Op 9 Mei werden door middel van afgesneden takken met jonge apotheciën van Rhab-



Afb. 5. Ascosporen op den onderkant van een Douglasnaald. Drie rechts 1-cellig en hyalien; drie links 2-cellig, een cel donkerder. 840 x.

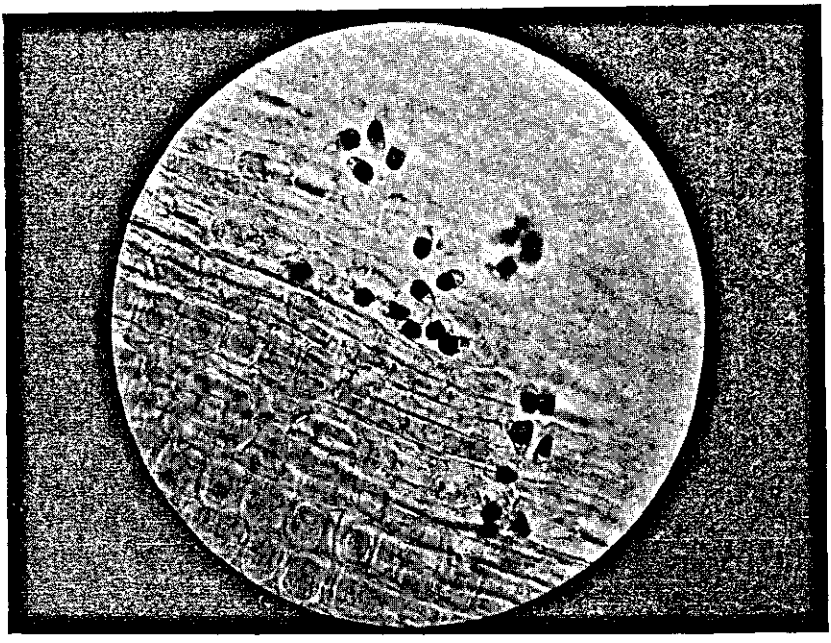
Ascosporen auf der Unterseite einer Douglasnadel. Drei rechts einzellig und hyalin; drei links zweizellig, eine Zelle dunkler.

docline jonge, overjarige Douglasplanten geïnfecteerd, die, eveneens in een kas gekweekt, reeds jonge scheuten hadden gevormd. Op 10 Mei bleken bij mikroskopisch onderzoek van eenige naalden van deze planten ook hierop gekiemde sporen vast te kleven.

De periode, gedurende welke ascosporen aanwezig zijn, is vrij lang. Op 22 Juni 1932 zijn onder of op eenigen afstand van zieke boomen nog sporen opgevangen in steriele petrischalen met wateragar.

Bij de eerste waarnemingen over de kieming der ascosporen van *Rhabdocline Pseudotsugae* is door de Schotsche onderzoekers in het midden gelaten, hoe de kieming onder normale omstandigheden verloopt.

Uit het onderzoek van jonge naalden, die dicht bij de scheuten met rijpe apotheciën zitten, bleek mij, dat ook in de natuur de kieming plaats heeft op de bovenbeschreven wijze. De ascosporen kleven, dank zij hun slijmlaag, vast aan de naalden. De meeste



Afb. 6. Gekiemde ascosporen op den onderkant van een Douglasnaald (31-5-1930) 250 x.
Gekeimte Ascosporen auf der Unterseite einer Douglas-Nadel (31-5-1930).

sporen die, zooals reeds gezegd, aanvankelijk ééncellig en hyalien zijn, deelen zich door een dwarswand in twee cellen. Eén van deze cellen wordt donkerbruin tot zwart, de andere blijft hyalien en verschrompelt. De bijgevoegde mikrofoto van den buitenkant van een Douglasnaald toont, welke hoeveelheden ascosporen op de naalden terecht komen, als zij in de nabijheid van apotheciën uitgroeien.

Op afbeelding 6 is ook te zien, dat vaak de 8 ascosporen, of tenminste een aantal ascosporen uit één ascus dicht bij elkaar op de naalden vast kleven. Bij naalden, die zich verder van de apotheciën bevinden, bijv. aan boomen, die niet onmiddellijk naast een ziek exemplaar staan, zijn de ascosporen meest geïsoleerd of hoogstens met hun tweeën naast elkaar te vinden. Dit wijst erop, dat de sporen uit één ascus, die tegelijk uitgespoten worden, niet als één geheel verder getransporteerd worden, maar, op grooteren afstand, ver-

spreid terecht komen. Dit feit wordt bevestigd door de proeven, waarbij ascosporen zijn opgevangen in steriele petrischalen met water-agar.

De foto's illustreeren verder ook het verloop van de kieming in de natuur.

Op materiaal van 26 Mei 1931 waren vele hyaliene ééncellige sporen te vinden, naast anderen, waarvan de kieming al in een verder stadium verkeerde. Op afbeelding 5 liggen zes ascosporen naast elkaar boven een huidmondje. Drie van deze sporen zijn nog ééncellig, geheel hyalien en in twee der sporen is duidelijk de celkern te zien, die ongeveer centraal ligt. De drie andere sporen zijn reeds gedeeld. Twee van deze vertoonen een begin van bruinkleuring. De derde heeft duidelijk één donkere opgezwollen cel en één hyaliene cel. Op de andere foto hebben alle ascosporen al twee cellen waarvan de eene zwart gekleurd en grooter is dan de andere, die hyalien is gebleven (Afb. 6).

Op de jonge naalden, die ik in de natuur verzameld heb, kon ik hoogst zelden — en dan nog niet meer dan een aanduiding van — een kiembuis vinden.

In de reeds hierboven genoemde proeven daarentegen, met jonge scheuten van Douglas boven naalden met apotheciën op vochtig filtreerpapier, hebben vele sporen korte kiembuizen gevormd. Deze kiembuizen hadden dezelfde donkere kleur als de kiemende cel der ascosporen. Hetzelfde verschijnsel is geconstateerd op naalden van kunstmatig geïnfecteerde planten, die 3 x 24 uur onder glazen stolpen vochtig zijn gehouden.

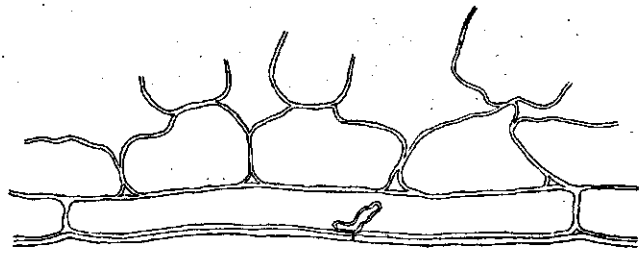
§ 3. *De infectie der naalden.*

Alleen zeer jonge naalden worden geïnfecteerd en deze infectie heeft plaats spoedig, nadat de sporen op de naalden gekiemd zijn.

De wijze, waarop het mycelium de naalden binnendringt, is door mij in uit de hand gemaakte coupes vastgelegd. Een groot bezwaar was daarbij, dat de ascosporen zeer gemakkelijk bij het snijden loslaten. Het gelukte dan ook pas, om coupes te verkrijgen met de gekiemde ascosporen en de binnendringende kiemhyphen, nadat in petrischalen extreem groote hoeveelheden ascosporen op

jonge naalden opgevangen waren. Daarbij kon op talrijke andere plaatsen een uiterst fijn kanaaltje door de cuticula en de buitenwand van de epidermis worden waargenomen, dat de hierin zichtbare hyphe zich geboord moet hebben. Ook was een iets dikker gedeelte van de kiemhyphen in het lumen van vele epidermiscellen te zien, maar de sporen, waaruit zij waren ontstaan, waren in de coupes meestal niet aanwezig; zij moeten dus afgebroken zijn (Afb. 7).

Om het mikroskopische beeld duidelijk te maken, heb ik de oplossing van Bleu Coton in Lactophenol-alcohol volgens het recept van Lepik (49) gebruikt. Daarbij wordt geen kleuring der celwanden



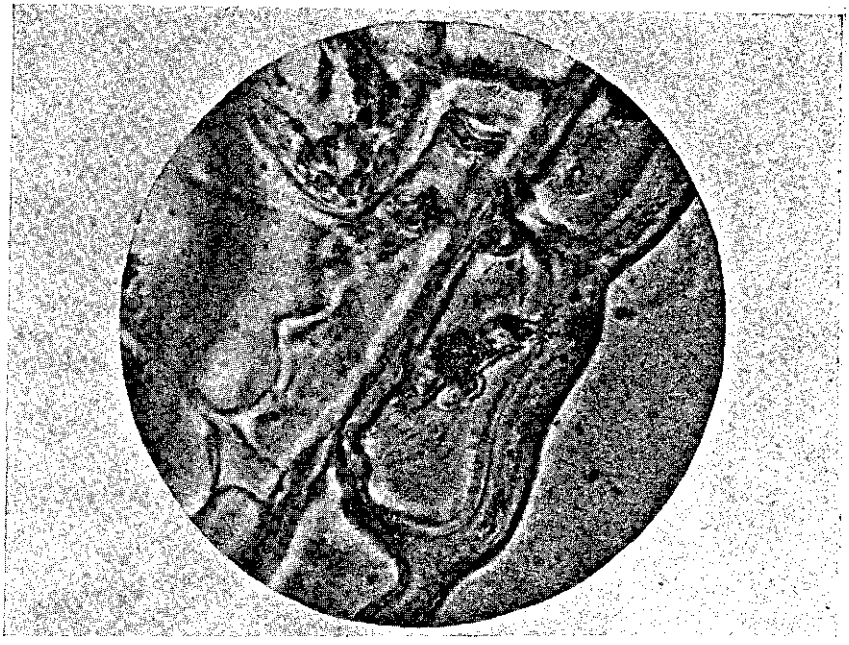
Afb. 7. Jonge epidermiscel met kiemhyphe. Doorboring cuticula en buitenwand als dunne streep zichtbaar. Ascospore afgebroken. Lengtedoorsnede. 430 x.

Junge Epidermiszelle mit Keimschlauch. Durchbohrung der Kutikula und Aussenwand als schmaler Strich zu sehen. Die Ascospore abgebrochen.

van het mycelium verkregen, maar wel een blauwkleuring van het cytoplasma der zwamdraden.

De kiembuis der ascosporen van *Rhabdocline Pseudotsugae* dringt dus in de naald, door ter plaatse waar de spore vastkleeft, de cuticula en buitenwand der epidermiscel te doorboren.

De fijnheid der kiemhyphe op het tijdstip van het indringen doet vermoeden, dat het proces als een mechanische prik is te beschouwen en niet als een chemische inwerking, een opvatting die in overeenstemming is met de tegenwoordig heerschende meening over het rechtstreeks binnendringen van parasitaire zwammen in epidermiscellen van hoogere planten (4, 7). Zoodra het mycelium de andere zijde van den wand bereikt, verdikt het zich, terwijl ook de wand

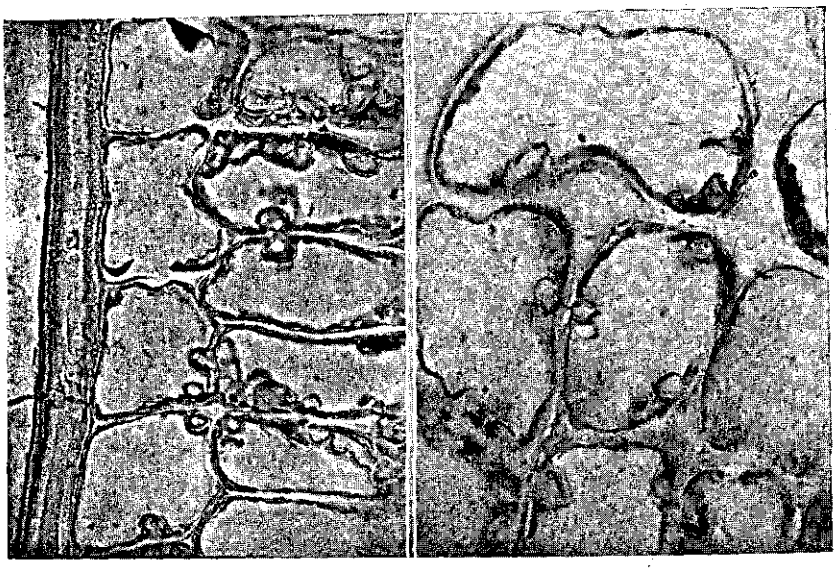


Afb. 8. Mycelium in de epidermiscel van een naald en verder in het chlorenchym doorgedrongen. Plaats, waar het mycelium uit den buitenwand van de epidermiscel komt, duidelijk te zien. (Lengtedoorsnede) 360 x.

Myzel in der Epidermiszelle einer Nadel und weiter in das Chlorenchym vorgedrungen. Die Stelle, wo das Myzel aus der Epidermisaussenwand in das Lumen der Zelle tritt, deutlich (Längsschnitt).

dikker wordt. Ook bij den verderen groei van het mycelium, uit de eerst geïnfecteerde epidermiscel in een andere epidermiscel en in het chlorenchym, herhalen zich deze processen. Bij het doorboren van een wand spitsen de cellen van het mycelium zich toe en aan de andere zijde nemen zij dadelijk weer hun typische vorm en afmetingen aan. Eenige voorbeelden hiervan zijn mikrofotografisch vastgelegd (Afb. 9 en 10).

Ook in latere stadia van ontwikkeling der naalden zijn de plaatsen, waar het mycelium in de epidermis is binnengedrongen, nog zichtbaar, doordat op die plaatsen een stukje van het breedere deel der kiemhyphe door de sekundaire verdikking van den wand is omgeven (Afb. 8).



Afb. 9. Mycelium in het chlorenchym (Lengtedoorsnede). Doorboring van den wand duidelijk te zien. 260 x.

Myzel im Chlorenchym (Längsschnitt). Durchbohren der Zellwand deutlich zu sehen.

Afb. 10. Als afb. 9. 360 x.

De naalden worden niet alleen geïnfecteerd aan hun onderkant, ook sporen, die aan den bovenkant der naalden terecht komen, kunnen daar kiemen en binnendringen.

Omdat door WEIR vermeld wordt, dat in den vroegen winter lichtgele vlekken ontstaan aan den onderkant der geïnfecteerde naalden en dat eenigen tijd later ook de daarboven liggende deelen der naalden geel worden (107 : 100), zou men geneigd kunnen zijn, aan te nemen, dat de infectie alleen plaats heeft aan den onderkant. En aangezien zich alleen dáár de huidmondjes bevinden, ligt het voor de hand, aan een infectie door de huidmondjes te denken.

Alleen al het feit, dat slechts naalden van het laatste jaar en geen oudere naalden ziek worden, maant tot voorzichtigheid ten opzichte van een dergelijke veronderstelling. Ook op de oudere naalden komen immers de ascosporen terecht, zooals gemakkelijk vast te

stellen is. Vooral oudere naalden, die zich in de onmiddellijke nabijheid van rijpe apotheciën bevinden, zijn bezaaid met ascosporen. Kieming heeft hier wel plaats, de sporen worden tweecellig en één cel wordt donkergekleurd, maar de kiemhyphen kunnen de cuticula en buitenwand van de epidermis niet meer doorboren. Als de infectie door de stomata plaats had, dan zouden de oudere naalden zeker niet minder toegankelijk zijn dan de jongere.

Daarbij komt nog dat de verkleuring van de zieke naalden in de meeste gevallen niet verloopt, zooals WEIR aangeeft. De verkleuring begint aan den bovenkant even goed als aan den onderkant en er zijn zelfs naalden geobserveerd, waarbij de meeste infecties aan de bovenzijde hadden plaats gehad en de tegenoverliggende zijde door het mycelium heelemaal niet bereikt was, waar dus de nekrotische vlekken beperkt bleven tot het gedeelte van het chlorenchym boven den centralen cylinder.

Bovendien groeit het mycelium van Rhabdocline in het eerste stadium van de ziekte zuiver intracellulair.

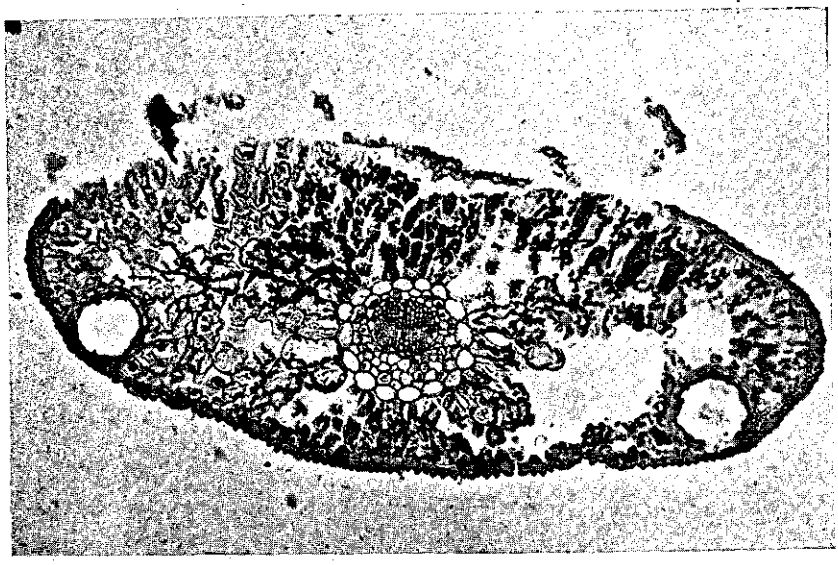
Er is in de talrijke preparaten, die onderzocht zijn, nergens een aanduiding gevonden, dat het mycelium van *Rhabdocline Pseudotsugae* gedurende de eerste 6 à 7 maanden intercellulair groeit. Terwijl de chlorenchymcellen rondom de ademholten onder de huidmondjes en zelfs de nevencellen der stomata en andere cellen van de epidermis mycelium herbergen, is in de ademholte zelf of in de stomata gedurende dit stadium van de ziekte nooit mycelium aangetroffen.

Directe infectie van de epidermis is dus de eenige wijze, waarop de zwam de naalden binnendringt.

§ 4. *Het intracellulaire mycelium.*

Tot in den winter volgende op de infectie is in de zieke naalden van den Douglasspar alleen intracellulair mycelium te vinden.

Dit mycelium is betrekkelijk dik en dikwandig en het bestaat uit korte cellen. De zwamdraden zijn eenigszins ingesnoerd op de plaatsen, waar de cellen aan elkaar grenzen. Het mycelium bevat een vetachtige substantie, die zich met Sudan III rood kleurt en



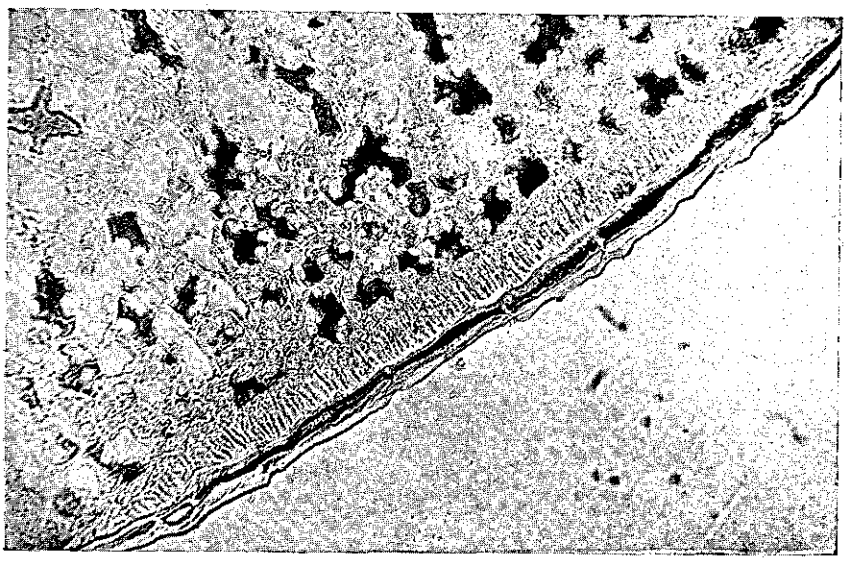
Afb. 11. Intracellulair mycelium. Reactie met osmiumzuur.
Intrazelluläres Myzel. Behandelt mit Osmiumsäure. 78 x.

door Osmiumzuur zwart wordt. De reactie met Osmiumzuur, toegepast op een dwarse doorsnede van een geïnfecteerde naald, is op afbeelding 11 weergegeven. De naald is gefixeerd in Januari 1931.

Het intracellulaire mycelium groeit binnen de celwanden, maar buiten den protoplast. De zwamdraden liggen langs de binnenzijde der wanden. Voor zoover zij vrij zijn van den wand, zijn zij omgeven door een dun laagje van het wandstandige protoplasma der cellen.

Tegen November en December zwellen de afzonderlijke cellen van het mycelium op, ronden zich meer of minder af en dringen daarbij den protoplast verder op zij. In sommige gevallen vult het mycelium tenslotte vele cellen van het geïnfecteerde chlorenchym voor een groot deel op.

Het intracellulaire mycelium blijft tot in den winter beperkt tot het chlorenchym der naalden. Het dringt niet verder in de naalden door dan tot aan de endodermis, hoewel het om den centralen cylinder heen kan groeien van den bovenkant der naalden tot aan den onderkant en omgekeerd.



Afb. 12. Jong apothecium met jonge paraphysen geheel vrij van de epidermis. Bruine celresten van het chlorenchym door intercellulair mycelium omgeven. Lengtedoorsnede door de naald.

Junges Apothecium mit jungen Paraphysen vollkommen frei von der Epidermis. Braune Zellreste des Chlorenchyms von interzellulärem Myzel umgeben. Längsschnitt durch die Nadel.

§ 5. *Het intercellulaire mycelium.*

In den loop van den winter treedt nu een nekrose op in de geïnfecteerde deelen der naalden; het afsterven van de cellen der naalden gaat gepaard met een bruinkleuring.

Pas nà deze nekrose van de chlorenchymcellen en de epidermis ontwikkelt zich een intercellulair mycelium. Dit mycelium groeit uit de intracellulaire zwamdraden door de wanden der geïnfecteerde afgestorven cellen heen in de intercellulaire ruimten tusschen het chlorenchym. Het is veel smaller dan het intracellulaire mycelium. Het bevat ook niet de vetachtige substantie, waarmee het intracellulaire mycelium gevuld is. Terwijl het intercellulaire mycelium gevormd wordt, verdwijnt het vet uit het intracellulaire mycelium, waarin het blijkbaar als reservemateriaal is opgehoopt.



Afb. 13. Apothecium verder ontwikkeld dan in afb. 12. Dwarse doorsnede van de naald. 94 x.

Apothecium weiter entwickelt als in Afb. 12. Nadelquerschnitt.

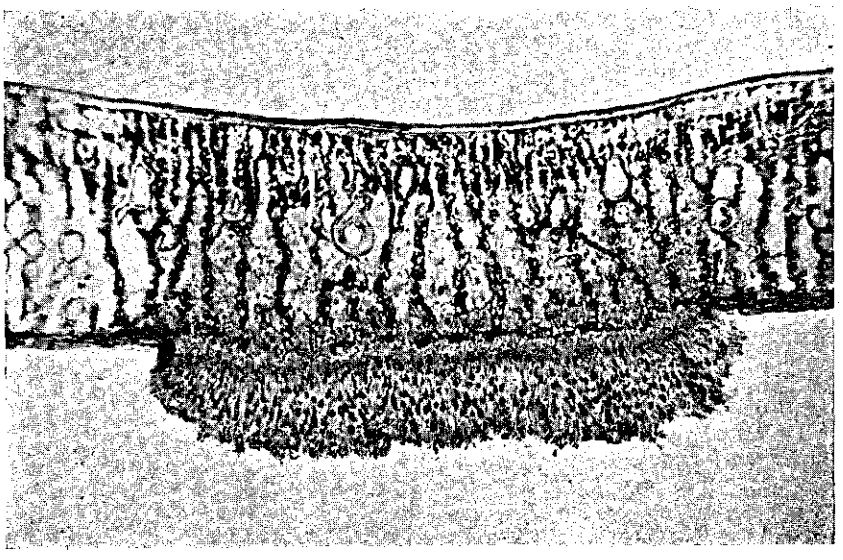
Alleen aan de randen van de nekrotische bruingekleurde vlekken blijft in de nog levende cellen van het chlorenchym intracellulair mycelium in leven; dit behoudt zijn reservevet.

De lichtgele zône rondom de scherp begrensde nekrotische vlekken, die ook reeds door WEIR wordt vermeld (107 : 100), geeft de plaats aan, waar deze cellen zich bevinden.

Nadat de nekrose heeft plaats gehad, groeien bovendien uit het intracellulaire mycelium, dat zich in de aangrenzende chlorenchymcellen bevindt, dunne myceliumdraden, die in de cellen van de endodermis doordringen. De endodermis wordt op deze wijze met mycelium geheel opgevuld, voorzoover zij grenst aan een nekrotisch deel der naald.

In den centralen cylinder is nooit mycelium gevonden.

Omstreeks Maart begint een ophooping van intercellulair mycelium aan den onderkant der naalden. De ademholten worden hierdoor geheel opgevuld.



Afb. 14. Rijp apothecium. Lengtedoorsnede.
Reifes Apothecium. Längsschnitt. 54 x.

§ 6. *De fructificatie.*

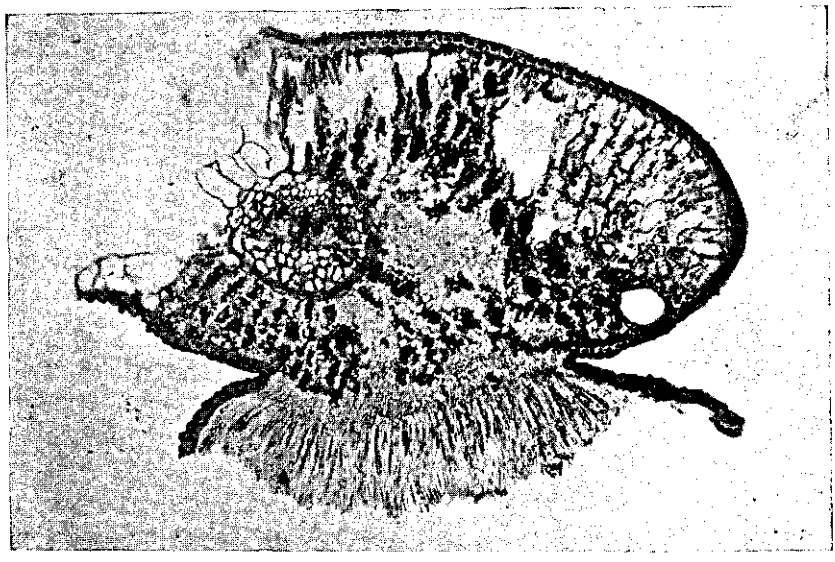
Het intercellulaire mycelium vormt uit volmaakt hyaliene zwamdraden een stroma-achtig weefsel, waarop zich onder de epidermis der naalden in den loop van April de apotheciën ontwikkelen.

Op het stromatische weefsel, waarin afgestorven, bruine cellen van de naald ingesloten zijn, volgt vaak eerst een hyaliene laag van dunne myceliumdraden, die men als een zeer gereduceerd excipulum kan opvatten. In vele gevallen ontbreekt het excipulum bijna geheel. Vervolgens groeien vlak onder de epidermis de paraphysen omhoog. Deze worden centrifugaal aangelegd, zijn dus in het midden van de ascomata het verst ontwikkeld.

Tusschen de paraphysen groeien de asci uit.

Aan de randen der apotheciën bevinden zich altijd paraphysen.

Door het groeiende hymenium wordt de epidermis opgelicht. Deze laat aan den onder- en bovenkant van de apotheciën los, terwijl zij òf midden boven het apothecium òf aan één van de zijden



Afb. 15. Rijp apothecium. Dwarse doorsnede.
Reifes Apothcieum. Querschnitt. 61 x.

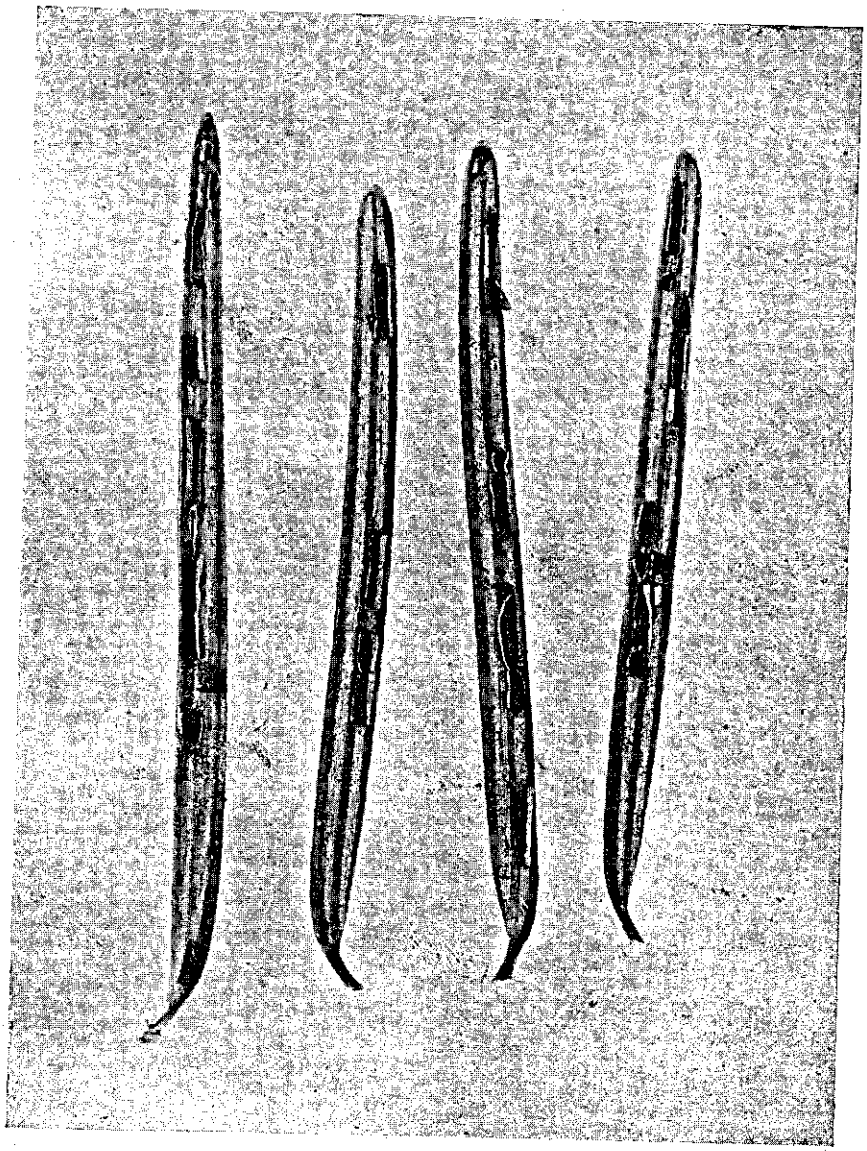
in de lengte scheurt, maar aan de zijkanten, tenminste aan één zijde vast blijft. Bij vochtig weer is het hymenium opgezwollen; het puilt dan uit de naald naar buiten. Bij droogte krimpt het in. (Afb. 16).

Zooals ook reeds M. WILSON en M. J. F. WILSON meedeelen (109 : 39), is het apothecium geheel vrij van de erboven liggende opperhuid, wat bijzonder duidelijk blijkt, als men jonge ontwikkelingsstadia onderzoekt.

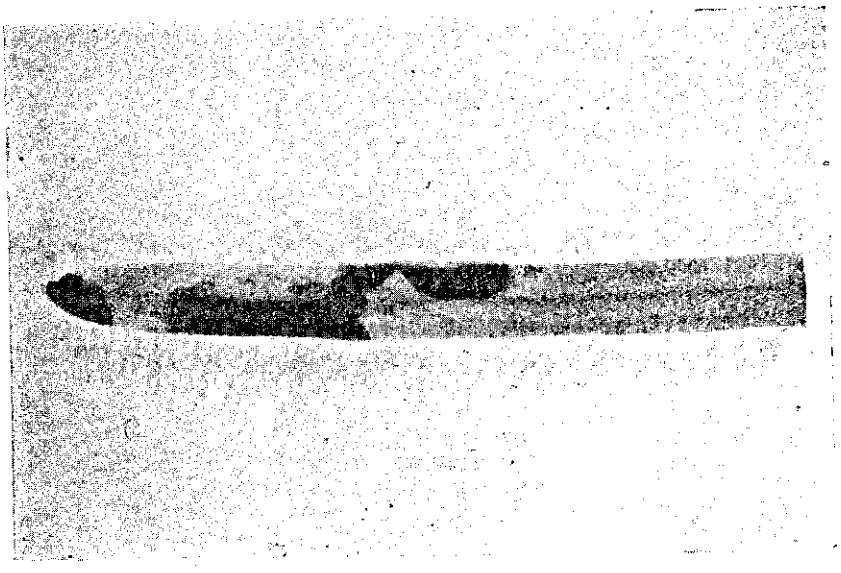
Eenige foto's illustreeren de hier geschetste ontwikkeling. (Afb. 12, 13, 14 en 15).

§ 7. *De mogelijkheid van het optreden van een conidiën-vorm van Rhabdocline Pseudotsugae en opmerkingen over verwante gevallen bij andere boomziekten.*

In hun eerste over *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. verschenen publicatie is door M. WILSON en M. J. F. WILSON meegedeeld, dat



Afb. 16. Rijpe apotheciën, droog.
Reife Apothecien, trocken.



Afb. 17. Rhabdogloeum Pseudotsugae, Syd. (No. 8135. Herbarium H. SYDOW)
Bovenkant van de naald.

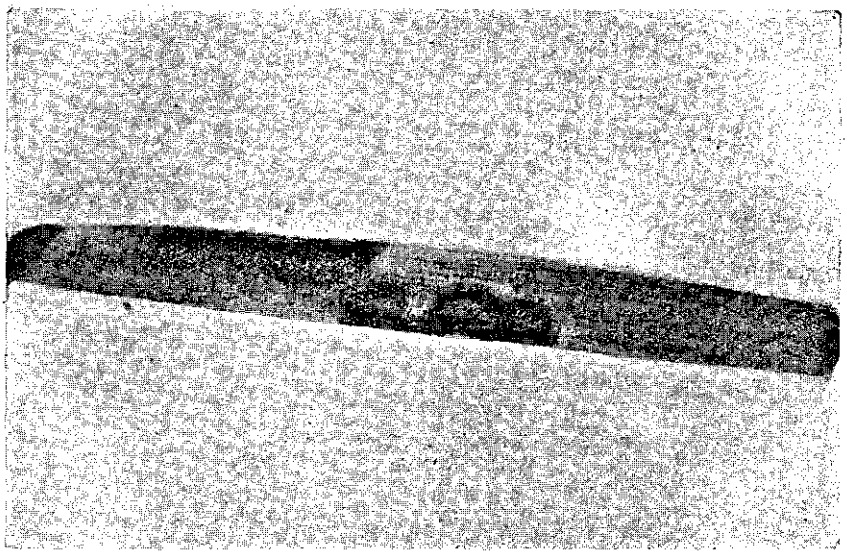
Obere Seite der Nadel.

in Amerika aan de bovenzijde der jonge naalden conidiën gevormd worden (109 : 39).

Waarschijnlijk doelen de auteurs hier op de door SYDOW in 1932 beschreven acervuli van *Rhabdogloeum Pseudotsugae* Syd. (91 : 215).

Deze fructificaties worden n.l. door SYDOW beschouwd als het imperfecte stadium van *Rhabdocline Ps.* Syd. Het materiaal, waarop SYDOW zijn beschrijving baseert is op 1 Juli 1917 te Phillipsburg (Montana) verzameld. Er is niet bij vermeld, of de naalden met *Rhabdogloeum Ps.* in het jaar 1917 gevormd of overjarig zijn. Van hetzelfde materiaal heb ik één naald onderzocht, waartoe H. SYDOW te Berlijn mij welwillend in staat stelde.

Aan den bovenkant van deze Douglasnaald zijn op de nekrotische vlekken (op Afb. 17 donker) vier acervuli aangetroffen, aan den onderkant eveneens vier fructificaties (Afb. 18). (Men lette hier op de rijen van huidmondjes, die alleen aan den onderkant van Douglasnaalden voorkomen). Van de laatstgenoemde is één open-



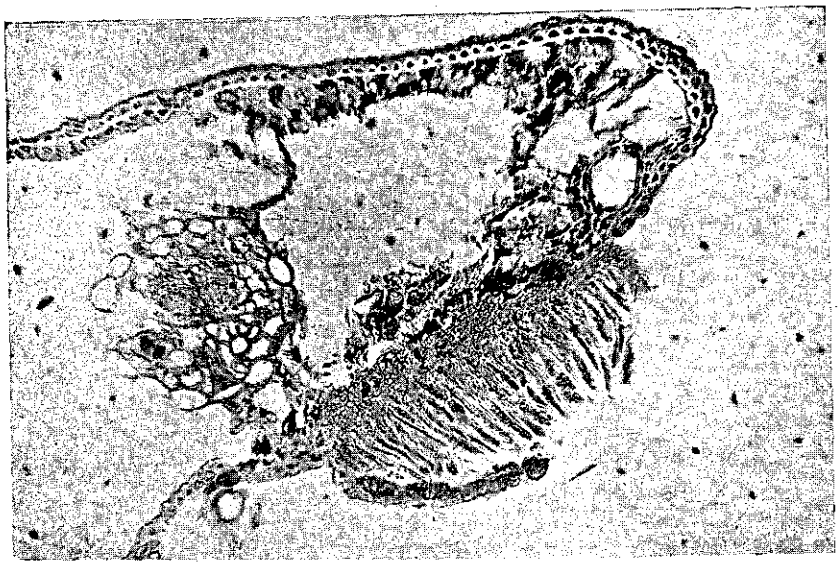
Afb. 18. Als Afb. 17. Onderkant van dezelfde naald.
Wie Abb. 17. Untere Seite derselben Nadel.

gebarsten. Duidelijk is de donkere spleet in de epidermis te zien. Ik heb coupes gemaakt dwars door het bovengedeelte van de opengebarsten fructificatie en in de lengte door het resteerende deel van deze en de daaronder liggende fructificatie. De lengtecoupes gingen tevens door de fructificatie die op de foto van de bovenzijde der naald zeer flauw te herkennen is. Men ziet haar op de onderste bruine vlek (Afb. 17 rechts).

Uit het anatomisch onderzoek is gebleken, dat de opengebarsten fructificatie een apothecium van *Rhabdocline* is met asci, ascosporen en paraphysen, terwijl bevestigd kon worden, dat de andere twee fructificaties acervuli van *Rhabdogloeum Ps.* Syd. zijn (Afb. 19, 20 en 21).

Het materiaal van Rhabdogloeum dat ter beschikking heeft gestaan, bestond alleen uit afgesneden naalden. Het is onmogelijk om uit de plaatsing van deze naalden aan de jaarscheuten uit te maken, hoe oud zij zijn.

Het anatomische beeld laat er echter geen twijfel over bestaan,



Afb. 19. Apothecium van Rhabdocline Pseudotsugae Syd. op naald van No. 8135 Herb. H. Sydow. Dit apothecium is op afb. 18 te zien n.l. de tweede fructificatie van rechts, opengebarsten. Dwarse doorsnede.

Apothecium von Rhabdocline Pseudotsugae Syd. auf Nadel von No. 8135, Herb. H. Sydow. Das Apothecium ist auf Abb. 18 der zweite Fruchtkörper von Rechts, mit Riss in der Epidermis. Querschnitt. 123 x.

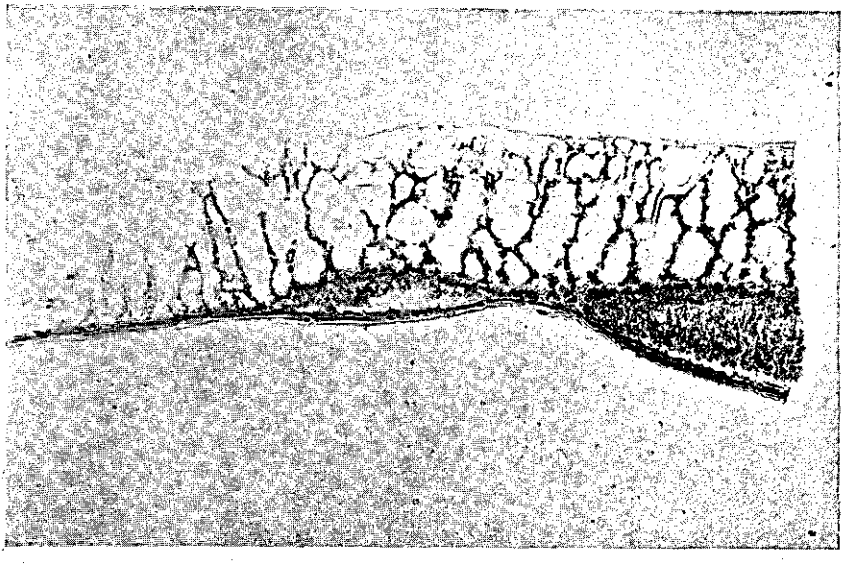
dat het hier overjarige naalden zijn. Voorzoover onze tegenwoordige kennis van de biologie van *Rhabdocline Pseudotsugae* hierover een oordeel toelaat, worden acervuli in het jaar waarin de aantasting plaats heeft, niet gevormd.

Nekrose en bruinkleuring, zooals de uit Berlijn ontvangen naalden met Rhabdogloeum vertoonen, treedt pas in den loop van den winter op en nooit gedurende den eersten zomer.

De naalden met Rhabdogloeum zijn zeker tweejarig.

Ook uit het voorkomen van een apothecium op deze naalden moet de conclusie getrokken worden, dat zij reeds minstens een jaar oud zijn.

Als verondersteld kan worden, dat met de datum van verzamelen van deze Douglasnaalden geen vergissing in het spel is, dan is het apothecium wel abnormaal laat tot ontwikkeling gekomen. Misschien



Afb. 20. Lengtedoorsnede door het apothecium van Rhabdocline Pseudotsugae Sydow en acervulus van Rhabdogloeum Pseudotsugae Syd.

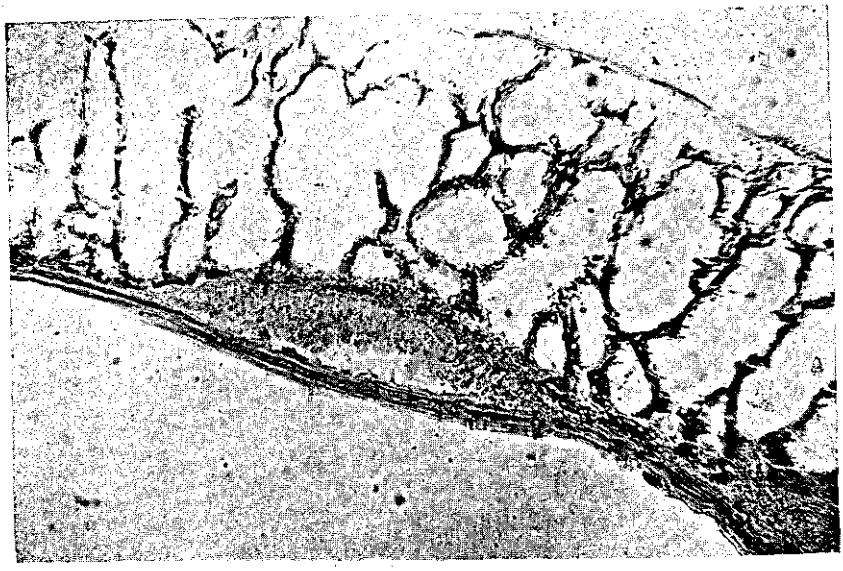
Längsschnitt durch das Apothecium von Rhabdocline Ps. Syd. und Acervulus von Rhabdogloeum Ps. Syd. 69 x.

kan dit verklaard worden uit de plaats van herkomst. Het is niet ondenkbaar, dat het materiaal is verzameld op zeer groote hoogte boven zee, waar het groeiseizoen pas laat begint.

Ik moet nog opmerkzaam maken op het feit, dat aan den onderkant van het apothecium vlak naast asci en paraphysen sporendragers met dezelfde conidiën voorkomen, als in de acervuli in hetzelfde praeparaat.

Niettegenstaande dit feit en ondanks het voorkomen van een apothecium van Rhabdocline en acervuli van Rhabdogloeum op dezelfde typische nekrotische vlekken, met dezelfde stroma-achtige ophooping van mycelium, is het onmogelijk, om de veronderstelling van SYDOW, dat beide vruchtvormen door dezelfde zwam gevormd worden, zonder meer als bewezen te aanvaarden.

Het is allereerst zeer opmerkelijk, dat Rhabdocline alleen in Amerika behalve apotheciën ook acervuli zou vormen. In Groot Brittannië zijn de acervuli nog niet ontdekt en ook in de landen



Afb. 21. Rhabdogloeum Pseudotsugae Syd. No. 8135 Herbarium H. SYDOW). Lengtedoorsnede.

Längsschnitt. 135 x.

waar de zwam sedert kort is gevonden, is nooit van een imperfecte vorm melding gemaakt. Bij mijn onderzoek is nooit de imperfecte vorm gevonden. Maar afgezien daarvan is het als een fout aan te merken, om een dergelijk verband tusschen verschillende fructificaties van zwammen te leggen zonder verder bewijs door kweekproeven. Bij deze moet men zoo mogelijk de zwam op kunstmatige voedingsbodems kweeken en onderzoeken, of men, uitgaande van ascosporen, de conidiënvorm ziet optreden en of men uitgaande van conidiën het perfecte stadium verkrijgt.

Als men met een obligaten parasiet heeft te doen, bijv. de een of andere roest, dan moet men de zwam kweeken op levende planten. Op deze wijze is tusschen de aecidiëngeneratie en de uredo- en teleutovorm van vele roesten verband gelegd.

Voor Rhabdocline en Rhabdogloeum is een dergelijk onderzoek niet gedaan.

Het is zeer verleidelijk het voorkomen van acervuli en een apothe-

cium op dezelfde naald, en de aanwezigheid van sporendragers en conidiën zelfs aan een zijde van het apothecium, in verband met de typische symptomen van nekrotische vlekken ook onder de acervuli, te verklaren in den geest van SYDOW.

Maar de gevallen van een dergelijke conclusie, waarbij later door een cultureel onderzoek de onjuistheid ervan werd vastgesteld, manen tot voorzichtigheid.

Een zeer typisch voorbeeld hiervoor is *Brunchorstia destruens* Eriksson. Deze zwam vormt pycniden op de takken en naalden van verschillende Pinus-soorten en van *Picea excelsa*.

Zij werd het eerst beschreven door BRUNCHORST (8) in 1888 en daarna door ERIKSSON benoemd (17 : 298).

In 1895 verscheen een publicatie van SCHWARZ (84), waarin de pycniden van Brunchorstia in verband gebracht werden met de apotheciën van *Cenangium Abietis* (Pers.) Rehm en wel op gronden, die buitengewoon aanvechtbaar zijn.

SCHWARZ schrijft zelf, dat hij nooit de beide fructificaties in de natuur bij elkaar heeft gevonden, maar dat hij, niettegenstaande dat feit, de identiteit aanneemt, omdat de ziektesymptomen, waarmede de plant op de aantasting reageert, zoo sprekend op elkaar gelijken (84 : 60-62).

Dat is een buitengewoon slecht fundament. Er zijn vele gevallen bekend, waar de symptomen sprekend op elkaar gelijken en toch de parasiet waardoor de ziekte veroorzaakt wordt, niet dezelfde is. Om mij tot de boomziekten te beperken, noem ik de verwelkingsziekte van de iep door *Verticillium* sp. en de iepenziekte door *Ceratostomella ulmi* Buisman (*Graphium ulmi* Schwarz) teweeg gebracht. Zelfs de inwendige symptomen in het hout lijken hier op elkaar.

Het merkwaardige is, dat sedert SCHWARZ deze fout gemaakt heeft, vrijwel in de geheele literatuur *Brunchorstia destruens* Eriksson als een pycnidevorm van *Cenangium Abietis* genoemd wordt.

Eenige voorbeelden uit de literatuur mogen ter illustratie hiervan aangehaald worden.

LIESE publiceerde in 1922 „Neue Beobachtung über Cenangium abietis (Pers.)" (52) en in 1930 „Erkrankungen der einjährigen Kiefernkeimpflanzen durch Cenangium abietis im Frühjahr 1930" (53).

Hij vond in beide gevallen alleen de pycniden van *Brunchorstia destruens* Eriksson en noemt als ziekteoorzaak *Cenangium Abietis*. Ook JÖRSTAD, die weliswaar in 1928 tot een ander inzicht bleek gekomen te zijn (44 : 28), schreef in 1925, dat de saamhoorigheid der beide vruchtvormen wel niet strikt is bewezen, maar dat zij zoo waarschijnlijk is, dat hij er niet aan kan twijfelen (43 : 50, 160). Hij heeft echter reeds toen een tegenstrijdigheid gevoeld in het feit, dat men vaak *Cenangium Abietis* kan vinden zonder *Brunchorstia destruens* en omgekeerd. JÖRSTAD was in 1925 echter zóó overtuigd van het verband door SCHWARZ gelegd, dat hij naar een verklaring van deze tegenstrijdigheid zocht en daarbij tot een verklaring kwam, die inderdaad niet anders dan gezocht genoemd moet worden. Hij neemt n.l. aan, dat in den loop der tijden van *Cenangium Abietis* Pers. meerdere gespecialiseerde rassen zouden ontstaan zijn, waarvan één ras alleen nog maar pycniden vormt n.l. die van Brunchorstia, en het vermogen verloren heeft, om de apotheciën tot ontwikkeling te brengen. Het andere ras zou alleen in staat zijn apotheciën te vormen en geen pycniden.

Nu was al lang voor 1925 n.l. in 1913 door LAGERBERG (47) een Brunchorstia op *Picea excelsa* ontdekt, die volgens mikroskopisch onderzoek identiek geacht moet worden met *Brunchorstia destruens* Eriksson. Op dezelfde doode takjes van Picea vond LAGERBERG ook de apotheciën van een Crumenula, die hij als *Crumenula abietina* n. sp. beschreef en waarvan hij meende, dat zij uit hetzelfde mycelium ontstaat als de pycniden van Brunchorstia, die hij vond.

Ook het gezamenlijk voorkomen in de natuur echter is geen voldoende bewijs voor de identiteit van twee vruchtvormen. In dit verband mag hier herinnerd worden aan zwammen, die bijvoorbeeld op verschillende roesten voorkomen. *Darluca filum* Cast. vormt haar pycniden in urediniën van verscheidene roesten. O.a. is deze zwam door mij aangetroffen op de urediniën van *Puccinia mirabillissima* op *Mahonia aquifolium* in Nunspeet. Een ander geval is *Tuberculina maxima* op de aecidiën van *Cronartium ribicola* op *Pinus Strobus*. In dergelijke gevallen is het nogal evident, dat de secundaire zwammen niet tot de desbetreffende roesten behooren.

Het is niet onmogelijk, dat wij in het geval van Rhabdocline met iets

dergelijks te maken hebben, hoewel niet ontkend kan worden, dat de saamhoorigheid van Rhabdocline en Rhabdogloeum meer waarschijnlijk is en zeer zeker de moeite waard, om nader te worden onderzocht.

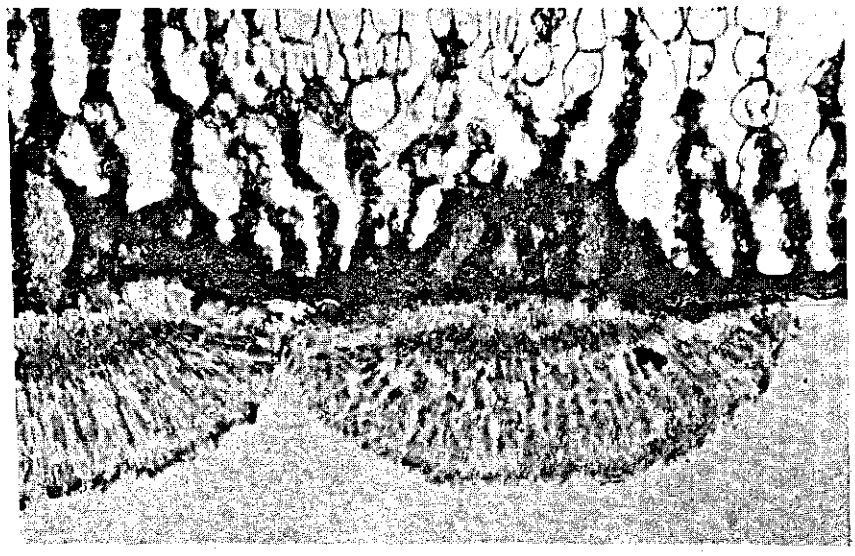
Door éénsporecultures van *Brunchorstia destruens* Erikss. en door isolatie van een ascospore of meer ascosporen uit één ascus van *Cenangium Abietis* (Pers.) Rehm en cultuur van het daaruit verkregen mycelium is mij gebleken, dat de algemeen als juist aangenomen hypothese van SCHWARZ onjuist is.

Reeds de observatie van de groeiwijze en het uiterlijk der culturen op diverse voedingsbodems wijst daar op. Maar veel sprekender is het feit, dat in de culturen van Brunchorstia altijd na ongeveer twee maanden typische pycniden ontstaan met de sikkelvormige pycnosporen van deze zwam. In de culturen van *Cenangium Abietis* zijn dergelijke pycniden nooit gevormd, ook niet gedurende langere perioden van observatie. Daarentegen heb ik apotheciën met typische asci en ascosporen verkregen.

Bovendien echter is nu door JÖRGENSEN in 1930 een voorloopige mededeeling gedaan over de perfecte vorm van *Brunchorstia destruens* (42 : 230-233). JÖRGENSEN heeft ascosporen van *Crumenula abietina* Lagerberg geïsoleerd en daaruit cultures verkregen, die precies op cultures van Brunchorstia gelijken en die na ongeveer twee maanden ook typische Brunchorstia-pycniden vormen, evenals Brunchorstia zelf dat doet. Merkwaardig is, dat JÖRGENSEN talrijke pogingen gedaan heeft, om ascosporen van *Cenangium Abietis* te isoleeren en deze zwam te kweeken, maar altijd zonder succes, terwijl hier in Holland de isolatie wel gelukt. Misschien dat het verschil in kieming te verklaren is door een verschil in rijpheid.

Hiermede is dus definitief een einde gekomen aan een meening, die ten onrechte tientallen van jaren voor juist is aangezien.

En zoo is het dan ook noodzakelijk, om een afdoend bewijs af te wachten, voordat aangenomen mag worden, dat *Rhabdogloeum Pseudotsugae* Syd. inderdaad het imperfecte stadium van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. is.



Afb. 22. Rhabdocline Pseudotsugae Syd. Apotheciën. Lengtedoorsnede. Stroma-achtige ophooping van het intercellulaire mycelium en excipulum bijzonder duidelijk.
Apothecien. Längsschnitt. Stroma-artige Anhäufung des interzellulären Myzel und Excipulum besonders deutlich.

§ 8. *De systematische plaats van Rhabdocline Pseudotsugae Sydow.*

De eerste beschrijving van *Rhabdocline Pseudotsugae* Sydow is gegeven door WEIR (107 : 102-103). Deze is in twijfel, of de zwam tot de *Phacidiaceae* of tot de *Stictidaceae* gerekend moet worden, maar plaatst haar voorloopig bij de *Stictidaceae*. WEIR gaf geen naam aan de zwam.

SYDOW ontving later materiaal uit Noord-Amerika van WEIR en publiceerde in 1922 een uitvoerige beschrijving van de apotheciën. Hij stelde een nieuw geslacht op, dat hij *Rhabdocline* noemde en gaf aan de nieuwe soort den naam *Rhabdocline Pseudotsugae* n. sp. SYDOW rekende de zwam tot de *Phacidiaceae* (91 : 194-195). Hij schrijft: „Wir fassen den interessanten Pilz als eine sehr vereinfachte Phacidiacee auf."

In de latere publicaties over de ziekte wordt de naam *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. gebruikt, tot in 1931 CLEMENTS en SHEAR het daarmede niet eens blijken te zijn. Zij verklaren, onder verwijzing

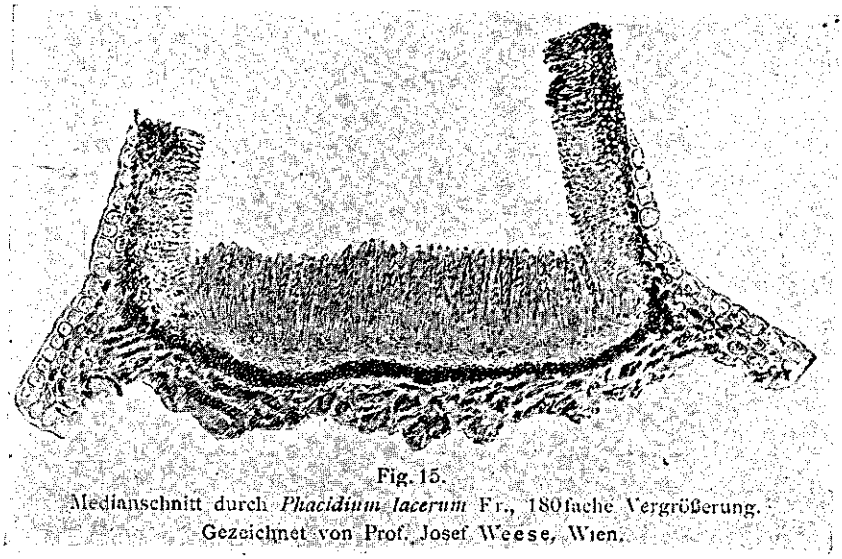


Fig. 15.
Medianschnitt durch *Phacidium lacerum* Fr., 180fache Vergrößerung.
Gezeichnet von Prof. Josef Weese, Wien.

Afb. 23. Overgenomen uit VON HÖHNELS „Fragmente" No. 1011.
Aus von Höhnel's „Fragmente" No. 1011.

naar de beschrijving van SYDOW (1922), dat Rhabdocline geen nieuw geslacht vertegenwoordigt van de *Phacidiaceae*, maar behoort tot het geslacht Phacidium, met als type: *Phacidium lacerum* Fries (9 : 309, 489).

De opvatting van CLEMENTS en SHEAR is onhoudbaar, zooals ik hieronder zal aantoonen.

Phacidium lacerum Fr. is door VON HÖHNEL nader onderzocht en de teekening van een mediane doorsnede door een apothecium is in VON HÖHNELS „Fragmente zur Mykologie" (38 : 317) opgenomen. Deze afbeelding en de daarbij gepubliceerde beschrijving vormen een waardevolle aanvulling bij de oorspronkelijke beschrijving van *Phacidium lacerum*, zooals die door REHM is weergegeven (78 : 66-67).

Het apothecium van *Ph. lacerum*, dat zich onder de epidermis van *Pinus silvestris* L. vormt, is aanvankelijk gesloten. Het hymenium ontwikkelt zich binnen in een rondom aanwezig excipulum. Dit excipulum is bruin gekleurd en boven het hymenium sterker

ontwikkeld dan daaronder. Het is aan den bovenkant in het midden met de epidermis, aan de zijkanten met parenchymcellen van de dennennaald vergroeid. Bij rijpheid splijten excipulum en epidermis dan ook gezamelijk open. De epidermis is weinig verkleurd, maar de ongeveer zes gelijke spitse lappen, waarmee het apothecium opensplijt, zijn aan den binnenkant zwart (78 : 66). De zwarte kleur is het gevolg van de aanwezigheid van het excipulum, dat met de epidermis is vergroeid. De apotheciën van Phacidium zijn rond.

Ter vergelijking laat ik hieronder het resultaat volgen van mijn onderzoek aan materiaal van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd., verzameld in Nederland.

De langgerekte apotheciën van Rhabdocline zijn zeer veel eenvoudiger van bouw dan die van *Phacidium lacerum* Fr.

Van het eerste begin af is het apothecium van Rhabdocline open. Een excipulum ontbreekt soms geheel of is zeer gereduceerd. Het hymenium wordt onder de epidermis, en geheel los van deze aangelegd op een stroma-achtig weefsel. Dit stroma bestaat uit een dichte opeenhooping van hyaliene mycelium-draden, die alle intercellulaire ruimten, vooral ook de ademholten onder de huidmondjes, opvullen en de bruingekleurde afgestorven parenchymcellen van de naalden insluiten. De afmetingen van dit stroma kunnen sterk uiteenloopen. Blijkbaar hangt de ontwikkeling af van de variëteiten van den Douglasspar. Soms is het maar zeer weinig ontwikkeld en niet scherp begrensd, maar gaat over „in ein locker plektenchymatisches hyalines Gewebe von reich verzweigten, septierten... Hyphen", zooals SYDOW het uitdrukt. In andere gevallen echter is het stroma sterker ontwikkeld en scherp begrensd. Op het stroma wordt een hyalien, zeer gereduceerd excipulum gevormd, waarop de asci en paraphysen zich ontwikkelen. Uit het onderzoek van jonge apotheciën blijkt, dat de paraphysen centrifugaal aangelegd worden. Bij rijpheid wordt de epidermis, op dwarse doorsnede gezien, half cirkelvormig opgelicht en barst over het algemeen met een spleet in de lengterichting open. Aan de randen is het stroma onder de epidermis dunner, maar meestal iets verder uitgestrekt dan het hymenium. De epidermis van de naald is niet verkleurd

en zeker niet zwart aan den binnenkant. Het hymenium van Rhabdocline puilt, geheel open, uit de naald naar buiten, zooals duidelijk uit overlangsche doorsneden blijkt. Op dwarse doorsnede krijgt men daarvan geen goeden indruk doordat de opgelichte epidermis aan de zijkanten vaak blijft vastzitten aan de naburige epidermiscellen buiten het apothecium en de indruk gewekt kan worden, dat zij tot aan den bovenkant van de fructificatie daarmee vergroeid is. In werkelijkheid echter blijft de opperhuid van de naald los en aan beide kanten of maar aan één kant meer of minder erover heen of erlangs liggen. Maar ook in dwarse coupes is het hymenium en zelfs het gereduceerde excipulum meestal duidelijk opgeheven boven de oppervlakte van de naald.

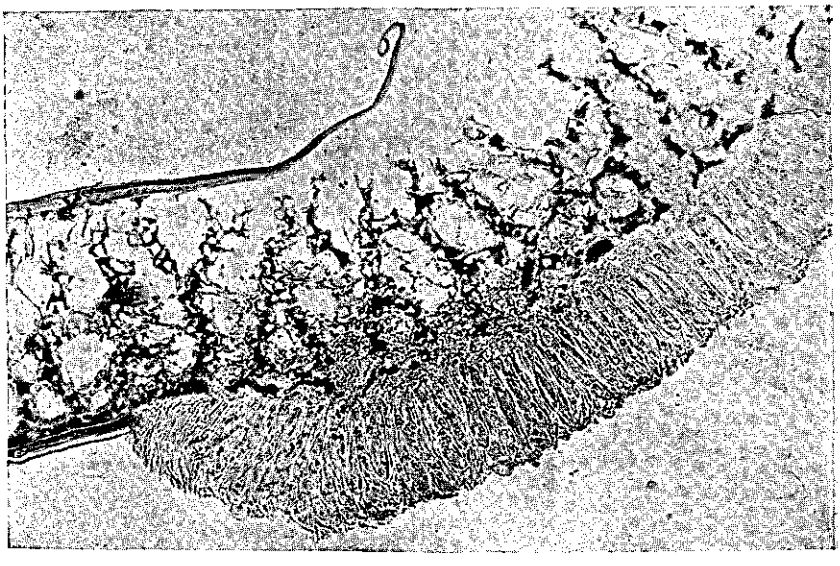
Het hymenium van *Phacidium lacerum* ligt bij rijpheid open, maar blijft altijd binnen het apothecium, zijdelings door een opstaanden rand van excipulum met epidermis omgeven.

Bovendien wordt de porus van de asci van *Phacidium lacerum* volgens REHM door jodium sterk blauw gekleurd. In tegenstelling met WEIR kreeg ik echter een negatief resultaat bij het toepassen van de jodiumreactie op de asci van *Rhabdocline Pseudotsugae*. NANNFELDT, die de fructificatie van Phacidium beschouwt als een stroma, waarin één zeer gereduceerd apothecium wordt gevormd, waarvoor hij den naam „Apothecienstromata" invoert (70 : 224) vond ook geen positieve jodium-reactie van den porus der asci van *Rhabdocline Ps.* (70 : 73).

Uit bovenstaande vergelijking blijkt duidelijk, dat het onmogelijk is, om *Rhabdocline* Syd. synoniem te verklaren met *Phacidium* Fries, zooals CLEMENTS en SHEAR doen.

Trouwens als men tracht om op p. 107 van de „Genera of Fungi" van 1931, onder de *Phacidiaceae Hyalosporae*, Rhabdocline te determineeren, dan komt men zeker niet op Phacidium. De apotheciën van Rhabdocline zijn niet rond, maar langgerekt, de epidermis splijt over het algemeen door een lengtespleet open en de apotheciën zijn aan den bovenkant niet vergroeid met de epidermis.

Ik ben het geheel eens met CLEMENTS en SHEAR, waar zij in hun inleiding op p. 13 schrijven: „The segregation of genera should therefore in the present state of our knowledge be done with con-



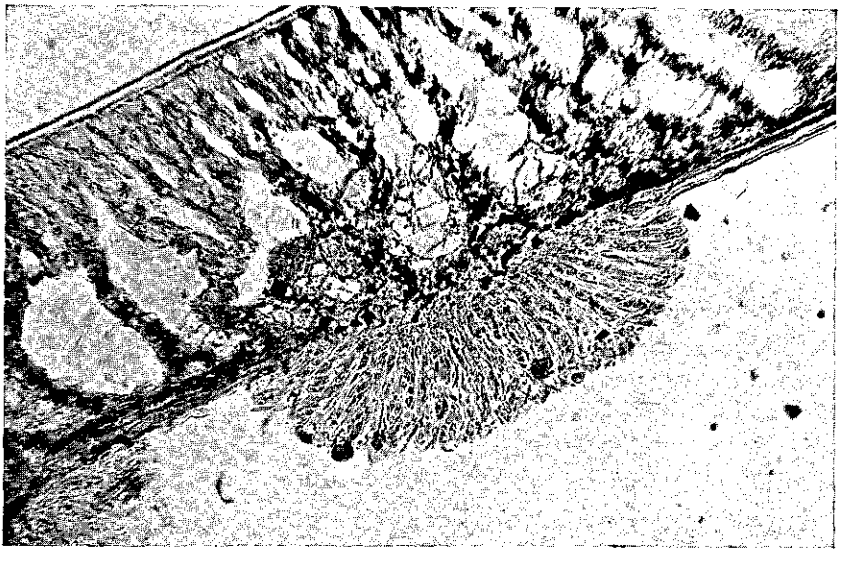
Afb. 24. Rhabdocline Pseudotsugae Syd. (Herb. H. SYDOW, No. 9167). Lengtedoorsnede. Paraphysen tot aan den rand van het apothecium vrij van de epidermis.

Längsschnitt. Paraphysen bis zum Rande des Apotheciums frei von der Epidermis.

servation and caution and serious consideration should be given to the practical as well as the scientific aspects of the subject. The publication of new genera based upon inadequate study, on scanty or imperfect specimens or cultures or characters of unknown value or stability can only add to the present confusion and result in impeding the progress of systematic mycology".

In het geval van *Rhabdocline* zijn de genoemde auteurs echter wel wat al te voorzichtig en conservatief geweest. Hun conclusie wordt verklaarbaar uit het feit, dat zij blijkbaar zijn afgegaan op de beschrijving van SYDOW. Deze beschrijving geeft op enkele essentieële punten geen duidelijke voorstelling.

SYDOW schrijft: „Fruchtkörper.... subepidermal entstehend, die Epidermis zuerst ziemlich stark pustelförmig auftreibend, bald aber durch einen Längsspalt derselben hervorbrechend, aber nicht vorragend an den Seiten von den fest anhaftenden Lappen der



Afb. 25. Als afb. 24. Eenige gekiemde ascosporen links aan het hymenium.
Wie abb. 24. Einige gekeimte Ascosporen links am Hymenium. 110 x.

Oberhaut bedeckt, daher gleichsam hysteriumartig, aus einer flachen, vollkommen hyalinen Basalschicht bestehend.... Seitlich wird das Gewebe der Basis plötzlich viel dünner.... ist mit der Epidermisinnenwand fest verwachsen, von mehr oder weniger deutlich faserig zelliger Beschaffenheit und reicht bis zum oberen Rande des Fruchtkörpers hinauf...." (91 : 194).

Uit de opmerking van SYDOW: „steht im Baue *Stegopeziza* VON HÖHNEL nahe" (91 : 195), mag men afleiden, dat het meer een kwestie van onduidelijke beschrijving is, dan dat SYDOW de apotheciën van *Rhabdocline* werkelijk anders gezien heeft, dan het Nederlandsche materiaal van de zwam blijkt te zijn. Immers VON HÖHNEL deelt uitdrukkelijk mee, dat de „Ascomata (von *Stegopeziza*) oben offen, nackt" zijn (38 : 308).

Waar SYDOW echter schrijft: „an den Seiten von den festanhaftenden Lappen der Oberhaut bedeckt, daher gleichsam hysteriumartig" en „seitlich ist das Gewebe der Basis mit der Epidermisinnenwand fest verwachsen, von mehr oder weniger deutlich faserig

zelliger Beschaffenheit und reicht bis zum oberen Rande des Fruchtkörpers hinauf", daar wordt de indruk gewekt, als zou het apothecium van *Rhabdocline* niet naakt zijn. Een goede illustratie bij de beschrijving zou hier op haar plaats geweest zijn en zij zou zeer waarschijnlijk CLEMENTS en SHEAR hebben weerhouden, *Rhabdocline* synoniem te verklaren met *Phacidium*. Ook dit geval is een bewijs te meer voor de wenschelijkheid, om een beschrijving van een geslacht niet zonder bijgevoegde afbeeldingen te publiceeren. CLEMENTS en SHEAR schrijven dan ook op p. 4: To offset personal differences in terminology and interpretation, no genus should be regarded as adequately published unless accompanied by proper illustrations."

Door de welwillendheid van den heer SYDOW was het mij mogelijk ook het authentieke materiaal van Rhabdocline te vergelijken met het Nederlandsche materiaal. Eenige foto's van dit materiaal mogen illustreeren, dat de zwam in Nederland geheel overeenkomt met het onderzochte Amerikaansche specimen (Afb. 24 en 25).

Maar ik meen zelfs nog verder te moeten gaan en te moeten besluiten, dat men *Rhabdocline* niet eens tot de familie van de *Phacidiaceae* mag rekenen.

Het is natuurlijk bij zeer gereduceerde vormen, zooals *Rhabdocline*, in zekeren zin een kwestie van smaak en fantasie, in welke familie men deze onderbrengt. Als er bij *Rhabdocline* een beter ontwikkeld excipulum was, dan zou dat wel eens donker of zelfs zwart gekleurd kunnen zijn en als het in dat geval ook boven het hymenium ontwikkeld zou zijn, dan zou het ook vergroeid kunnen zijn met de epidermis.

Nu dat eenmaal niet het geval is, moet men bij de reëele feiten blijven en zich afvragen: is het apothecium van *Rhabdocline*, zooals wij het kennen, zwart, donker of lichtgekleurd? Het antwoord hierop moet zonder twijfel luiden: lichtgekleurd en zeker niet zwart. Het mycelium waaruit het hypothecium bestaat, en ook het mycelium in het stroma is volmaakt hyalien.

Aangezien de kleur der apotheciën in de diverse systematische werken, zooals RABENHORST-REHM (78), CLEMENTS en SHEAR

(9) en andere (16, 66) een belangrijk kriterium is bij het onderscheiden van *Phacidiaceae* en *Stictidaceae*, moet, naar mijn meening, *Rhabdocline* om de lichtgekleurde apotheciën, niet tot de *Phacidiaceae* gerekend worden, maar tot de *Stictidaceae*. WEIR had het in zijn bovengenoemde publicatie m.i. bij het rechte eind en, blijkens zijn mededeeling, werd zijn opvatting gedeeld door Mrs. FLORA W. PATTERSON van het Bureau of Plant Industry en door E. J. DURAND.

De beschrijving van de *Stictidaceae* in CLEMENTS en SHEAR p. 109, sluit niet de mogelijkheid uit Rhabdocline er onder te classificeeren. In dat verband moet hier ook geciteerd worden, hetgeen zij zeggen over sommige Hysteriaceae, die een oppervlakkige gelijkenis hebben met de Stictidaceae. „This family contains many genera with elongate apothecia, but these are readily separated from similar forms in the Hysteriaceae by the color and consistency as well as by the fact that the disk is widely exposed at maturity". De niet diep ingezonken, wijd geopende en het hymenium meer of minder volledig naar buiten brengende apotheciën van Rhabdocline zijn typisch voor de onderfamilie der *Eustictidaceae* in CLEMENTS en SHEAR.

Volgens NANNFELDT is de familie der Phacidiaceae in de eerste plaats gekarakteriseerd door: „Apothecien in einem (öfters linsenförmigen) aussen fast schwarzen, oft kohlig spröden Stroma entwickelt...." (70 : 72).

Uit het voorgaande blijkt, dat bij deze opvatting Rhabdocline zeker niet tot de familie van de *Phacidiaceae* gerekend kan worden

Daar nu echter door NANNFELDT bij zijn nieuwe indeeling de familie der Stictidaceae geheel wordt opgeheven, is het voorloopig moeilijk, om de juiste plaats van het geslacht Rhabdocline in het systeem aan te geven. Een vergelijking der apotheciën van Rhabdocline met de door DAVIS beschreven fructificaties van *Phacidium planum*, *Ph. expansum* en *Ph. balsameae* maakt het waarschijnlijk mogelijk, om de hiergenoemde zwammen in een bijzondere familie samen te vatten, zooals NANNFELDT oppert (70 : 73).

HOOFDSTUK II

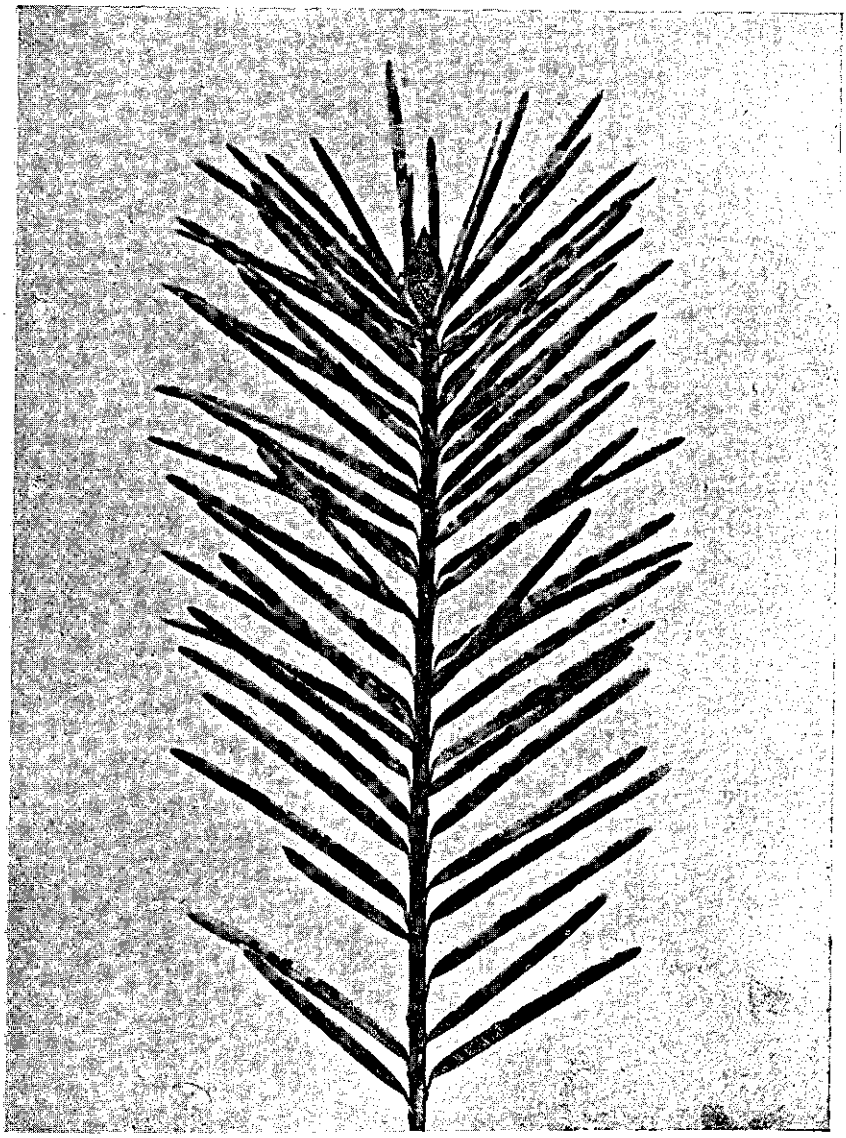
DE ZIEKTE VAN DOUGLASSPARREN VEROORZAAKT DOOR RHABDOCLINE PSEUDOTSUGAE SYDOW

§ 1. *Inleiding.*

WEIR geeft de volgende beschrijving van het verloop der ziekte (107 : 100-101).

Aan den onderkant der geïnfecteerde naalden worden in den vroegen winter lichtgele vlekken zichtbaar, vooral aan de toppen. Iedere vlek is ontstaan door een afzonderlijke infectie en scherp gescheiden van de niet veranderde groene deelen der naald, die niet geïnfecteerd zijn. Iets later worden ook de weefsels aan de bovenzijde der naalden onmiddellijk tegenover de eerstgenoemde vlekken geel. In het vroege voorjaar (April en Mei) zijn deze vlekken geelbruin geworden met een lichtgele zône aan hun omtrek. Doordat de niet geïnfecteerde deelen hun groene kleur behouden, krijgen de naalden een typisch gevlekt aanzien. Bij een hevige aantasting zijn de naalden omstreeks 1 Juni geheel bruin en maakt een zieke opstand den indruk van door vorst te zijn beschadigd. Midden Juni barsten de apotheciën open en zijn asci te vinden in alle stadia van ontwikkeling. Omstreeks 1 Juli zijn de asci geheel rijp. De sporen komen terecht op de jonge naalden, die zich in dezen tijd aan de nieuwe jaarscheuten in snelle ontwikkeling bevinden, en kort daarna vindt de infectie plaats, mits voldoende vochtigheid aanwezig is.

Naalden boven in de kroon der boomen worden even goed geïnfecteerd als naalden aan de lagere takken.



Afb. 26. Takje met zieke naalden na den winter. Nekrotische bruine vlekken.
Zweig mit kranken Nadeln nach dem Winter. Nekrotische braune Flecken.

Na een vochtigen zomer vertoonen de naalden reeds vóór October teekenen van de ziekte. Anders blijven zij oogenschijnlijk gezond tot December.

De naalden vallen af gedurende het geheele jaar. Hoe heviger de infectie, des te vlugger vallen zij af. Die welke het langst blijven zitten, vormen apotheciën in het volgende voorjaar.

Boomen die jaren achtereen opnieuw geïnfecteerd worden, sterven ten slotte of blijven in leven zonder merkbaren groei.

Wanneer jaren waarin de ziekte zich sterk uitbreidt, afwisselen met jaren, waarin dit slechts in geringe mate het geval is, zooals in Amerika schijnt voor te komen (109 : 38), blijven de boomen langer in leven.

Het parasitaire karakter van de zwam blijkt uit de infectie van jonge levende naalden aan krachtig groeiende boomen. De aantasting is onafhankelijk van eventueele verzwakking door insecten, andere zwammen of anderszins.

Volgens MALCOLM WILSON en MARY J. F. WILSON (109 : 38, 39) worden de jonge naalden gedurende den zomer geïnfecteerd. Er groeit na de infectie in de naalden een kleurloos meercellig mycelium, dat niet in de scheuten binnendringt. De cellen van de geïnfecteerde zône gaan dood, hun inhoud wordt bruin en er is een opvallende vermindering van hun zetmeelgehalte waar te nemen. Omstreeks Maart worden de hyphen talrijker aan den onderkant der naalden juist onder de rijen van huidmondjes. Daar worden de apotheciën gevormd.

De ascosporen zijn rijp midden Mei en worden uitgespoten juist, als de knoppen uitloopen. In dit stadium worden de jonge naalden aan infectie blootgesteld.

De hier aangehaalde voorstelling van het verloop der ziekte is in 1930 nog eens herhaald door BROWN, die zijn beschrijving baseert op de aangehaalde eerste Schotsche publicatie over Rhabdocline (6 : 745-746).

Uit een vergelijking van de genoemde waarnemingen blijkt, dat de apotheciën en asci in het meer kontinentale klimaat, waarin WEIR de ziekte heeft geobserveerd, later rijp zijn en dat hier de knoppen later uitloopen, dan in het Oceanische klimaat van Schotland.



Afb. 27. Rechts vatbaar exemplaar, waarvan de lichter geelgroen gekleurde, zieke éénjarige naalden opvallen, terwijl eenige oudere jaarscheuten kaal zijn. (Reactietype 4). Links boom van het reactietype 3.
Rechts anfällige Douglasfichte, an der die helleren, gelbgrün gefärbten, kranken einjährigen Nadeln auffallen, während einige ältere Jahrestriebe kahl sind (Reactionstypus 4). Links Baum vom Reactionstypus 3.

De mededeeling van WEIR in zijn publicatie van 1917 over het rijp worden der asci in begin Juli klopt overigens niet met de datum, waarop hij het materiaal van Rhabdocline verzameld heeft, dat SYDOW (91 : 195) voor zijn beschrijving gebruikt heeft. De nummers van Rhabdocline uit het herbarium van SYDOW zijn namelijk door WEIR voorzien van de volgende data: 20-5-1915 (No. 9167) en 24-5-1915 (No. 9178). Niet gedateerd zijn No. 6237 en 9179.

No. 9167 heb ik zelf onderzocht. De epidermis der naalden is opengebarsten, terwijl WEIR meedeelt, dat dit pas midden Juni gebeurt. Bovendien bevinden zich bovenaan het hymenium der apothecïen van No. 9167 gekiemde ascosporen van Rhabdocline. Dat bewijst dus, dat wel degelijk al in de tweede helft van Mei ascosporen rijp kunnen zijn.

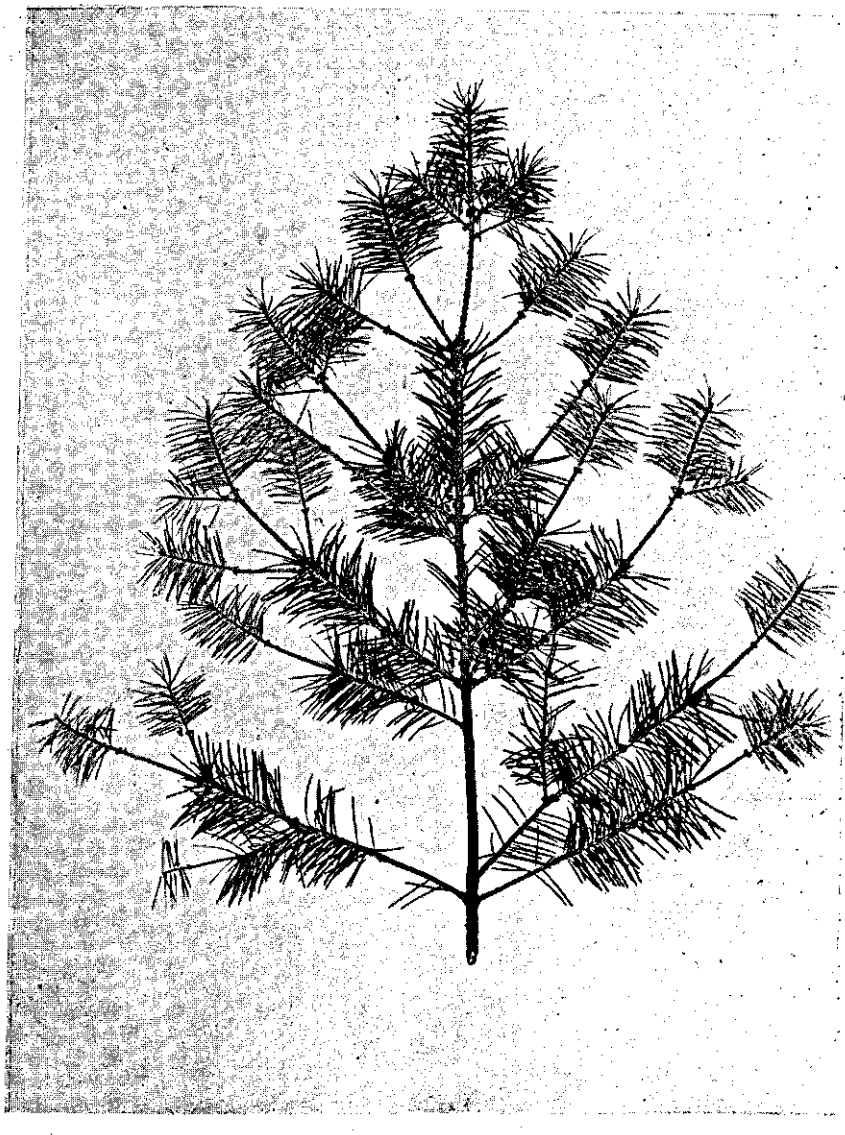
Wellicht is het verschil nogal eenvoudig te verklaren. De vegetatieperiode begint vroeger of later, al naarmate de Douglas op grootere of geringere hoogte boven den zeespiegel groeit. Ook de ontwikkeling van de apothecïen van Rhabdocline wordt door het begin van de vegetatieperiode, met name door de toenemende warmte in het voorjaar beïnvloed.

Bij de mededeelingen over de rijpheid der ascosporen in het begin van Juli heeft WEIR blijkbaar boomen op het oog, die op een grootere hoogte boven zee groeien. Het materiaal, dat SYDOW van WEIR ontvangen heeft, zou daarentegen geplukt zijn van boomen op een lagere standplaats, waar de vegetatie al eerder begint uit te loopen.

§ 2. *Uitwendige symptomen aan de naalden.*

De volgende beschrijving van den loop der ziekte is gebaseerd op waarnemingen aan zieke Douglassparren in Nederland. De afwijkingen van het normale verloop bij andere rassen van den Douglas worden in hoofdstuk III behandeld. Hier betreft het alleen boomen van een vatbaar ras, die flink zijn geïnfecteerd.

Reeds einde Juli en in Augustus vallen de zieke boomen van verre op door hun geelgroene kleur. Bij nadere beschouwing blijken de naalden van de jongste jaarscheuten gevlekt te zijn; er zijn namelijk talrijke geelgroene vlekken tusschen normaal groene deelen. Deze



Afb. 28. Tak waarvan de naalden van het laatste jaar allen ziek zijn en de naalden van het voorgaande jaar zijn afgevallen.

Zweig, dessen letztjährige Nadeln alle erkrankt sind, und von dem die vorjährigen Nadeln alle abgefallen sind.

vlekken zijn niet scherp begrensd, maar aan de randen gaat de abnormale kleur geleidelijk over in het gewone groen. Hierbij moet opgemerkt worden, dat de verkleuring geenszins bij voorkeur begint aan den onderkant der naalden, zooals WEIR beschrijft (107 : 100). Zij is aan beide kanten te constateeren en zeer vaak juist aan de bovenzijde der naalden markanter. De infectie kan immers (zooals reeds is vermeld) aan de bovenzijde der naalden even goed plaats vinden als aan hun onderkant. Bij eenige boomen is geconstateerd, dat het mycelium na binnengedrongen te zijn aan den bovenkant der naalden, beperkt blijft tot den bovenkant, en omgekeerd zijn er aan dergelijke naalden geïnfecteerde plekken te vinden, die niet tot aan den bovenkant doorloopen.

In den loop van den winter worden de vlekken bruin door afsterven en verkleuren van weefsel, terwijl de tusschenliggende, niet geïnfecteerde deelen normaal groen blijven. De bruine, nekrotische vlekken zijn scherp begrensd. Buiten deze grens volgt een smalle zône van een lichter geelgroene kleur, die geleidelijk overgaat in het normale groen.

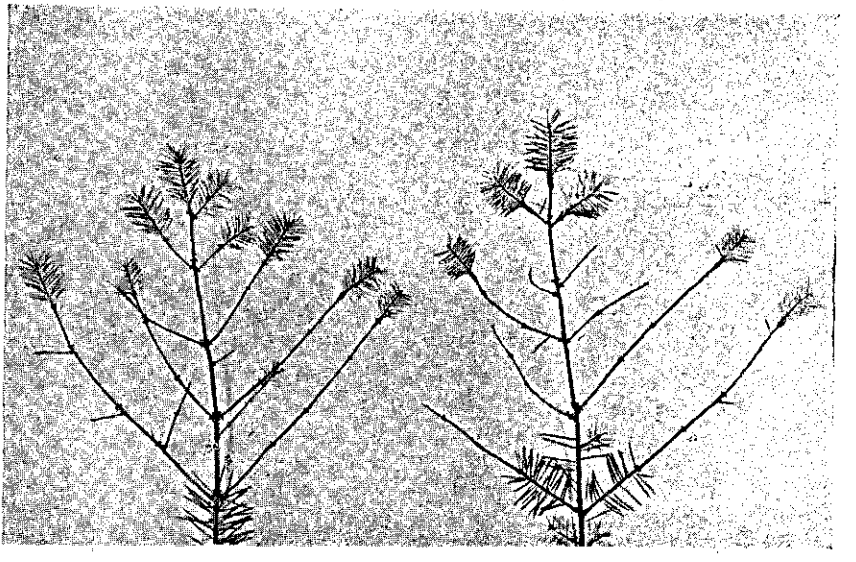
WEIR heeft zeer juist opgemerkt, dat de vlekken in het begin van den winter geelgroen zijn en dat zij in het volgende voorjaar een bruine kleur hebben aangenomen. Ofschoon hij niet nader op de anatomisch-pathologische veranderingen in de naalden is ingegaan, heeft hij feitelijk toch naar de uitwendig zichtbare symptomen twee stadia van de ziekte onderscheiden.

WILSON en zijn medewerkers maken geen verschil tusschen de periode van gele verkleuring en het bruin worden der vlekken. Zij geven een nogal eenvoudige voorstelling van de aantasting door Rhabdocline (109 : 39). Men moet uit hun mededeelingen opmaken, dat het mycelium de cellen van de naald doodt en daarbij het zetmeelgehalte vermindert. Volgens mondelinge mededeeling van WILSON wordt naar zijn opvatting het zetmeel direct aangetast door de zwam.

Het pathogene karakter van *Rhabdocline Pseudotsugae* is in werkelijkheid heel wat gecompliceerder, zooals in de volgende § 3 zal blijken.

De eenigszins paarsbruine, nekrotische vlekken kunnen bij hevige infectie zóó talrijk zijn, dat de zieke boomen al op grooten afstand in een paarsbruin waas gehuld schijnen.

Op de vlekken ontstaan in den loop van April de apotheciën, ge-



Afb. 29. Takken waarvan in 1927 reeds een gedeelte der naalden van den jaarscheut 1926 is afgevallen. De jaarscheuten 1927, 1928, 1929 en 1930 zijn geheel kaal, de naalden van 1931 volledig aangetast.

Zweige, von denen 1927 schon ein Teil der Nadeln des Jahrestriebes von 1926 abgefallen ist. Die Jahrestriebe 1927, 1928, 1929 un 1930 sind kahl, die Nadeln von 1931 alle erkrankt.

woonlijk aan den onderkant der naalden onder de huidmondjes, bij uitzondering echter ook wel aan den bovenkant. De nekrotische vlekken met hun donkerder paarsen tint blijven zich duidelijk en scherp afteekenen.

Na het rijpen der apotheciën vallen de geïnfecteerde naalden af.

Intusschen zijn de sporen uit de asci uitgespoten en is daarvan een gedeelte op de jonge naalden van de pas uitgeloopen scheuten terecht gekomen. De naalden worden geïnfecteerd en vertoonen in den volgenden zomer de gevolgen daarvan eerst als geelkleuring en daarna, in den winter, als nekrotische bruine vlekken.

Aan de symptomen van de zieke naalden is de aantasting door Rhabdocline bij vatbare boomen al spoedig na de infectie in denzelfden zomer al te herkennen. Na den winter wanneer de nekrose heeft plaats gehad, is het ziektebeeld zeer opvallend en karakteristiek.

Tenslotte is het mogelijk, om vast te stellen, hoe lang bepaalde

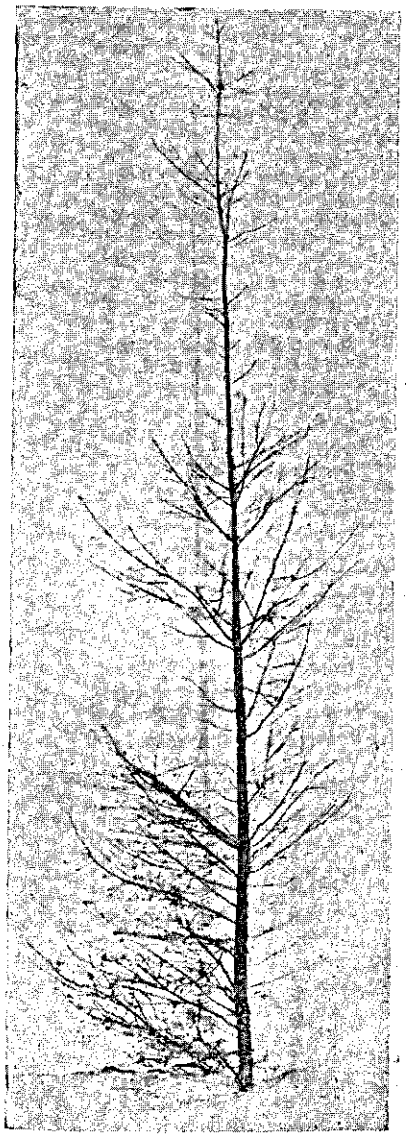
boomen al door de ziekte geteisterd worden, omdat de zieke naalden afvallen. Alleen de naalden aan de laatste jaarscheuten worden aangetast; zij vallen omstreeks een jaar na hun uitloopen af. Heeft men een boom voor zich, waarvan de jongste naalden door Rhabdocline zijn geïnfecteerd, dan kan men uit het aantal jaarscheuten, waaraan de naalden ontbreken, afleiden, wanneer de ziekte is opgetreden, mits één of meer oudere jaargangen niet aangetast zijn. Door afbeelding 28 wordt dit duidelijk geïllustreerd. De naalden van de jongste jaarscheuten zijn ziek en hebben de typische vlekken. Aan de één jaar oudere jaarscheuten zijn geen naalden meer te vinden; zij zijn alle tengevolge van de aantasting afgevallen. De daarop volgende oudere jaargangen zijn niet aangetast. Dus in dit geval is de ziekte twee jaren geleden opgetreden. Op deze wijze is het ook mogelijk, om aan de takken uit de Boschwachterij Kootwijk (Afb. 29) te constateeren, dat Rhabdocline daar al in 1926 geweest moet zijn; aan de jaarscheuten van 1926 is een gedeelte van de naalden ziek geweest en verdwenen; de jaarscheuten van het jaar 1927 hebben alle naalden verloren, evenals die van 1928, 1929, 1930. De naalden van 1931 zijn volledig geïnfecteerd.

Daarbij dient in het oog gehouden te worden, dat boomen aan één zijde reeds zieke naalden kunnen hebben in een jaar, dat zij aan een andere zijde nog gezond zijn. Ook is bij boomen met aanvankelijk of voortdurend zeer geringe aantasting een vaststellen van het begin van optreden der ziekte niet mogelijk.

Ter illustratie van de gevolgen van een herhaalde aantasting door Rhabdocline is een foto van een vatbaren boom bijgevoegd, in 1918 geleverd door een Duitsche firma als „Douglas vom oberen Fraser." Hoewel dit exemplaar nog niet dood was, toen het gekapt werd, zijn de gevolgen toch zeer duidelijk zichtbaar. De jaarscheuten zijn elk jaar korter geworden en het onderzoek van de jaarringbreedte bracht ook een zeer sterken achteruitgang aan het licht (Afb. 30 en 31).

Op de meeste plaatsen in ons land is de ziekte pas sedert korten tijd aanwezig. In enkele gevallen kan men uit de afgevallen naalden van het jaar 1929 en dan nog slechts bij enkele boomen afleiden, dat Rhabdocline in 1931 voor de derde maal jonge naalden geïnfecteerd heeft. Boomen met oudere aantasting zijn sporadisch gevonden.

Over de uiteindelijke gevolgen voor de zieke boomen is daarom nog niet veel te zeggen. De ziekte heeft zich in elk geval in 1930 en 1931 niet alleen in even sterke mate vertoond bij reeds eerder zieke boomen, maar zij heeft ook talrijke nieuwe boomen aangetast.



Afb. 30. Boom die bijna al zijn naalden heeft verloren.

Baum, der beinahe völlig entnadelt ist.

Of ook in ons land, evenals in Amerika, perioden van hevige aantasting afwisselen met perioden, waarin eenig herstel mogelijk is, kan nog niet gezegd worden. De gegevens die ter beschikking staan, doen echter zien, dat tot nu toe de infectie, nadat zij eenmaal is opgetreden, elk volgend jaar heeft plaats gehad. Haar hevigheid is niet af- maar eerder toegenomen. Ook in Schotland en Engeland is volgens de literatuur geen periodieke vermindering van eenige beteekenis waargenomen. BOYCE kreeg op zijn bezoek in Groot-Brittannië den indruk, dat de ziekte daar veel heviger optrad dan in Amerika (5 : 7-8).

De naalden aan St. Jansloten van Douglassparren zijn vrij van *Rhabdocline Pseudotsugae* (zie hierover ook § 6 van hoofdstuk II). Het is niet onmogelijk, dat zieke boomen, die het vermogen bezitten St. Jansloten te vormen, daardoor langer in leven kunnen blijven.

§ 3. *Anatomisch pathologische verschijnselen in de naalden.*

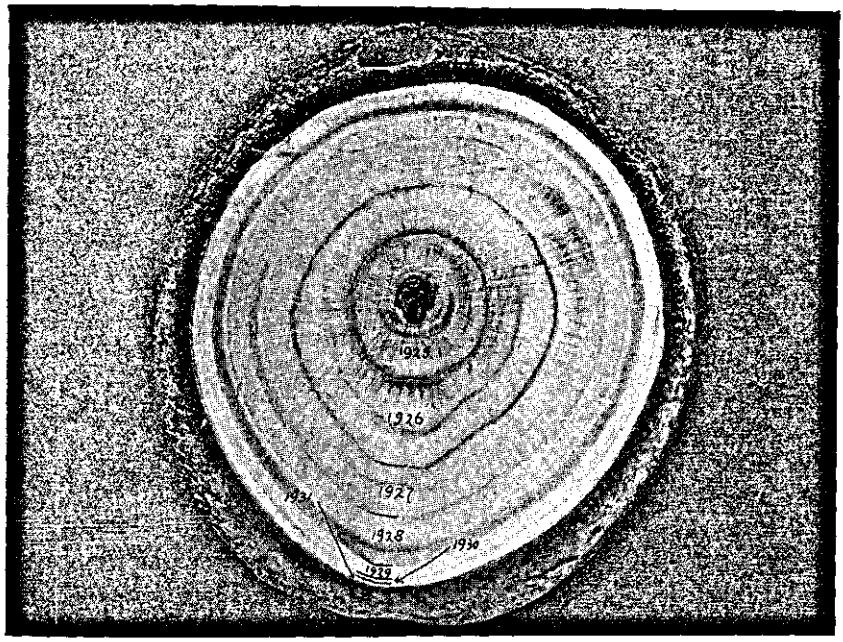
De uitwendig, makroskopisch zichtbare symptomen aan de zieke naalden hebben ons reeds tot de slotsom geleid, dat het ziekteproces is te ontleden in twee scherp te onderscheiden perioden, n.l. een periode van het tijdstip der infectie tot het optreden van de nekrose en een periode, die met de nekrose begint om met het afvallen van de naalden te eindigen. Het mikroskopisch onderzoek bevestigt, dat met het optreden van de nekrose en de bruinkleuring in den winter een nieuw stadium van de ziekte is begonnen.

Zooals (in § 2 van dit hoofdstuk p. 44) reeds is vermeld, is het ziekteproces, dat zich in de naalden afspeelt, niet zoo eenvoudig als WILSON en zijn medewerkers aannemen (109 : 39; 6 : 745). Deze auteurs hebben hun onderzoek blijkbaar beperkt tot den toestand, die na de nekrose is ingetreden. Inderdaad zijn nà den winter de chlorenchymcellen in de sterk geïnfecteerde deelen der naalden dood; hun inhoud is bruin gekleurd; er is een kleurloos mycelium en de doode cellen bevatten geen zetmeel, terwijl aan de randen der nekrotische vlekken de chlorenchymcellen, die maar weinig mycelium bevatten en nog leven, minder zetmeel hebben dan de daaraan grenzende gezonde cellen. Als men dus alleen dit stadium onderzoekt, kan men zich van de aantasting der naalden door Rhabdocline een voorstelling maken, die overeenkomt met die van WILSON c.s.

Maar hoe is dit stadium ontstaan? De nekrose — dat heeft WEIR reeds in Amerika waargenomen — treedt immers pas in den loop van den winter op; dat is dus 6—8 maanden nadat de infectie heeft plaats gehad. Hoe is de toestand in de naalden vóór den winter, als er alleen nog maar geelgroene verkleuringen zijn?

Na de infectie — in ons land einde Mei begin Juni — groeit het mycelium intracellulair aanvankelijk in enkele epidermiscellen. Vandaar dringt de zwam in het chlorenchym.

Zooals boven reeds gemeld groeit het mycelium binnen den wand, maar buiten den protoplast van de cellen. Deze wijze van groeien is zeer duidelijk zichtbaar, als men naalden kort na het eerste optreden der nekrose onderzoekt. In cellen van het chlorenchym, die nog maar korten tijd dood zijn en wier inhoud een begin van bruinkleu-



Afb. 31. Dwarse doorsnede, op ongeveer 1.1 m boven den grond, door den stam van den boom in afb. 30.

Querschnitt auf ungefähr 1.1 m über dem Boden durch den Stamm des Baumes in Abb. 30.

ring vertoont, heeft zich de protoplast van den wand teruggetrokken, het mycelium daarentegen heeft zijn oorspronkelijke plaats langs den wand behouden. Het cytoplasma heeft ook losgelaten van de hyphen, maar uit den vorm waarin het gefixeerd is, blijkt duidelijk, hoe het om de hyphe heen heeft gezeten.

Bij een vatbaren Douglas blijven nu de cellen van de epidermis en het chlorenchym der naalden tot in den winter in leven niettegenstaande de aanwezigheid van den parasiet; de tonoplast blijft gespannen als in de chlorenchymcellen zonder mycelium en de chloroplasten blijven functionneeren.

Vóór den winter is er geen sprake van de typische nekrose van het chlorenchym met bruinkleuring van den inhoud der cellen, waarin het mycelium groeit.

Wel is waar blijkt meestal eenigen tijd na de infectie uit de lichter groene en later geelgroene verkleuring van de vlekken, dat er afwijkingen van den normalen toestand zijn, maar de cellen met mycelium sterven niet af; hun chloroplasten blijven in staat zetmeel te vormen, zooals experimenteel werd vastgesteld. Zij vertoonen ook het verschijnsel van plasmolyse in een oplossing van $Ca(NO^3)^2$. In den loop van den zomer tot in den winter breidt de zwam zich meer of minder ver in de naalden uit, maar zij blijft daarbij geheel intracellulair en beperkt zich tot het chlorenchym; het mycelium dringt ook niet in de endodermis, zoolang als dit stadium duurt. Op den duur gaat echter een gedeelte van de korte myceliumcellen meer naar het centrum der geïnfecteerde chlorenchymcellen opzwellen en uitgroeien. Zij vullen soms op deze wijze bijna de geheele cel op, waarbij de vacuole voor een groot gedeelte kan verdwijnen.

Pas gedurende den winter komt er verandering in dezen toestand. Deze verandering zal thans worden beschreven, zooals zij door mij werd waargenomen aan een aantal zieke Douglassparren. Op 16 Januari werd geen nekrose met bruinkleuring genoteerd, op 16 Februari vertoonden dezelfde boomen de scherp omschreven bruine en paarsbruine vlekken.

Uit het anatomische onderzoek van materiaal op de genoemde data gefixeerd, blijkt, dat de chlorenchymcellen met het typische intracellulaire mycelium op 16 Januari nog in leven zijn en dat de endodermis geheel vrij van mycelium is, terwijl de sterk geïnfecteerde cellen op 16 Februari dood zijn en bruin gekleurden inhoud hebben. Bovendien groeien op verscheidene plaatsen dunne hyphen uit het dikke intracellulaire mycelium. Deze hyphen doorboren de wanden van de chlorenchymcellen en komen zoo in de intercellulairen; het intercellulaire mycelium vormt later een stroma-achtige massa vooral onder de huidmondjes aan de onderzijde der naalden. Op 16 Februari zijn tegelijkertijd de eerste nog korte myceliumdraden in de cellen van de endodermis te zien. Ook deze hyphen groeien uit het intracellulaire mycelium en dringen uit de chlorenchymcellen in de aangrenzende cellen van de endodermis door. Deze laatste worden er op den duur geheel door opgevuld.

De vraagt dringt zich aan ons op: „hoe komt het, dat eenerzijds *Rhabdocline Pseudotsugae* maandenlang in de naalden kan leven, zonder dat de geparasiteerde cellen afsterven, en dat anderzijds een nekrose van diezelfde cellen vrij plotseling optreedt?"

Het is noodig, om in dit verband nader in te gaan op de veranderingen, die in de naalden van Douglas optreden in den loop van het jaar. Zeer opvallend is daarbij de variatie van het gehalte aan zetmeel, zoowel van het chlorenchym als van de endodermis en den centralen cylinder der naalden. Dit is belangrijk ook in verband met de mededeeling van WILSON c.s. over de vermindering van het gehalte aan zetmeel als gevolg van de aantasting.

De veronderstelling van WILSON, als zou de zwam het zetmeel direct aantasten, is onjuist. De hoeveelheid zetmeel in de naalden van den Douglas loopt ver uiteen in verschillende tijden van het jaar. Vooral het vrij wel geheel ontbreken van zetmeel in de maanden November, December en Januari is zeer markant. Gedurende de vegetatieperiode, van Mei tot October, zijn de hoeveelheden afwisselend, nu eens vrij groot, dan weer vrij klein, maar nooit zoo klein als in de wintermaanden en evenmin zoo groot als in de periode van einde Februari tot Mei. In Maart, April en de eerste helft van Mei, totdat de knoppen beginnen uit te loopen, zijn de hoeveelheden zetmeel in Douglas-naalden maximaal.

Dat in de plekken met mycelium geen zetmeel door WILSON is aangetroffen, vindt zijn oorzaak in het afsterven der geparasiteerde cellen gedurende den winter. Dan is zelfs in gezonde naalden geen zetmeel te vinden of zijn er hoogstens nauwelijks aantoonbare sporen. In de doode cellen ontstaat natuurlijk geen zetmeel meer. In alle levende, zoowel geparasiteerde, als gezonde cellen van het chlorenchym tusschen de afgestorven deelen der naalden wordt in de voorjaarsmaanden een groote hoeveelheid zetmeel opgehoopt, precies zooals het ook bij gezonde naalden gebeurt, waarin van einde Februari tot aan het uitloopen der knoppen de hoeveelheden zetmeel maximaal zijn.

Juist in de wintermaanden treedt in de zieke naalden van den Douglas de nekrose op. De chlorenchymcellen gaan dus dood in den tijd, dat de hoeveelheid zetmeel in de chlorophyll-

korrels minimaal wordt en de assimilatie zeer belemmerd is.

Het ligt voor de hand te veronderstellen, dat het mycelium van Rhabdocline gedurende den zomer en herfst geen schadelijke werking op de chlorenchymcellen heeft, omdat de chloroplasten in dien tijd voldoende organische stoffen produceeren voor de voeding van de beide concurrenten, de naalden en den parasiet, maar dat de zwam in den winter, wanneer de photosynthese bijna tot stilstand is gekomen, als overwinnaar uit dezen concurrentiestrijd te voorschijn komt; de protoplasten zouden volgens deze veronderstelling verhongeren.

Het is uit de literatuur bekend, dat het zetmeelgehalte der naalden van verschillende Coniferen in de gematigde luchtstreken met meer of minder strenge wintermaanden, in de verschillende jaargetijden zeer ongelijk is. Over *Pseudotsuga Douglasii* zijn reeds eerder waarnemingen gepubliceerd (45 : 101-113). De daar meegedeelde resultaten komen overeen met die, welke ik in Nederland verkreeg, voorzoover betreft de periode van het maximum aan zetmeel. Maar KIRCHOFF (45 : 112) vond van half Juni tot December en Januari uiterst geringe hoeveelheden zetmeel en alleen in de tweede helft van den winter en gedurende het voorjaar groote kwantiteiten. Dit is in ons land anders, er bestaat een duidelijk verschil tusschen de vegetatieperiode en de wintermaanden.

Aan de Douglassparren, die hier onderzocht zijn, is weliswaar in den tijd van Juni tot October nooit een zoo groote overvloed aan zetmeel aangetroffen, als in het voorjaar, maar toch zijn er dan soms middelmatige hoeveelheden. In de maanden November, December, Januari en de eerste helft van Februari daarentegen zijn slechts geringe sporen aan te toonen; vaak is er zelfs geen spoor van te ontdekken.

MER (65) heeft naalden van Pinus, Abies en Picea in de Vogezen onderzocht gedurende April en volgende maanden tot einde October. Ook daar is er een maximum aan zetmeel in April en Mei vóór het begin van de vegetatieperiode. Na het uitloopen komt er eerst een minimum en daarna tot September, wisselt het gehalte aan zetmeel o.a. naar gelang van het weer. In October is volgens MER slechts sporadisch zetmeel in de naalden aan te toonen. Het is gemakkelijk in te zien, dat de hoeveelheid afhangt van de photosynthese eener-

zijds en het verbruik der gevormde assimilaten anderzijds. Als het verbruik minimaal is, n.l. vóór begin van de vegetatieperiode, en tegelijkertijd de omstandigheden voor de CO^2-assimilatie niet ongunstig zijn, hoopt zich zetmeel op. In de periode van groei, en ook na afloop van den groei, overweegt het verbruik, niettegenstaande de photosynthese dan haar maximum bereikt.

Sachs (91) heeft verondersteld, dat het zetmeel in de chlorophyllkorrels daar als zoodanig gedurende den winter als reservemateriaal bewaard zou blijven. Latere onderzoekingen echter (64, 82, 50, 10, 67, 51, 88, 45) hebben geleerd, dat zetmeel of in 't geheel niet, of slechts in sporen gedurende de wintermaanden in wintergroene bladen is aan te toonen; dit geldt zelfs voor de sluitcellen der stomata. In het Noorden van Europa (51) en Japan (67) is in den winter bij de meeste planten al het zetmeel uit de bladeren geheel verdwenen, in Zuidelijker streken is het verdwijnen niet zoo volledig (67,2). Tegelijkertijd is in dezelfde bladen de aanwezigheid van opgeloste suikers te constateeren, soms ook een toename van vetachtige stoffen (51 : 23).

Lidforss vond in de naalden van verschillende Coniferen, evenals in de bladen van vele andere wintergroene planten, een grooten rijkdom aan oplosbare suikers in den winter. Kwantitatief heeft hij de hoeveelheid suikers niet onderzocht en vergeleken met het gehalte aan suikers gedurende de zomermaanden. Zelfs de sluitcellen der stomata zijn in den winter vrij van zetmeel. Bracht hij bladen van verschillende planten in een verwarmde ruimte, dan bleek in vele gevallen reeds na één uur, zetmeel in de sluitcellen aanwezig te zijn. Dat komt overeen met de verschijnselen in de takken van zoogenaamde vetboomen, waaruit in de wintermaanden het zetmeel verdwijnt, om in suikers te worden omgezet. Ook verschijnt bij deze boomsoorten in zeer korten tijd zetmeel, als zij uit de winterkoude in een verwarmd vertrek worden gebracht.

Moet nu het zetmeelminimum in de naalden van Coniferen gedurende den winter opgevat worden op dezelfde wijze als het zetmeelminimum in de vetboomen? M.a.w. is de afwezigheid van het zetmeel in de chloroplasten der naalden gedurende den winter alleen toe te schrijven aan tijdelijke omzetting in suikers, waarbij dan het

opnieuw verschijnen van zetmeel zou zijn toe te schrijven aan een suiker ⇄ zetmeel omzetting in omgekeerde richting? Of wordt door de voorstanders van deze opvatting een factor verwaarloosd, te weten photosynthese?

Op zichzelf is de vorming van zetmeel nog geen bewijs, dat er photosynthese plaats heeft; omgekeerd mag uit het ontbreken van zetmeel niet geconcludeerd worden, dat dit proces stilstaat. De aanwezigheid van zetmeel in de chloroplasten bewijst alleen, dat het evenwicht suiker ⇄ zetmeel verschoven is ten gunste van de zetmeelvorming. Of de suiker door synthese ter plaatse is ontstaan, of door toevoer van elders in de chloroplasten is gekomen, maakt daarbij geen verschil. De chlorophyllkorrels in zetmeelvrije bladen vormen immers zetmeel, ook in het donker, als de bladen met hun stelen in een suikeroplossing geplaatst zijn.

Nu heeft de temperatuur op het evenwicht suiker ⇄ zetmeel grooten invloed, zooals o.a. uit de proeven van CZAPEK (10 : 121) blijkt. Bij lage temperatuur moet in een suikeroplossing de concentratie van saccharose tenminste 7 % bedragen, om zetmeel in de bladen te doen onstaan, terwijl bij gewone temperatuur 1% saccharose hiervoor voldoende is.

Het evenwicht zal dus inderdaad in de wintermaanden door de lage temperatuur verschoven zijn naar de vorming van suiker uit het aanwezige zetmeel, of wel er zal geen zetmeel gevormd worden, wanneer er te weinig suiker is.

LIDFORSS houdt het verdwijnen en weer optreden van zetmeel in de wintergroene bladen voor volmaakt analoog met dezelfde verschijnselen in de stammen der boomen. Hij neemt dus aan, dat bij het begin van den winter zetmeel in de naalden aanwezig is en dat dit zetmeel omgezet wordt in suiker. Dezelfde suiker dient voor de vorming van het zetmeel, dat in 't voorjaar opnieuw in de naalden verschijnt. Overtuigd van den volkomen stilstand van levensprocessen als transpiratie en assimilatie gedurende den winter, brengt hij zelfs de verklaring van enkele resultaten zijner proeven met deze opvatting in overeenstemming — ten onrechte, naar mijne meening.

Terwijl n.l. een regeneratie van zetmeel in de takken plaats heeft korten tijd na het overbrengen in de warmte en ook in de sluitcellen

der stomata onder deze omstandigheden zeer spoedig zetmeel is aan te toonen, kunnen Coniferen dagen en weken lang in de nieuwe omgeving verblijven, zonder dat de chlorenchymcellen der naalden een spoor van zetmeel gaan vertoonen.

LIDFORSS verklaart nu het uitblijven der zetmeelregeneratie in dit geval door aan te nemen, dat er gebrek is aan de daarvoor noodige zuurstof. De huidmondjes zijn gedurende den winter gesloten en blijven dat ook in de warmte, mits zij tegelijk donker worden gehouden. Na het maken van insnijdingen in de naalden echter kon LIDFORSS langs de rand van de wond bij dezelfde temperatuur en in donker wel plaatselijke zetmeelvorming constateeren. Naar zijn meening kan door de wond zuurstof toetreden en is bij voldoende aanwezigheid daarvan, omzetting van de als reserve aanwezige suikers in zetmeel mogelijk. CZAPEK daarentegen heeft het vormen van zetmeel langs de wond opgevat als een wondreactie. LIDFORSS geeft dit slechts ten deele toe, maar verklaart het verschil in reactie op het overbrengen in de warmte, tusschen bladen en takken door te wijzen op de mogelijkheid van gaswisseling door de lenticellen in tegenstelling met de hermetisch gesloten huidmondjes (51 : 24).

Ook bij den Douglasspar blijft vorming van zetmeel in het chlorenchym uit, als in den winter takjes met naalden in de warmte van het laboratorium worden gebracht. Het is echter mogelijk, om de zetmeelvrije chloroplasten in een donkeren thermostaat bij 24° C. binnen enkele dagen zetmeel te laten vormen, door het takje in een 10 % waterige oplossing van glucose te plaatsen. In denzelfden thermostaat blijven de naalden van een contrôletakje in leidingwater vrij van zetmeel.

Hieruit moet worden afgeleid, dat er wel genoeg zuurstof, maar niet genoeg suiker is, om in dit geval de vorming van zetmeel te doen plaats hebben.

De lage temperatuur en de geringe duur en intensiteit van het licht in den winter beperken de suikersynthese dermate, dat het evenwicht suiker $\rightleftarrows$ zetmeel ten koste van de zetmeelvorming verschoven wordt. Dit moet wel de voornaamste oorzaak van de zetmeelarmoede der naalden zijn; dat bovendien bij daling der temperatuur de voor zetmeelvorming noodige suikerconcentratie grooter moet zijn, komt zeker pas in de tweede plaats in aanmerking.

MIYAKÉ (67 : 334-336), die overigens in Japan, evenals elders, heeft vastgesteld, dat de wintergroene bladen vrij algemeen in den winter vrij van zetmeel zijn of in elk geval slechts zeer geringe hoeveelheden bevatten en dat op het minimum een maximum aan zetmeel volgt in het voorjaar, kwam door zijn proeven tot de conclusie, dat ook in den winter een, zij het ook zwakke photosynthese en eenig transport van koolhydraten plaats heeft. Hoe noordelijker de groeiplaats, hoe meer planten geheel zetmeelvrije bladen krijgen en hoe geringer het aantal planten, waarvan de bladen zetmeel blijven behouden. Hij vindt ook, dat de huidmondjes bijv. van verschillende Coniferen-naalden wel eens open zijn in de wintermaanden. Volgens hem is er dus geen absolute rust, maar alleen een sterke verzwakking van alle levensprocessen in den winter en ontstaat het zetmeel in het voorjaar niet uit reservesuikers, maar door assimilatie.

Ook uit het onderzoek van TUMANOV (102 : 306-319) blijkt, dat in den winter, tenminste bij temperaturen eenige graden boven 0°, assimilatie plaats heeft. Deze assimilatie heeft beteekenis voor de resistentie tegen vorst. Dit bewees hij door planten bij temperaturen even boven het vriespunt in het licht en in het donker te „harden". De eerste waren tegen daarop volgende sterke afkoeling bestand, de tweede niet. Hij versterkte dit bewijs nog door de toename van het koolhydraatgehalte bij de in het licht geharde planten aan te toonen.

Ook IWANOFF en KOSSOWITSCH (41) constateeren, dat de zetmeelvermeerdering in het voorjaar in naalden van *Pinus silvestris* samenhangt met de toenemende lichthoeveelheid en dat dit zetmeel niet als reservestof is te beschouwen, maar als product van de toenemende assimilatie.

Uit het voorgaande blijkt, dat de hoeveelheid assimilaten in de naalden gedurende den winter zeer gering wordt. Dus zou het afsterven van de geparasiteerde cellen der Douglasnaalden als hongerdood kunnen worden beschouwd.

Als deze veronderstelling juist is, dan moet het mogelijk zijn, de nekrose te voorkomen, door op tijd te zorgen voor een sterkere assimilatie in de wintermaanden. Anderzijds moet de nekrose te voorschijn kunnen worden gebracht door de assimilatie geheel te beletten

Om dit na te gaan, is einde December 1930 een flink zieke Douglas uit de open lucht overgebracht in een verwarmde kas.

De top van denzelfden boom moest worden afgezaagd in verband met de afmetingen van de kas. Hij werd in een emmer met water geplaatst en diende als contrôle. De naalden van dit gedeelte van den boom ondergingen dus de temperatuurschommelingen van het winterseizoen, dat door eenige vorstperioden gekenmerkt was. Spoedig waren hierop alle geelgroene vlekken paarsbruin. Nadien heeft de top eenigen tijd in een warme kas gestaan en 23 Maart 1931 zijn aan de naalden beginstadia van apotheciën van Rhabdocline geconstateerd. Tot rijpheid zijn deze echter niet gekomen, ook niet op de afgevallen naalden die verder vochtig en warm gehouden werden.

Aan het deel van denzelfden boom, dat direct in een verwarmde kas was geplant, hadden verschillende zieke naalden van de jaarscheuten van 1930 vóór het verplanten reeds nekrotische vlekken, hoewel het grootste deel der naalden alleen geelgroene vlekken vertoonde. Op de nekrotische vlekken zijn na het overbrengen in de kas apotheciën van Rhabdocline gevormd, waaruit 13 Januari — dat is nog geen vier weken na het verplanten — ascosporen in vochtige kamers zijn opgevangen.

In de natuur worden in ons land de apotheciën in April gevormd, zij zijn in de tweede helft van Mei rijp.

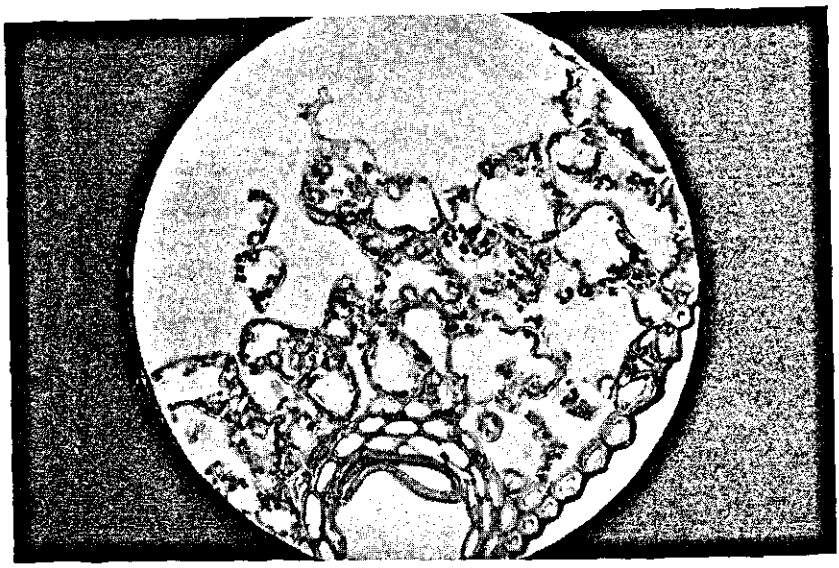
Op naalden zonder de typische nekrotische vlekken ontstonden geen apotheciën, ook niet als de naalden afvielen en in een vochtige en warme omgeving bleven liggen.

Klaarblijkelijk is voor de vorming der apotheciën eenerzijds de nekrose noodig, anderzijds een hoogere temperatuur dan in den winter in ons klimaat heerscht, maar vóór alles is noodig, dat de naalden aan een levenden boom blijven zitten.

Aan de naalden met geelgroene vlekken ontstonden in de warme kas zelfs na 20 maanden geen apotheciën.

Wel zijn verscheidene zieke naalden in den loop van de periode van waarneming afgevallen, terwijl niet aangetaste naalden aan andere jaarscheuten en de jonge naalden van 1931, die in de kas ontwikkeld zijn, vast bleven zitten.

Maar de typische nekrose, die aan de zieke naalden in de natuur



Afb. 32. Dwarse doorsnede door naald met intracellulair mycelium in het chlorenchym na verlichting in warme kas met JJK behandeld. De nieuw gevormde zetmeelkorrels donker. (8. 1. 1931).

Querschnitt einer Nadel mit intrazellulärem Myzel im Chlorenchym nach Beleuchtung im warmen Gewächshaus mit JJK behandelt. Die neugebildeten Stärkekörner dunkel.

regel is en ook aan het topgedeelte van denzelfden boom bij lage temperatuur is ontstaan, is in de warme kas uitgebleven. Nog in Februari 1932 waren er talrijke naalden met geelgroene vlekken en op verschillende manieren is aangetoond, dat in geparasiteerde cellen de chloroplasten zelfs toen nog zetmeel konden vormen.

Toen de boom verplant werd, was noch in de zieke noch in de gezonde naalden van den jongsten jaarscheut van 1930 zetmeel te vinden. Een deel van den boom werd door een electrische lamp gedurende de nachturen verlicht. Spoedig kon in de naalden, die door de lichtbundel getroffen werden, zetmeel worden aangetoond en na een week was het chlorenchym, de endodermis en het parenchym van den centralen cylinder vol zetmeel. Ook in de cellen van het chlorenchym, waarin mycelium voorkwam, hebben de chloroplasten zetmeel gevormd (Afb. 32).

Een jaar later zijn zieke naalden van dezelfde jaarscheuten 1930 van den boom onderzocht op hun vermogen, om zetmeel te vormen. De naalden werden met een scheermesje in stukken gesneden en de stukjes gedeeltelijk gebracht in leidingwater, gedeeltelijk in glucose 10 % in water.

Bij onderzoek bleek na eenige dagen, dat ook in leidingwater langs de wond vooral in den centralen cylinder, maar ook in de chlorenchymcellen zetmeel was ontstaan. In het deel van de naald op eenigen afstand van de wond was geen spoor van zetmeel te vinden, ook na langeren duur niet.

Veel sterker was de vorming van zetmeel bij de stukjes die in glucose waren gelegd. Na 24 uren was in de centrale cylinder over de geheele lengte van het stuk in alle parenchymcellen zetmeel te vinden. Na een week waren ook in het chlorenchym over de geheele lengte groote zetmeelkorrels gevormd. Zetmeel ontstond in alle cellen onafhankelijk van het feit, of deze mycelium bevatten of niet. Wel was er een opvallend kwantitatief verschil. De zetmeelkorrels waren veel grooter in de niet geparasiteerde cellen.

Een soortgelijke proef is uitgevoerd door afgesneden takken van een anderen zieken boom in een oplossing van glucose (10 %) te plaatsen. Reeds na korten tijd bleek in den centralen cylinder der naalden vorming van zetmeel plaats te vinden. Veel langzamer was de vorming in de chlorenchymcellen; maar ook hier weer deed het er niets toe of de cellen geparasiteerd waren of niet. Alleen een kwantitatief verschil kwam tot uiting.

Op deze wijze is dus nog eens aangetoond, dat het mycelium van Rhabdocline langen tijd in de naalden intracellulair aanwezig kan zijn, zonder de cellen te laten afsterven.

Het parasitisme van Rhabdocline en het verloop der ziekte is dus gecompliceerder, dan door WILSON c.s. verondersteld is.

Gedurende de geheele observatieperiode werd in de naalden van den verplanten Douglas geen intercellulair mycelium waargenomen.

Het is dus mogelijk gebleken, om door het overbrengen van een zieken Douglas in een verwarmde kas de typische nekrose en bruinkleuring te voorkomen. Maar daarmee is niet aangetoond, dat deze nekrose een gevolg is van gebrek aan organisch materiaal.

Het is niet mogelijk geweest, om dat typische verschijnsel te voorschijn te roepen door een belemmering der assimilatie. Een paar takken zijn aan den boom gedurende eenigen tijd afgesloten van het licht. Het bleek daarbij echter, dat de naalden van den jaarscheut van 1930 en ook van de nieuwe jaarscheuten van 1931 alle afvielen, zonder dat de nekrose te voorschijn was gekomen.

Hoewel de verminderde hoeveelheid organisch materiaal dus niet als directe oorzaak beschouwd kan worden, heeft zij toch wellicht een indirecte beteekenis. Er is namelijk een andere factor, die in den winter in werking treedt, en waaraan cellen, die aan suikergebrek lijden, geen weerstand kunnen bieden. Deze factor is de vorst.

Het zou zeer verklaarbaar zijn, dat de geparasiteerde chlorenchymcellen minder bestand zijn tegen bevriezen, dan de normale. Juist omdat in den winter zoo goed als geen assimilatie plaats heeft, kan de concentratie van de suikers in de cellen met veel mycelium zoo laag worden, dat zij gemakkelijk bevriezen. De gezonde cellen daarentegen kunnen zeer lage temperaturen verdragen, zooals wij in zeer strenge winters, b.v. die van 1928—1929 ervaren hebben.

De waarnemingen aan zieke Douglassparren buiten in het bosch bevestigen de veronderstelling, dat het bruin worden der geïnfecteerde zônes als een vorstnekrose beschouwd moet worden. In den winter 1931—1932 was er alleen een zeer korte vorstperiode in October, waarbij in 3 opeenvolgende etmalen minimum-temperaturen van —4°C., —6° C. en —9° C. genoteerd zijn. De maanden December en Januari waren gekenmerkt door het ontbreken van vorst. Pas begin Februari kwam er een langere periode van vorst voor. De naalden van de meeste zieke boomen vertoonden bij een bezoek op 16 Januari nog geen nekrose. Een uitzondering vormden eenige exemplaren, die buitengewoon sterk door Rhabdocline waren aangetast, hoewel ook hier aan vele naalden behalve nekrotische nog geelgroene vlekken te zien waren. De meeste zieke boomen hadden op 16 Januari alleen geelgroene vlekken. Op 16 Februari, na de eerstvolgende vorstperiode was er een volledige nekrose bij alle genoemde boomen te constateeren. Ook de geelgroene vlekken, die op 16 Januari nog

bij de naalden van sterk zieke boomen gevonden waren, bleken 16 Februari alle bruin gekleurd te zijn.

Een nadere bevestiging van de noodzakelijkheid van vorst voor het optreden van de typische nekrose is verkregen door naalden kunstmatig te laten bevriezen.

Van den bovengenoemden, verplanten boom werden in den zomer na het verplanten eenige takjes met zieke naalden afgesneden en in cylinderfleschjes met water geplaatst. Daarna werden de takjes onder vijf verschillende omstandigheden gebracht: 1. in een kamer voor het raam, 2. in het donker bij een constante temperatuur van ± 20° C., 3. in het donker bij een constante temperatuur van ± 2° C., 4. in het donker bij een vrijwel constante temperatuur van —2° C. en 5. in het donker in een pekelbak bij een temperatuur van ongeveer —10° C. Na 6 dagen waren de vlekken van de naalden, die aan de temperatuur van —10° C. waren blootgesteld geweest, paarsbruin geworden. Bij alle andere temperaturen waren de plekken nog geelgroen als bij het begin van de proef.

Het anatomisch onderzoek toonde aan, dat ook in de afgestorven geparasiteerde cellen, wier inhoud bruin geworden was, kleine korreltjes zetmeel aanwezig waren.

Op 8 September, plm. 9 maanden na het verplanten zijn nog eens verschillende takjes van denzelfden boom en van een anderen zieken Douglas in een pekelbak bij —10° en in een thermostaat bij ± 2° C. geplaatst. De temperatuur in de pekelbak bleek onder aan de takjes de eerste dag —7,7° C. te zijn, bovenaan —1,2° C. De tweede dag resp. —6° C. en —2° C. De derde dag —5,5° en —2° C., later op dien dag —8° C. en —1,5° C. Bij deze proef toonden de onderste naalden van eenige takjes, die de laagste temperaturen te doorstaan hadden, nekrose, nadat ze twee dagen in een kamer voor een raam gestaan hadden. Drie dagen nadien was het beeld nog duidelijker. Opvallend is hierbij, dat de onderste naalden van den eersten boom de nekrose duidelijk toonden, de naalden van den anderen boom daarentegen niet.

Van de takjes van den eersten boom die ter contrôle in de donkere thermostaat bij ±2° C. gestaan hebben waren de geelgroene vlekken niet nekrotisch geworden. Bij mikroskopisch onderzoek bleek, dat

in het afgestorven weefsel van de vlekken der bevroren naalden een begin van intercellulair mycelium was te zien.

Een bezwaar van proeven met afgesneden takjes blijkt te zijn, dat de naalden zeer spoedig afvallen en dus een verdere ontwikkeling van de zwam niet geobserveerd kan worden.

Daarom zijn de proeven in 1932 nog eens herhaald met jonge planten die kunstmatig met Rhabdocline door middel van ascosporen geïnfecteerd waren.

Uit de voorloopige proeven met takjes blijkt echter reeds, dat door het bevriezen de nekrose en bruinkleuring kunstmatig te voorschijn geroepen kan worden, dat daarbij ook de intercellulaire ontwikkeling van de zwam in de afgestorven deelen van de naalden begint, en dat bovendien ook een doodvriezen van de geïnfecteerde deelen der naalden kan optreden in een jaargetijde waarin nog veel organisch materiaal in de naalden aanwezig is. In het afgestorven chlorenchym konden namelijk kleine korreltjes zetmeel worden aangetoond.

Uit de waarnemingen in de natuur en de voorloopige proeven mag geconcludeerd worden, dat de geparasiteerde cellen van de Douglasnaalden door de aanwezigheid van de zwam minder goed bestand zijn tegen temperaturen van 5 tot 10° onder het vriespunt dan de normale gezonde chlorenchymcellen.

Het afsterven is geen direct gevolg van de inwerking van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd.

Aangezien alleen na de typische vorstnekrose intercellulair mycelium van de zwam tot ontwikkeling komt en daaruit de fructificaties ontstaan, kan de ziekte zich alleen uitbreiden in een gebied, waar in het een of andere jaargetijde vorst voorkomt.

Hoewel er niet aan kan worden getwijfeld, dat de chlorenchymcellen tengevolge van gebrek aan assimilaten in den winter zeer vatbaar zijn voor vorstbeschadiging, is het niet onmogelijk, dat de werking van het mycelium op het protoplasma ook nog van anderen aard is.

§ 4. *Het afvallen van de naalden.*

Literatuur.

WEIR schrijft: „the infected needles fall at all seasons of the year,

owing to the fact that a portion of them are not so seriously infected as others and may remain on the tree for an indefinite period...." (107 : 100).

Volgens de Schotsche onderzoekers vallen de geïnfecteerde naalden na de rijping der apotheciën en het uitspuiten der ascosporen af (109 : 38).

BROWN (6) heeft een onderzoek ingesteld naar de anatomie van de scheidingslaag tusschen naald en naaldkussen en naar het watergehalte van de zieke en gezonde naalden. Hij komt tot de conclusie, dat het mechanisme van de scheidingslaag anatomisch geen verschillen geeft te zien, maar dat de oudste naalden, die langs natuurlijken weg afvallen, zeer veel minder water bevatten dan die der jongere jaargangen en dat de zieke naalden, die abnormaal jong afvallen, veel overeenkomen met de oudste in dit opzicht.

Onder toevoeging van de opmerking, dat daarmee nu wel geen afdoende verklaring gegeven wordt, concludeert hij dan, dat de uitdroging der zieke naalden wel de oorzaak van hun afvallen zal zijn (6 : 752).

Hij vermeldt speciaal, dat „nothing of the nature of tylosis or blockage of the tracheids before the leaf fall, has been observed" (6 : 748).

Bij de studie van de anatomie der geïnfecteerde naalden merkte hij op, dat in de omgeving van de naaldaanhechting absoluut niets te bemerken is van een antagonisme tusschen zwam en gastheer, zooals dat bekend is bij *Lophodermium macrosporum* op *Picea excelsa*. (71 : 220—223).

Aan de mogelijkheid van de vorming van toxinen door de zwam als oorzaak van het afvallen heeft BROWN wel gedacht, maar naar zijn meening is dit onwaarschijnlijk, omdat bepaalde zônes van de naald midden tusschen geïnfecteerde plaatsen geheel normaal schijnen te zijn (6 : 749).

Eigen waarnemingen.

In de eerste plaats is het niet algemeen geldig, dat de sterk aan-

getaste naalden reeds in het eerste jaar en de minder sterk aangetaste later afvallen.

Evenmin kan het afvallen als een gevolg van het uitdrogen der naalden of van myceliumophooping in de ademholten en daardoor gewijzigde transpiratie worden opgevat.

De onjuistheid van zulke verklaringen zal blijken, wanneer wij het in dit opzicht zeer verschillend gedrag der onderscheiden rassen van den Douglasspar beschouwen.

Er zijn namelijk zeer vatbare boomen, die buitengewoon sterk geïnfecteerde naalden hebben, zoo, dat na den winter slechts zeer kleine normaal groene stukjes tusschen de bruine vlekken te zien zijn, en die toch hun naalden vrijwel volledig behouden tot na het uitloopen der jonge scheuten en na de rijpheid der apotheciën.

Andere exemplaren zijn eveneens zeer sterk geïnfecteerd, maar hebben nog wat meer normaal groene deelen tusschen de vlekken. Ook aan deze zitten de naalden nog in Mei en begin Juni flink vast en zij vallen ook niet af bij aanraking of flink schudden.

In beide gevallen verliezen de boomen de naalden echter volledig na het uitloopen der jonge scheuten, hoewel het laatstgenoemde type, door mij met 3 aangeduid, de naalden wel wat langer houdt.

Ook komen er boomen voor, die in zooverre aan de door WEIR gegeven voorstelling voldoen, dat zij een deel der naalden vóór, een ander deel na den winter verliezen; nauwkeuriger waarneming doet echter daarbij nog twee zeer verschillende typen onderscheiden. Bij het eene type groeit het mycelium van Rhadbocline flink in de naalden. Na eenigen tijd worden deze eerst aan hun toppen en later geheel, geel en bruin; dan vallen zij af. Bij het andere type worden de geïnfecteerde naalden geelwit, waarna zij afvallen. De naalden van het laatste type worden wel geïnfecteerd, maar de groei van het mycelium wordt zeer sterk geremd en op vele plaatsen sterft het af. Bij deze naalden is er geen sprake van intercellulair mycelium, de hoeveelheid intracellulair mycelium is buitengewoon gering en een ophooping van mycelium onder de huidmondjes komt niet voor. De boom (No. 92 Bu) die deze soort van reactie vertoont houdt een groote gedeelte van de naalden ook den winter over. Reeds voor den winter zijn op deze naalden bruine nekrotische vlekken zicht-

baar voor het ongewapende oog; daartusschen is er een groengeel verkleurde vlek te zien. In den winter treedt geen vorst-nekrose op en apotheciën worden dan ook na den eersten winter niet gevormd.

Een ander type van afvallen is bij verschillende boomen, maar bijzonder opvallend bij exemplaren van den kustvorm van Douglas opgemerkt. Deze boomen hebben maar weinig zieke naalden, vaak zijn alleen de toppen aangetast, maar ook andere deelen in de naald kunnen na den winter roodbruin gekleurd zijn. Deze nekrotische vlekken zijn meestal van geringe afmetingen. In den loop van Mei, terwijl de — slechts kleine — apotheciën rijp zijn en bij vochtig weer sporen uitspuiten, worden de zieke naalden geelwit tot wit en vallen af. Dit verkleuren en afvallen treedt op, zelfs al bevindt zich aan dergelijke naalden maar één kleine nekrotische vlek met één apothecium.

Men moet dus ten opzichte van een eventueel samengaan van het afvallen der naalden met een verminderd gehalte aan water of, zooals WEIR meent, met hun sterkere of minder sterke infectie, de restrictie maken, dat dit alleen zou kunnen gelden voor bepaalde typen van boomen.

Immers tegenover het geval, dat, ook bij geringe aantasting, de naalden wit worden en afvallen, staan de voorbeelden van boomen, die zelfs nà de rijpheid der apotheciën hun zieke naalden nog 1 of 2 jaren behouden.

Wat BROWN generaliseerend zegt, geldt alleen voor de zeer vatbare vormen; daar is inderdaad niets van een toxische werking van de schimmel te vinden. Maar bij de boomen die een meer of minder hoogen graad van immuniteit vertoonen, wijzen de symptomen wel degelijk op een toxische werking.

§ 5. *Geografische verspreiding.*

De ziekte door *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. veroorzaakt, is geconstateerd in Amerika en Europa.

WEIR heeft in 1917 de eerste mededeeling gedaan over het voorkomen in het Noord-Westen der Vereenigde Staten, nadat hij al sinds 1911 de aantasting heeft geobserveerd (107). Volgens BOYCE

komt zij voor in het geheele natuurlijke verspreidingsgebied van den Douglas (5 : 12).

MALCOLM WILSON en MARY J. F. WILSON berichtten in 1926 over de aanwezigheid van de ziekte in Zuid-Schotland (109). Naar hun oordeel is de parasiet waarschijnlijk reeds vóór 1914 in Schotland ingevoerd, maar hij veroorzaakte geen ernstige schade tot 1922.

In het jaar 1927 volgt dan een publicatie van DAY over het optreden van de ziekte in Engeland (12).

Volgens MACDONALD was de aantasting door Rhabdocline in Groot Brittannië in 1930 niet alleen heviger op de plaatsen, waar de zwam al eerder gevonden was, maar heeft ook een verdere uitbreiding plaats gegrepen[1]).

In hetzelfde jaar is de ziekte vrijwel tegelijkertijd ontdekt in Denemarken (20), Duitschland (29, 73) en in Nederland (103).

Blijkens de berichten uit Duitschland (54, 80) en Nederland is Rhabdocline in deze landen eenige jaren aanwezig geweest, zonder opgemerkt te zijn. In Nederland b.v. is de ziekte ontdekt in 1930. Op meer dan een plaats is toen gebleken, dat de naalden van de jaarscheuten van 1929 al volledig geïnfecteerd geweest moeten zijn. Terwijl aan de jaarscheuten van 1928 hoogstens enkele naalden ontbreken, zijn alle naalden van 1929 afgevallen. Aan één vindplaats, n.l. bij Kootwijk in een boschwachterij van het Staatsboschbeheer, is geconstateerd, dat reeds in 1927 een volledige aantasting heeft plaats gehad, zooals blijkt uit de bijgevoegde foto van eenige takken (Afb. 29). Daarop is ook te zien, dat verschillende naalden van het jaar 1926 ontbreken. In Kootwijk waren dus blijkbaar de boomen al in 1926 gedeeltelijk ziek.

In Nederland is de ziekte aangetroffen in verscheidene boschbezittingen en parken, maar, met enkele uitzonderingen, niet in boomkweekerijen.

Het voorkomen is in hoofdzaak beperkt tot het centrum en Oosten van het land, terwijl in het Zuiden, waar groote centra van boomkweekerijen zijn, tot nu toe geen vindplaatsen geconstateerd zijn en in het Westen maar een enkele bij Wassenaar. De meeste vindplaatsen

[1]) J. MACDONALD. Brief ddo 18 September 1930.

zijn bekend geworden op de Veluwe. Ook in Utrecht en Drente komt Rhabdocline voor.

§ 6. *De wijze van verspreiding der ziekte.*

Een verspreiding van de ziekte door de lucht wordt algemeen in de literatuur aangenomen (18, 30, 32, 54, 56 ,80, 103, 109).

De ascosporen van *Rhabdocline Pseudotsugae* worden uitgespoten uit de asci. Zij blijven eenigen tijd in de lucht zweven, omdat zij door hun geringe afmetingen naar verhouding van de massa een zeer groot oppervlak hebben. Er zijn maar geringe luchtstroomingen noodig, om de sporen te verspreiden.

Er is echter o.a. door VON GEYR op gewezen, dat de ascosporen behalve door wind mogelijk ook verspreid worden door insecten, vogels, vliegtuigen en andere vervoermiddelen (30 : 499).

Verspreiding van door schimmels veroorzaakte boomziekten kan inderdaad in sommige gevallen door insecten plaats hebben. Hiervan zijn eenige voorbeelden bekend, die goed onderzocht zijn. De in Azië en Amerika voorkomende ziekte van de tamme kastanje, die door *Endothia parasitica* (Murr.) And. and And. veroorzaakt wordt, kan o.a. door de boktor *Ceptostylus macula* Say verspreid worden (90). De sporen, die uitwendig aan de kevers kunnen zijn vastgehecht, geraken in de wonden, die deze aan de takken aanbrengen. Van de in Europa en Amerika voorkomende blaasroest van de *Pinus Strobus,* die door *Cronartium ribicola* Fischer veroorzaakt wordt, zijn de aecidiosporen dikwijls in groot aantal gevonden op de rupsjes van de eveneens in de genoemde werelddeelen voorkomende „plakker" of „stamuil" *Porthetria dispar* L., die zich o.a. met deze sporen voedt. De rupsjes kunnen door den wind opgenomen wel 20 mijl verspreid worden. Komen zij daarbij op Ribes-soorten terecht, die als tusschenwaardplant van de schimmel kan optreden dan worden deze besmet (33).

Ook zouden voorbeelden te noemen zijn van een nog nauwer betrekking tusschen schimmel en verspreidend insect. In den laatsten tijd is in Europa en Amerika de iepenziekte zeer bekend geworden, waarvan de verwekker, *Ceratostomella* (*Graphium*) *ulmi* Buisman

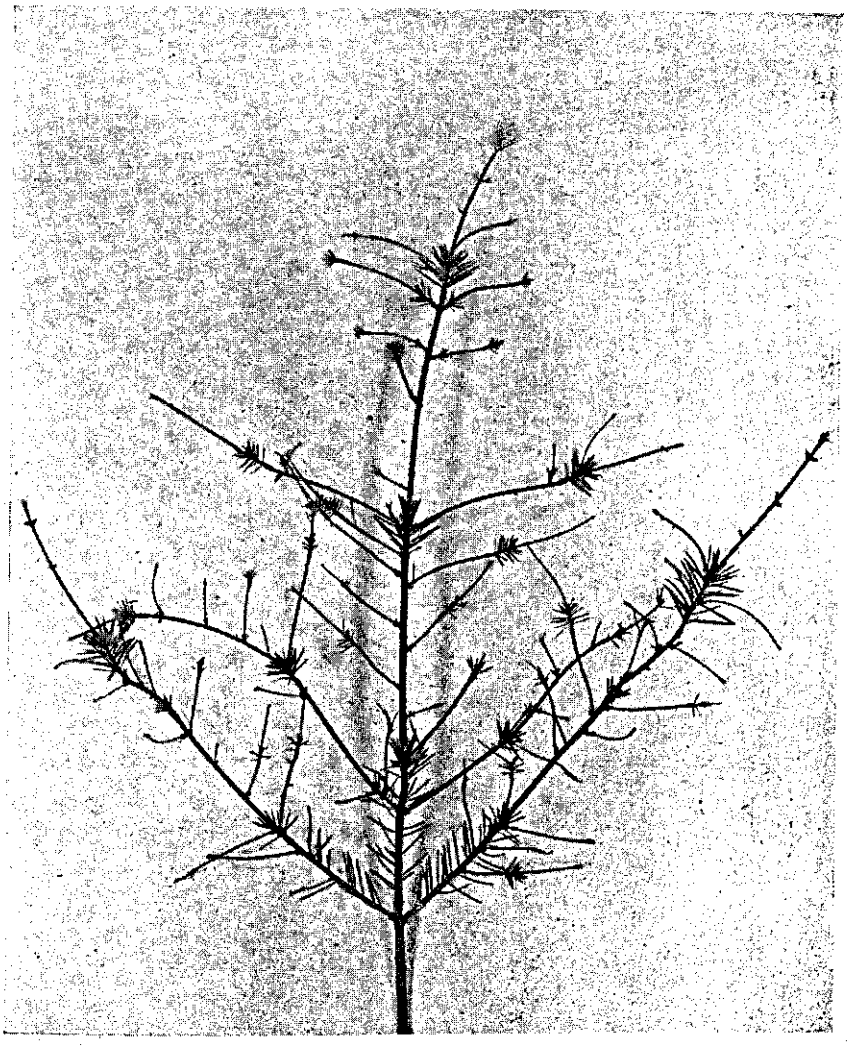
tot voedsel dient voor de iepenspintkever, *Scolytus scolytus*, Fabr. en bij de z.g. „Reifungsfrass" van de kevers gelegenheid krijgt om de takken te infecteeren (3, 79). Hier schijnt verspreiding niet buiten toedoen van den kever te kunnen plaats vinden.

Moeilijker wordt het, om te bewijzen, dat vogels voor een verspreiding van plantenziekten eenige beteekenis hebben. Toch is ook hiervan nog een enkel geval bekend zooals de verspreiding van den Amerikaanschen kruisbessenmeeldauw (14). Hier gaat het echter om de vruchten van kruisbes, waarop de goed beschermde peritheciën van den meeldauw gevormd worden. Het is goed te begrijpen, dat vogels de vruchten afpikken en van struik tot struik vliegende de peritheciën verder brengen. Een geval, waarbij vliegtuigen plantenziekten hebben overgebracht is nog niet beschreven. Wel heeft men kort geleden ontdekt, dat de gele koorts er door wordt overgebracht (33a). Maar dit geval is zeer verschillend van de ziekte die ons hier interesseert. Bij de gele koorts wordt n.l. een mug getransporteerd, die zich, na de landing van het vliegtuig, vrij kan bewegen en dan infectie kan teweeg brengen in een nieuw gebied.

De sporen van *Rhabdocline Pseudotsugae* zijn omgeven door een slijmlaag en kleven dus gemakkelijk vast. Zoo blijven zij aan jonge en oudere naalden van den Douglas vastgehecht, maar kunnen natuurlijk ook terecht komen b.v. op insecten, vogels of vliegmachines. De kans, dat deze dieren of voorwerpen niet alleen de jonge naalden van pas uitgeloopen scheuten van een Douglas raken, maar dat daarbij ook de sporen van het transportmiddel zouden loslaten en overgaan op de naalden, is zoo klein, dat men haar gerust kan verwaarloozen.

In het geval van *Rhabdocline Pseudotsugae* ben ik eerder geneigd, om vogels, vliegtuigen en insecten als voorwerpen te beschouwen, die door het opvangen van de ascosporen deze beletten op naalden van den Douglas terecht te komen. Zoolang het tegendeel niet is bewezen, fungeeren zij bij wijze van spreken eerder „als een zeef, die de lucht van sporen zuivert."

Exacte gegevens over den afstand, waarover sporen van Rhabdocline verspreid kunnen worden, zijn niet bekend. Maar de mogelijkheden zijn groot, zooals kan blijken uit de waarnemingen over het voorkomen van kiemkrachtige sporen van andere parasitaire zwam-



Afb. 33. Tak met gezonde naalden aan de St. Jansloten van 1931, 1930, 1929, 1928; de naalden aan de voorjaarsloten van 1931, 1930, 1929 en van 1928 voor een deel, zijn ziek geworden en afgevallen.

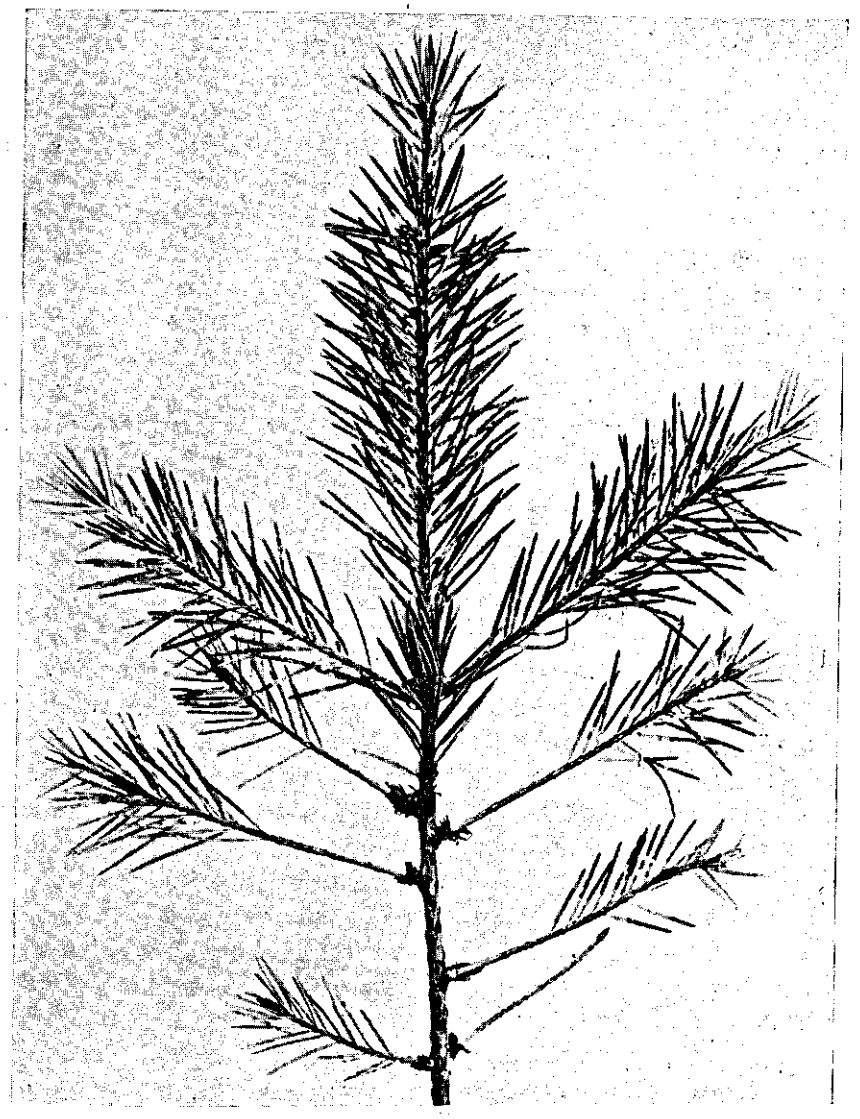
Zweig mit gesunden Nadeln an den Johannistrieben von 1931, 1930, 1929 und 1928; die Nadeln der Vorjahrstriebe von 1931, 1930, 1929 und von 1928, zum Teil, sind krank geworden und abgefallen.

men op groote hoogte boven de aarde (89). Natuurlijk moet in aanmerking genomen worden, dat de kans op infectie zeer sterk daalt met het grooter worden van den afstand.

Voor een goed begrip van de beteekenis der ascosporen voor de verbreiding der ziekte, dienen nog eenige feiten besproken te worden.

De naalden van den Douglas moeten nog in een jong stadium van ontwikkeling zijn, om geïnfecteerd te kunnen worden. Sporen, die later op de naalden terecht komen, kunnen daar wel op kiemen, maar het mycelium kan de naalden niet meer binnendringen.

Apotheciën op afgevallen naalden en eventueel nog in de lucht zwevende sporen zijn in den zomer ongevaarlijk; dat blijkt uit de volgende waarneming. De kustvorm van den Douglas (voor de verschillende vormen van den Douglas moge hier verwezen worden naar § 2 van hoofdstuk III) vormt, zooals bekend is, veelal St. Jansloten. Dat is ook het geval bij een partij planten geleverd als „Douglas vom oberen Fraser." Onder deze „caesia's" komen naast meerendeels gezonde boomen, die op den kustvorm lijken, hevig zieke exemplaren voor, die meer overeenkomen met de beschrijving van de variëteit *caesia*. Zij hebben grijze naalden en groeien minder snel dan degene, die op den kustvorm lijken. Maar zij vormen eveneens daar ter plaatse St. Jansloten. Deze loten zijn veel korter dan die van de sneller groeiende individuen. Uit de bijgevoegde afbeelding van een tak van een sedert 1929 volledig aangetasten boom moge blijken, dat een gedeelte der naalden van 1928 en alle naalden van 1929, 1930 en 1931 zijn afgevallen als gevolg van de ziekte. De naalden aan de St. Jansloten van 1928, 1929, 1930 en 1931 zijn allen gezond. (Afb. 33). Dus in den zomer toen de naalden der St. Jansloten jong en vatbaar waren, hebben de apotheciën op de in het voorjaar afgevallen naalden geen sporen meer geleverd voor een infectie. En als er misschien nog gedurende het uitloopen der St. Jansloten sporen in de lucht zweefden, die al eerder uit de rijpe apotheciën uitgespoten zijn (wat overigens heelemaal niet is aangetoond), dan hebben deze blijkbaar de naalden niet meer kunnen infecteeren. Afbeelding 34 stelt een takje voor van een anderen boom. In dit geval zijn de zieke naalden van 1931 duidelijk te onderkennen door hun nekrotische



Afb. 34. Tak met St. Jansloten van 1931 en 1930. Aan deze loten gezonde naalden. De naalden van de voorjaarsloten van 1930 zijn alle afgevallen, de naalden van 1931 zijn ziek en hebben de nekrotische vlekken.

Zweig mit Johannistrieben von 1931 und 1930. An diesen gesunde Nadeln. Die Nadeln des Vorjahrstriebes von 1930 sind alle abgefallen, dieselben von 1931 sind krank und haben die nekrotischen Flecken.

vlekken van de gezonde naalden der St. Jansloten van 1931 en 1930, terwijl de normale jaarscheut van 1930 geheel kaal is.

Het is hier anders dan b.v. bij *Lophodermium Pinastri* Chev., waarvan volgens de literatuur de apotheciën na het afvallen der zieke naalden maandenlang werkzaam blijven en die bovendien ook op de afgevallen naalden nog tot fructificatie kan komen.

Op door *Rhabdocline Pseudotsugae* aangetaste naalden, die ontijdig afvallen, vormen zich geen apotheciën, de zwam gaat dood zonder te fructificeeren. Ook op naalden aan afgesneden in water geplaatste takken komen geen apotheciën tot ontwikkeling.

Bij Lophodermium is verspreiding mogelijk door een toevallig transport van afgevallen naalden, die mycelium van de zwam bevatten. Voor *Rhabdocline Pseudotsugae* geldt dit niet. Hoewel de zieke naalden groote hoeveelheden mycelium kunnen bevatten, zijn zij na het afvallen voor een uitbreiding van de ziekte zonder beteekenis.

Uitbreiding van de ziekte is dus practisch alleen mogelijk met de ascosporen, die door den wind worden meegenomen. Daarbij heeft de mensch, onbewust, geholpen. Hij heeft de ziekte gebracht buiten de grenzen, die oceanen en hooggebergten haar, zonder zijn tusschenkomst, gesteld zouden hebben.

Het transporteeren van geïnfecteerde planten naar een nieuwe standplaats is hiertoe vrij wel de eenige mogelijkheid. Op de zieke planten kunnen apotheciën tot rijpheid komen en deze leveren dan infectiemateriaal voor verdere uitbreiding in een nieuw gebied.

Uit mijn naaste omgeving is mij een geval bekend geworden, dat een kweeker, wiens kweekerij niet ver van eenige infectiehaarden ligt, Douglasplanten verkocht, waarvan hij waarschijnlijk zelf niet eens wist, dat zij voor een deel al enkele zieke naalden hadden. Nog minder zullen argelooze koopers het beginstadium der ziekte opmerken. Juist dergelijke boomen echter vormen nieuwe haarden van infectie.

Het vervoer van afgesneden takken, zij het als siergroen of als pakmateriaal levert geen gevaar op. Alleen de levende zieke planten, die na het transport weer worden uitgeplant, moeten als bron van infectie worden gebrandmerkt.

De verspreiding met den handel in planten heeft natuurlijk over veel grooter afstanden en in oneindig veel sneller tempo plaats dan de natuurlijke verspreiding, omdat voor de tegenwoordige middelen van vervoer geen afstanden te groot zijn.

Niettegenstaande de ziekte meer en meer bekend wordt, blijft dit gevaar bestaan. Weliswaar zal men gemakkelijk sterk zieke exemplaren ook al in het najaar, en zeker in het voorjaar aan de uitwendige symptomen kunnen herkennen. In die gevallen is bovendien een vlugge mikroskopische contrôle mogelijk door een onderzoek naar het typische mycelium van Rhabdocline in zieke naalden.

Maar als men te maken heeft met boomen, waarvan maar weinig naalden ziek zijn, of met boomen, die de aanwezigheid van den parasiet in hun naalden weinig of niet verraden, dan wordt een contrôle practisch onmogelijk.

Het grootste gevaar dreigt in dit opzicht van enkele rassen van den kustvorm van Douglasspar, die door de zwam aangetast kunnen worden. Aan zieke boomen van deze rassen zijn maar weinig naalden geïnfecteerd, vaak alleen aan hun toppen, die bruin worden; ook kunnen verspreid liggende vlekjes voorkomen, die klein blijven. De geïnfecteerde naalden vallen soms niet af. Wel worden echter op de afgestorven deelen van de naalden apotheciën gevormd, al zijn het aantal en de grootte daarvan op deze boomen zeer gering in verhouding tot wat andere rassen te zien geven; zij zijn er en bedreigen de vatbare boomen in hun omgeving.

Zelfs als de apotheciën rijp zijn, is de ziekte bij de hier bedoelde Douglas weinig opvallend. Hoeveel moeilijker wordt het echter de ziekte te herkennen in het najaar, als de symptomen nog minder duidelijk zijn!

Met betrekking tot het verspreiden der ascosporen door den wind zijn de volgende waarnemingen nog van belang.

In den tijd, dat de apotheciën volop rijp waren, werden petrischalen met steriele wateragar open neergezet vlak bij of onder of op eenigen afstand van flink zieke boomen.

23 Mei 1932 zijn flinke regenbuien genoteerd.

24 Mei 1932 bij droog weer had de eerste proef plaats. Een schaal

werd open neergezet onder een hevig aangetasten boom, een schaal boven op een auto op ongeveer 4,50 Meter van den rand van denzelfden boom, een derde schaal werd verticaal ongeveer op 2 Meter afstand van de zieke boomen langs den weg bewogen.

De apotheciën waren ingekrompen en droog. In de schalen waren geen ascosporen van Rhabdocline te vinden.

26 Mei 1932 is de tweede proef genomen. Gedurende den geheelen dag was het droog weer. De apotheciën waren eveneens droog. 3 schalen werden onder flink zieke boomen geplaatst, plm. 1 uur lang open, een schaal op een auto 4,50 Meter van de boomenrij; 4 andere schalen werden eenige minuten open heen en weer bewogen vlak bij of langs de boomen. In een schaal werden zwarte vliegjes gevangen, die bij duizenden rond vlogen en waarvan sommigen wel eens op de Douglastakken werden aangetroffen.

In geen van deze gevallen werden ascosporen van Rhabdocline gevangen of gevonden.

29 Mei 1932. Bij aankomst op het terrein woedde een hevig onweer, de karresporen stonden vol water en met de proef moest nog eenigen tijd gewacht worden, tot de regen ophield. De apotheciën bleken sterk opgezwollen te zijn en uit te puilen.

Wederom zijn schalen vlak bij of in en onder flink zieke boomen geplaatst, een andere horizontaal op en neer bewogen op eenigen afstand langs de zieke boomenrij, andere midden op den weg op ongeveer 4,50 Meter van de zieke boomen open neergezet. De schalen waren eenige minuten tot hoogstens een kwartier lang open. In alle schalen werden ascosporen gevonden, maar in de schalen vlak bij of onder de zieke boomen veel meer dan in de schalen op eenigen afstand ervan.

30 Mei 1932 werden bij droog en zonnig weer nog eens schalen opengezet en 25 minuten tot een uur open gelaten. In deze schalen konden geen sporen van Rhabdocline ontdekt worden.

1 Juni 1932. 's Nachts was zeer veel regen gevallen. De eerste Juni was een dag met egale bewolking en zonder zonneschijn. De apotheciën waren flink opgezwollen.

In de gebruikte schalen werden de sporen geteld.

1. op 4,50 Meter van zieken boom aan het Zuid-gedeelte der laan; 30 minuten open: 2 ascosporen.

2. vlak buiten den buitensten rand van de takken van denzelfden boom 30 minuten open: 31 ascosporen.
3. op de onderste takken van een zieken boom meer naar het Noorden van de laan, van de er boven zittende takken 40 à 50 cM. verwijderd, 31 minuten open: 57 ascosporen.
4. ter hoogte van denzelfden boom als bij 3, maar op 4,50 Meter afstand, 30 minuten open: 27 ascosporen.
5. onder anderen, minder zieken, boom, 1 à 1½ uur later dan vorige: 30 minuten open: 1 spore.
6. met auto midden door de laan 2 uur na de eerste schaal, 2 minuten lang: geen sporen gevonden.
7. met auto te beginnen 100 Meter ten Zuiden van de zieke laan 1 K.M. in Zuidelijke richting 2 minuten lang (direct na 6): geen sporen.

Op 4 Juni 1932 werd nog een proef genomen precies bij het begin van een zachte regenbui; de apotheciën waren nog droog en ingekrompen.

In een schaal op 100 Meter van de zieke laan werden regendruppels opgevangen vijf minuten lang. Hierin zijn geen ascosporen gevonden.

In een schaal werden op 4,50 Meter van een flink zieken boom 10 minuten lang wat minder regendruppels opgevangen dan in de eerste schaal. Ook hierin werden geen sporen gevonden.

Een schaal werd op 4,50 Meter van een anderen hevig zieken boom 10 minuten lang open gehouden, waarvan 3 minuten lang nog eenige regendruppels zijn opgevangen. Ook hierin zijn geen sporen ontdekt.

Op 22 Juni werd een soortgelijke proef genomen, terwijl het weer buiïg was. Bij aankomst hingen nog regendruppels van een vorige regenbui aan de naalden der boomen en gedurende de proef kwam er een buitengewoon hevige regen. Aan verschillende boomen waren de apotheciën opgezwollen en puilden uit.

Bij deze proef werden in de schalen ascosporen van Rhabdocline opgevangen.

Uit de waarnemingen over de aanwezigheid van ascosporen van

Rhabdocline in de lucht blijkt, dat er geen sporen aanwezig zijn bij droog weer. Het is alleen mogelijk om sporen op te vangen vlak na flinke regenbuien, als de apotheciën werkzaam zijn. De sporen blijven blijkbaar niet lang in de lucht zweven. Ook bij het begin van regen komen geen sporen meer uit de lucht naar beneden met de regendruppels.

De verspreiding kan dus alleen vlak na regen optreden, als de apotheciën voldoende vocht kunnen opnemen om op te zwellen.

Hoe ver of de sporen dan komen, hangt af van de windsterkte. Directe waarnemingen hierover zijn niet gedaan. Toch is de afstand naar alle waarschijnlijkheid niet buitengewoon groot. De sporen zullen soortelijk zwaarder zijn dan roestsporen, wat niet onwaarschijnlijk is in verband met de slijmlaag die zij rondom hebben. KLEBAHN (46 : 69) heeft reeds aangetoond, dat roestsporen in de lucht voorkomen. Later zijn in Amerika roestsporen opgevangen op zeer groote hoogte in een vliegmachine. A priori lijkt het zeer onwaarschijnlijk, dat ook de ascosporen van *Rhabdocline Pseudotsugae* op zulke groote hoogte komen als blijkens de waarnemingen in Amerika (89) o.a. voor roestsporen is bewezen. Als dat het geval was, zou men bij begin van een regenbui tenminste toch eenige sporen moeten kunnen opvangen.

Als vaststaand mag echter aangenomen worden, dat de ascosporen van Rhabdocline zeker over eenigen afstand getransporteerd worden door luchtstroomingen. Deze waarnemingen kloppen met de waarnemingen over de uitbreiding in bepaalde centra van infectie, waar eerst aan een boom de naalden van enkele takken ziek kunnen worden, terwijl in een volgend jaar de naalden van de jonge scheuten van den geheelen boom en de boomen in de omgeving van de eerste zieke exemplaren ook geïnfecteerd worden.

§ 7. *Bestrijding en maatregelen tegen uitbreiding van de ziekte.*

Er is over de nieuwe Douglas-ziekte heel wat te doen geweest. Denemarken is begonnen met het uitvaardigen van een invoerverbod van planten, deelen van planten en zelfs zaad van Douglas,

voordat men wist, of *Rhabdocline Pseudotsugae* in het land zelf voorkwam (19).

In Duitschland heeft VON TUBEUF (93) van 1904 af herhaaldelijk voor maatregelen ter voorkoming van den invoer van nieuwe ziekten door den handel in planten geijverd. Naar aanleiding van de publicatie over de ontdekking van Rhabdocline in Schotland heeft hij in 1928 opnieuw maatregelen in verband met den invoer van levende planten bepleit (94 : 78). Pas nadat men ook in Duitschland op meer dan één plaats Rhabdocline ontdekt heeft, is men tot maatregelen overgegaan in het jaar 1930 (13).

Daarbij wordt niet alleen de invoer van Douglas verboden, maar ook van diverse andere Coniferen, zooals soorten van Pinus, Abies, Tsuga, Picea, niettegenstaande het besluit uitdrukkelijk vermeldt, dat het alleen gaat tegen *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd.

Evenals in Denemarken, waar de zwam ook in 1930 is ontdekt, is men in Duitschland te laat geweest met zijn maatregelen. De waarde van pogingen tot uitroeien van de ziekte is zeer problematisch. Dat is in Groot-Brittanië gebleken. Het is bovendien nutteloos, als niet in aangrenzende landen eveneens pogingen aangewend worden, om den parasiet uit te roeien. Vroeg of laat komt hij toch verder, als er geen natuurlijke, onoverkomelijke belemmeringen zijn.

Na hetgeen het onderzoek over de biologie van Rhabdocline heeft opgeleverd, moet het als volkomen doelloos beschouwd worden, om ter voorkoming van invoer van Rhabdocline den import te verbieden van Pinus-, Abies-, Tsuga- en Picea-soorten.

Iets anders is het natuurlijk, als men wil voorkomen, dat met planten van deze geslachten, andere ziekten, die daarop voorkomen ingevoerd worden.

In Frankrijk heeft men de Duitsche bepalingen nagenoeg geheel gecopiëerd (24). Ook daar is niet alleen invoer van Douglas, maar invoer van de diverse andere Coniferen verboden, tenzij deze voorzien zijn van een certificaat van den Plantenziektenkundigen Dienst van het land van herkomst, vermeldende dat de met name te noemen soorten niet door Rhabdocline zijn aangetast en gekweekt zijn in kweekerijen, die vrij zijn van die ziekte.

Over de bestrijding is uit Amerika vermeld, dat daar met succes

bespoten werd met Bordeauxsche pap waaraan een hechtmiddel is toegevoegd. Deze behandeling is ook in Engeland door de Forestry-Commission aanbevolen (23).

Het spreekt vanzelf, dat een dergelijke bestrijdingswijze alleen in aanmerking kan komen voor jonge boomen in kweekerijen. In het bosch kan over het algemeen directe bestrijding van ziekten door bespuiting of bestuiving om economische redenen slechts in zeer beperkte mate toegepast worden.

LIESE beval het verbranden van zieke takken aan (54 : 5) evenals VON TUBEUF (96 : 391). LIESE heeft bovendien bestuiving van de jonge scheuten met koper-praeparaten toegepast. Het resultaat hiervan moet nog blijken.

Aangezien op afgevallen geïnfecteerde naalden, of op naalden aan afgesneden takken geen apotheciën worden gevormd, maar de zwam met het verdrogen der naalden aan de lucht ook dood gaat, is het voldoende om de zieke boomen te kappen of de zieke takken af te kappen, mits dit gebeurt, voordat de apotheciën gevormd worden. Het verbranden is niet noodig. Het zou trouwens practisch niet door te voeren zijn. In 1932 vindt LIESE verbranden ook niet meer noodig (56).

VON GEYR, die het vraagstuk der bestrijding zeer uitvoerig behandeld heeft, komt tot de uitspraak „die Krankheit möge sich möglichst schnell über Deutschland ausbreiten." Dan zouden n.l. alle vatbare rassen spoedig verdwenen zijn (30).

Deze uiting heeft een scherpe kritiek uitgelokt van de kant van VON TUBEUF (100). Ook LIESE (54, 56) is het niet eens met VON GEYR (32). MÜNCH daarentegen (68a, 31a) staat aan de zijde van VON GEYR.

Het zou zeker verkeerd zijn de ziekte opzettelijk te verspreiden, maar beter dan het overwegen van bestrijdingsmaatregelen tegen Rhabdocline is het, de aandacht in de eerste plaats te richten op het verschil in vatbaarheid. Dit is, zooals reeds gezegd, juist waar het den boschbouw betreft, de aangewezen weg.

Het uitroeien van zieke Douglassparren zal zeker een vertraging der verdere uitbreiding ten gevolge hebben. Dat daardoor echter de ziekte geheel zal verdwijnen, is niet te verwachten, omdat er zoo vele

zeer matig aangetaste boomen aan de waarneming zullen ontsnappen.

Het succes van een dergelijke bestrijding zal bovendien zeer bemoeilijkt worden, wegens het feit, dat er voor een eigenaar, die matig zieke boomen heeft, geen directe aanleiding bestaat deze te kappen. Het zal gemakkelijker zijn, om hevig zieke exemplaren te laten opruimen, omdat deze na eenige jaren geen aanwas meer hebben en bovendien uit een aesthetisch oogpunt niet behoeven te worden behouden.

De bestrijding door het uitroeien heeft ook nog een belangrijken kant in verband met de vraag of er biotypen van Rhabdocline bestaan. Hierop kom ik in het volgende hoofdstuk nader terug.

HOOFDSTUK III.

RESISTENTIE EN IMMUNITEIT TEN OPZICHTE VAN RHABDOCLINE PSEUDOTSUGAE SYDOW.

§ 1. *Inleiding.*

Het is uit de literatuur bekend, dat *Rhabdocline Pseudotsugae* zich zeer verschillend gedraagt ten opzichte van Douglassoorten, varieteiten of groeivormen en zelfs ten opzichte van individueele boomen.

WEIR (107) raakt dit punt in het geheel niet aan. Pas in de publicatie van M. WILSON en M. J. F. WILSON (109 : 37-38) wordt een verschil in aantasting geconstateerd. In Schotland was *Pseudotsuga Douglasii* Carr. aanvankelijk geheel vrij van Rhabdocline; *Ps.glauca* Mayr werd aangetast en een tusschenvorm, die identiek werd geacht met de variëteit *caesia* von Schwerin, werd buitengewoon hevig ziek.

DAY (12) vond de ziekte in Engeland voor het eerst op *Pseudotsuga Douglasii* Carr., hoewel de aantasting slechts gering was.

BOYCE bericht naar aanleiding van een studiereis in Europa, dat de ziekte in Amerika voorkomt op alle vormen van Douglas (5 : 7, 8, 12).

VON GEYR (30 : 266) deelt mee: „Fast aus allen Verbreitungsgebieten des Pilzes wird berichtet, dass auch unter Grauen und Blauen Douglasien stets Pflanzen zu finden sind, welche gegen den Pilz praktisch immun sind, welche nicht von ihm befallen werden."

Zijn informaties strekten zich uit over Amerika, Duitschland, Engeland en Nederland.

VON GEYR constateert samenvattend: „Nicht nur die verschiede-

nen Subspecies der Douglasie werden in ganz verschiedener Stärke oder gar nicht von der Krankheit ergriffen, auch für die Einzelbäume natürlicher Populationen trifft das Gleiche zu".

Bij het onderzoek op verschillende plaatsen in ons land is gebleken, dat de Douglas niet alleen in verschillende mate wordt aangetast door Rhabdocline, dat dus bijvoorbeeld midden tusschen hevig zieke exemplaren geheel gezonde boomen te vinden zijn, maar dat bij de individuen, die door den parasiet geïnfecteerd kunnen worden, een verschil optreedt in de wijze, waarop zij reageeren op de aanwezigheid van het mycelium in de naalden. In een voorloopige publicatie, naar aanleiding van het verschijnen van *Rhabdocline Pseudotsugae* in Nederland, is reeds door mij gewezen op deze verschillen in reactie (103 : 8 en 9, 16).

LIESE (54:344) vermeldt, dat zijn waarnemingen in Gross-Pankow met de laatstgenoemde overeenkomen. Hij heeft ook eenige exemplaren van *Pseudotsuga Douglasii* Carr. geobserveerd, die kleine infectieplekken vertoonden, maar waarbij op de naalden geen apotheciën zijn ontstaan.

Ook bij de aantasting door *Rhabdocline Pseudotsugae* zijn er, zooals bij door zwammen veroorzaakte plantenziekten in 't algemeen, twee groepen van factoren, waarvan het afhangt, of en, zoo ja, hoe een Douglas ziek wordt. De eene groep omvat de factoren der resistentie of passieve factoren, de andere groep die der immuniteit of actieve factoren. (22 : 77-130).

Voordat de immuniteit tot uiting kan komen, moet eerst de tegenstand van de factoren der resistentie overwonnen zijn. Het kan dus voorkomen, dat een plant door passieve factoren beschermd is tegen een infectie, waarvoor zij geen immuniteit bezit.

De Rhabdocline-ziekte illustreert deze mogelijkheid. Van een zeer vatbaren boom, hoeveel sporen er zich ook op hechten, blijven de oudere naalden gezond. Alleen de jonge naalden kunnen worden geïnfecteerd. Uit hun reactie op de aanwezigheid van den parasiet blijkt, dat de boom niet immuun maar vatbaar is. Om oudere naalden echter is, om met FISCHER en GÄUMANN te spreken, een pantser gevormd, dat de kiemhyphen van *Rhabdocline Pseudotsugae* belet binnen te dringen. Zij zijn resistent geworden.

§ 2. *Pseudotsuga Douglasii Carrière en Pseudotsuga glauca Mayr, hun rassen en intermediaire vormen.*

Voordat wij het verschil in aantasting en vatbaarheid van Douglassparren aan een nadere beschouwing onderwerpen, moeten wij nagaan, wat er van de verschillende variëteiten en rassen bekend is.

Niet behandeld worden hier de Amerikaansche soort *Pseudotsuga macrocarpa* Mayr, en de Aziatische soorten *Ps.japonica* Beissner, *Ps.sinensis* Dode, *Ps.Forrestii* Craib en *Ps. Wilsoniana* Hayata.

Pas toen men in Europa op groote schaal zaad of planten van Douglas uit verschillende deelen van Noord-Amerika had geimporteerd en opgekweekt, heeft men ontdekt, hoe belangrijk de verschillen zijn. In de eerste plaats voor den practischen boschbouw. Immers, als men zaad van Pseudotsuga sp. uitzaait, zonder erop te letten, wáár het is gewonnen — men vergelijke het kaartje van het uitgestrekte verspreidingsgebied van den Douglas in Noord-Amerika volgens Frothingham (Afb. 35) —, kan men zeer uiteenloopende ervaringen opdoen. Er zijn gevallen bekend, dat de Douglas in ons land meer dan tweemaal zooveel hout geproduceerd heeft als groeden onder gelijke omstandigheden (39 : 49, 50, 109. 40 : 42-43, 102). In andere gevallen daarentegen is de Douglas in menging met *Pinus silvestris* L. ver achter gebleven.

In dit verband is interessant, wat H. MAYR in zijn „Waldbau" op pagina 175 schrijft: „Von den Forstwirten, Gärtnern und Samenhandlungen wird nur eine einzige Art genannt, die Folge ist, dass diese Art als etwas ganz Wunderbares in ihrer Verbreitung und ihrer Biologie erscheint. Aber all das Wunderbare und widerspruchsvolle ihrer Biologie verschwindet, sobald man auf Grund der äusserlichen Erscheinung, der Biologie und der geographischen Verbreitung zwei Arten bildet. Auch die Praxis hat das Bedürfnis hierzu längst herausgefühlt, nur den Mut und die Erfahrung nicht gehabt." MAYR heeft al in 1890 van de soort *Pseudotsuga Douglasii* een variëteit *glauca* onderscheiden (59 : 307), en hij heeft in 1901 deze variëteit beschreven als nieuwe soort *Pseudotsuga glauca* (59 : 319).

Aan de leveranciers, kweekers, en afnemers is het natuurlijk niet

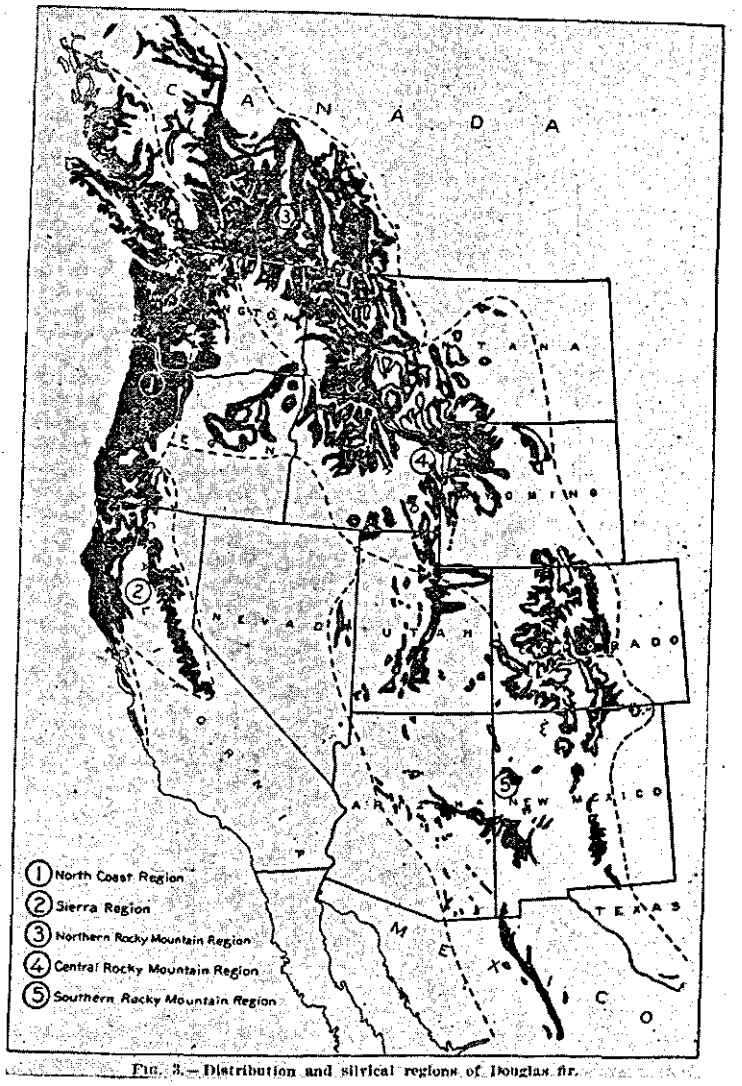


FIG. 3.—Distribution and silvical regions of Douglas fir.

Afb. 35. Verspreidingsgebied van Douglasspar in Noord-Amerika volgens FROTHINGHAM. 1 en 2 gebied van den kustvorm. 3, 4 en 5 gebied van den bergvorm. In 3 een gedeelte, waar beide vormen naast elkaar voorkomen.

Verbreitung der Douglasfichte in Nord-Amerika nach FROTHINGHAM. 1 und 2 Gebiet der Gebirgs-Douglasie. 3, 4 und 5 Gebiet der Gebirgs-Douglasie. In 3 ein Teil, wo beide Formen zusammen vorkommen.

ontgaan, dat de als Douglas verhandelde boomen, hoewel in vele eigenschappen overeenkomend, zoo groote houtteeltkundige verschillen vertoonen als de snelgroeiende „Oregon-Douglas," *Pseudotsuga Douglasii* Carr., en de langzaam-groeiende „Colorado-Douglas", *Ps. glauca* Mayr. Uit een practisch oogpunt bezien is daarom een gebruik van verschillende soortnamen op zijn plaats, zelfs als deze verschillen voor den botanicus nog geen aanleiding hebben gegeven tot het onderscheiden van twee soorten.

Maar het vraagstuk is gecompliceerder. Dat blijkt niet alleen uit het bestaan van overgangstypen als de *„caesia"*, die een nadere bespreking vereischt, maar ook uit het feit, dat klimaatrassen zijn gevonden van elk der twee reeds genoemde hoofdtypen.

MÜNCH (68) heeft zaad van Douglasspar uit verschillende streken van de Vereenigde Staten van Noord-Amerika laten komen voor een vergelijkende proef in Duitschland. De plaatsen van herkomst verschilden naar de geografische breedte en naar de hoogte boven zee. Dergelijke onderzoekingen zijn in Denemarken (72) en Noorwegen (36) uitgevoerd. Op grond van deze proeven komt MÜNCH tot het volgende oordeel over de groeivormen van *Pseudotsuga Douglasii* Carr.: „Unsere klimatischen Vergleiche bestätigen im grossen und ganzen ...., dass die Wüchsigkeit der Douglasfichte bei Anbau in Deutschland und wohl auch in ihrer Heimat in hohem Masse bestimmt wird durch die Vegetationsdauer ihres Heimatsortes, und zwar gleichgültig, ob die grüne, blaue oder graue Varietät vorliegt" en „Dementsprechend.... könnte man wohl auch bei der Douglasfichte die ganze Systematik auf die Sätze beschränken. Je trockener und sonniger (höher, kontinentaler, südlicher) der Standort, desto schmaler, spitzer und dichter die Krone, desto blauer bei der Mehrzahl der Bäume die Nadelfarbe. Die Kontinentalformen haben kleinere Zapfen mit zurückgebogenen Deckschuppen. Auch die amerikanischen Forstleute, wie *Frothingham* lassen nur *eine* Douglasfichte gelten."

Een systematisch-morphologische indeeling mag volgens MÜNCH beteekenis hebben voor tuinbouw-variëteiten, voor den boschbouwer komt alles neer op de voor hem veel belangrijkere physiologische verschillen, die in het bestaan van klimaatrassen tot uitdrukking

komen. Hij heeft dus veel meer te letten op de herkomst van het zaad. De „Colorado-Douglas" uit het zuidelijke deel van zijn groeigebied afkomstig, groeit bij de proef van MÜNCH maar weinig langzamer dan de „Oregon-Douglas", die hij ter vergelijking gebruikt. Dus de verschillen in groeisnelheid tusschen diverse „Colorado"-herkomsten onderling benaderen het verschil tusschen de „Oregon"-vorm en den „Colorado"-vorm. Omgekeerd lijkt ook volgens FROTHINGHAM de „coast form" in zijn ontwikkeling op de „mountain form," als hij op drogere standplaatsen in de Sierra Nevada Mountains groeit (25 : 11).

Nu is het wel juist, wat MÜNCH schrijft, dat ook in Amerika maar van één soort van den Douglas gesproken wordt, maar FROTHINGHAM brengt in de meergenoemde publicatie (25 : 7) ook naar voren: „Whatever its botanical status, it is certain that in its silvical characteristics and requirments Douglas fir presents two wellmarked forms."

Overigens geeft ook MÜNCH zelf in een noot op pag. 76 te kennen, dat alle „Kontinentalformen gewisse übereinstimmende Merkmale" bezitten, zoodat hij het juist acht, om even als VON SCHWERIN deze vormen in een subspecies *glauca* samen te vatten.

In het meer recente werk van REHDER rekent deze wel is waar de kust- en bergvorm van den Douglas beide tot één botanische soort, *Pseudotsuga taxifolia* Britton, maar ook hij onderscheidt de twee hoofdtypen als var. *viridis* en var. *glauca* (77).

Men mag daarom niet, zooals MÜNCH doet in het gebruik van één soortnaam voor alle Douglasvormen door de Amerikaansche boschbouwers en dendrologen een aanwijzing zien, dat men ook in Amerika „die ganze Systematik beschränkt" in de beteekenis, die MÜNCH daaraan geeft.

Een langzaam groeiende „*viridis*," afkomstig van een noordelijker of hoogere groeiplaats, is daarom nog geen „*glauca*" en ook de snelgroeiende „*glauca*" van MÜNCH is door zijn snelle ontwikkeling nog geen „*viridis*".

Wel is waar groeit de *glauca* in het zuidelijke deel van de Rocky Mountains n.l. in New Mexico — dat is het gebied, waar de snelgroeiende *glauca* van de proef van MÜNCH vandaan komt — snel-

ler en bereikt grootere afmetingen, dan de bergvorm in het Noordelijker deel van de Rocky Mountains, maar zij blijft toch ver achter bij den typischen kustvorm. De hoogste boomen toch worden daar in New Mexico niet langer van 150 voet. Dat is meer dan in Utah en Colorado, waar als maximale lengte is gevonden resp. 119 en 115 voet; (37 : 91) de afmetingen van de *viridis* of kustvorm kunnen echter 300 voet en meer bedragen (37 : 69). MÜNCH heeft trouwens na een latere opmeting meegedeeld, dat de kustvorm, dien hij ter vergelijking bij zijn proef heeft gebruikt, toen een veel grooteren voorsprong had gekregen (69).

REHDER karakteriseert de *viridis* als: boom van grootere lengte, jonge takken uitgespreid, breedere groene naalden, langere kegels met rechte aanliggende bracteëen en de *glauca* als: boom met langzameren groei en meer gedrongen vorm met opgerichte jonge takken, naalden korter en meer of minder blauwgroen, kegel omstreeks 5 cM. lang, met uitstaande of ten slotte teruggekromde bracteëen.

VON SCHWERIN (86) onderscheidt twee subspecies *mucronata* (volgens REHDER var. *viridis* Aschers. u. Graebner) en *glaucescens* (volgens R. var. *glauca* Schneider). Een jaar later heeft VON SCHWERIN *glaucescens* veranderd in subspecies *glauca* (Mayr) v. Schw. (87 : 91).

De beide subspecies zijn volgens VON SCHWERIN te herkennen aan den bouw van hun kegel. *Mucronata* heeft lange kegels met aanliggende, niet afstaande bracteëen. Volgens hem hebben alle *mucronata*-vormen bovendien zuiver groene naalden zonder eenig wit overtrek. (86 : 58). Dit is in tegenspraak met de mededeeling van ELWES en HENRY (15 : 825) dat de kleur der naalden van den „Oregon-Douglas" kan varieeren van donker blauwachtig tot lichtgroen. Ook VON TUBEUF deelt mee, dat in het gebied van den kustvorm boomen met grijsblauw gekleurde naalden voorkomen (92 : 22). De kegels van de subspecies *glauca* zijn kort met bracteëen, die in een bijna rechten hoek afstaan.

De verschillen in den bouw van de kegels zijn volgens VON SCHWERIN „die einzig stabilen und daher absolut sicheren Unterscheidungsmerkmale". Hij heeft ook nooit tusschenvormen tusschen den langen kegel met aanliggende en den korten kegel met afstaande dekschubben gevonden.

ELWES en HENRY (15) hebben in 1909 de *glauca* als een variëteit beschreven en wijzen er daarbij uitdrukkelijk op, dat de verschillen meer physiologisch zijn dan morphologisch. Zij kunnen zich daarom niet bij de opvatting van MAYR aansluiten, dat deze vorm een andere soort is: „the differences do not entitle it to rank as more than a variety (15 : 814).

Later heeft HENRY samen met FLOOD een uitvoerige studie over „The Douglas Fir" gepubliceerd (37). Uitgangspunt van deze studie is het onderzoek naar de twee hoofdvormen van *Pseudotsuga Douglasii* Carr., „which are still grouped together by most botanists as a single species".... „These are, however, more correctly regarded as two species: one Pacific Coast, Oregon or Green Douglas Fir, to which Carrières name should be restricted, and the other, the Rocky Mountains, Colorado or Blue Douglas Fir, which Mayr named Pseudotsuga glauca".

De twee soorten onderscheiden zich volgens HENRY en FLOOD door de volgende kenmerken, waarvan sommige ook door de reeds bovengenoemde auteurs gememoreerd zijn, andere echter door HENRY en FLOOD nieuw beschreven worden.

1. De Oregon Douglas groeit sneller, daardoor krijgen de boomen hun ijleren vorm met lange, buigzame, horizontale takken. De Colorado Douglas groeit langzamer, hij heeft korte stevige takken, die omhoog gericht blijven. De vorm van de kroon wordt daardoor dichter en regelmatiger pyramidaal.
2. De Or. D. maakt veel St. Jans-loten. De Col. D. doet dat niet. Hij komt uit gebieden met een korte vegetatieperiode en zijn lengtegroei is in Europa al vroeg in het seizoen afgeloopen. In verband met deze eigenschap is de Or. D. zeer gevoelig voor vroege vorst in tegenstelling met de Col. D.
3. De naalden van den Or. D. zijn regelmatiger in twee rijen geplaatst en voelen zacht aan. De naalden van den Col. D. zijn opgekruld aan de takken en steviger. In dwarse doorsnede zijn de naalden van den Or. D. dun en aan den onderkant vlak, verhouding breedte tot dikte is 3,6 : 1, terwijl zij bij den Col. D. dik en convex aan den onderkant zijn, verhouding breedte tot dikte is 2,4 : 1.

De epidermiscellen zijn bij den Or. D. alleen aan den onderkant bij den Col. D. aan beide kanten der naalden papilleus. Hypoderm is in de naalden van den Or. D. afwezig behalve midden boven en onder den centralen cylinder; in de naalden van den Col. D. daarentegen is het bijna onafgebroken onder de epidermis ontwikkeld. Idioblasten zijn in de naalden van den Or. D. geheel afwezig, terwijl zij in de naalden van den Col. D. talrijk zijn.
De geur van de naalden der beide soorten verschilt duidelijk. Die van den Or. D. hebben een aangename ananas-achtige geur, die van den Col. D. ruiken sterk naar terpentijn, wat men kan vaststellen, door ze tusschen de vingers te wrijven.

4. De ♂ bloemen der beide soorten verschillen niet. De ♀ bloemen van den Or. D. zijn gewoonlijk groen, zelden rose. Zij zijn bij den Col. D. helder rood.
5. De kegels van den Or. D. zijn groot met talrijke vruchtschubben en aanliggende rechte bracteeën. De kegels van den Col. D. zijn kleiner, hebben minder vruchtschubben en bracteeën, die ongeveer op halve lengte omgebogen zijn of in een rechten hoek van de as der kegels afstaan.

Waar de aantasting door *Rhabdocline Pseudotsugae* een typische naaldenziekte is, zijn voor ons onderwerp vooral de verschillen in den bouw der naalden van belang. Ook voor den practischen boschbouw zou het van groot belang zijn, als men reeds aan jonge planten uit den anatomischen bouw der naalden hun type zou kunnen vaststellen. Als men moet wachten, tot kegels gevormd zijn, is het voor de practijk al te laat. De verschillen in anatomischen bouw der naalden zijn gemakkelijk te constateeren. Er doen zich ook wel uitzonderingen voor, maar deze zijn heel goed te verklaren door de veronderstelling, dat door kruising van de twee soorten *Ps. Douglasii* en *Ps. glauca* verschillende combinaties van kenmerken mogelijk zijn.

Resumeerende kunnen wij vaststellen, dat er twee typen van den Douglas zijn, al mag men ook van meening verschillen over de vraag, of men deze typen moet onderscheiden als variëteiten, soorten of ondersoorten, en al moet men verder rekening houden met het bestaan van klimaatrassen van beide typen. Ook om redenen van prac-

tischen aard komt het mij gewenscht voor, om de twee typen als soorten te beschouwen.

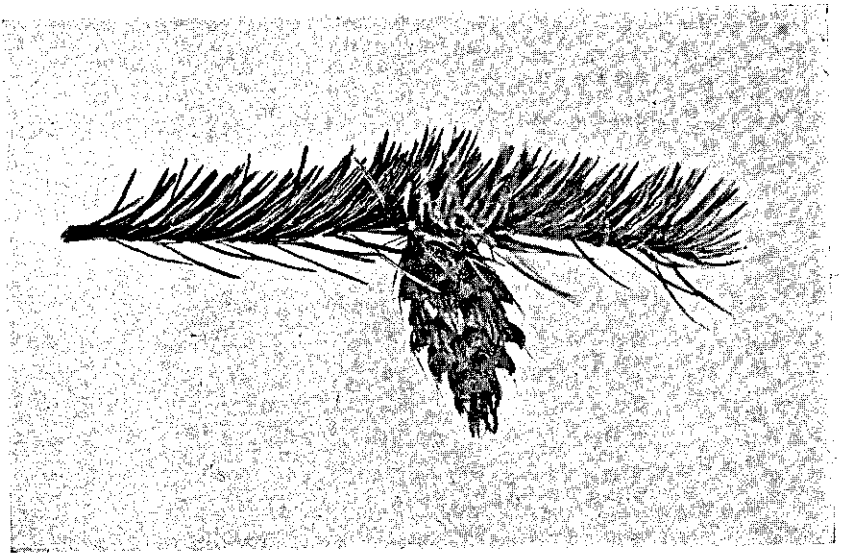
Er is nog een vorm, die in verschillend opzicht tusschen de beide boven beschreven soorten in staat. Dat is de zoogenaamde variëteit *caesia*, die hier nader dient te worden besproken. De houtteelt heeft nl. van dezen vorm buitengewone verwachtingen gehad; in de dendrologische literatuur is hij zeer verschillend beoordeeld.

Sedert het verschijnen van *Rhabdocline* in Europa is gebleken, dat de boomen, die het meest van de nieuwe ziekte hebben te lijden, juist tot dezen vorm behooren. Reeds in de eerste publicatie over Rhabdocline in Schotland is dit door M. WILSON en M. J. F. WILSON meegedeeld (109 : 37—38).

Bij het aanplanten van Douglas in Europa heeft men tot ongeveer 1900 meestal gebruik gemaakt van den kustvorm en wel van zuidelijke herkomst. Bij deze planten heeft men vaak de nadeelige gevolgen ondervonden van het lange doorgroeien der scheuten tot laat in het seizoen. Beschadiging door vroege vorst heeft daarbij tot veel teleurstelling aanleiding gegeven. Men heeft toen geprobeerd, zaad te verkrijgen van noordelijker herkomst in de hoop, dat de daaruit opgroeiende planten het Europeesche klimaat beter zouden verdragen, zonder tegelijkertijd zoo langzaam te groeien als de *Pseudotsuga glauca* Mayr. Deze was volgens Frothingham (25) sinds 1870 in Europa ingevoerd, maar bleek voor gebruik in de houtteelt te langzaam te groeien.

VON FÜRSTENBERG heeft voor dit doel op verschillende reizen in Noord-Amerika naar geschikte moederboomen gezocht en heeft deze naar zijn meening gevonden langs den bovenloop van de Columbia-River en de Fraser-River in British Columbia. Hij is overtuigd, ook nog in 1923, dat de moederboomen, waarvan hij zaad naar Duitschland heeft gestuurd, tot den kustvorm van den Douglas gerekend moeten worden en niet tot de *glauca* (27 : 154, 28 : 85).

De boomen uit dit zaad zijn oorspronkelijk ook door VON SCHWERIN als variëteit van zijn latere subspecies *mucronata* beschouwd (85 : 257), tot zij in Duitschland kegels droegen (86, 87). Toen is namelijk gebleken, dat de kegels klein waren en afstaande bracteeën



Afb. 36. Intermediaire vorm. Kegels kort, bracteeën bij rijpheid aanliggend. Blauwgrijze naalden, opgekruld.

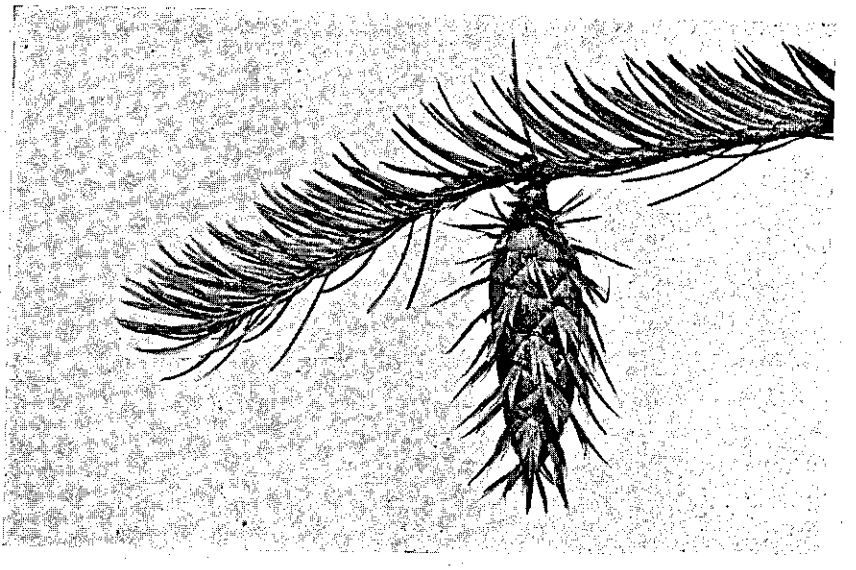
Intermediäre Form. Zapfen kurz, Brakteën bei der Reife anliegend. Blaugraue Nadeln, emporgekrümmt.

hadden. De boomen groeiden overigens langzamer dan de typische kustvorm, maar vlugger dan de *glauca*. Zij hadden grijsgroene naalden.

De hooggespannen verwachtingen zijn, volgens VON SCHWERIN, niet in vervulling gegaan, omdat de *caesia*, zij moge dan geen last van najaars- en vroege wintervorst hebben, toch, vergeleken met den typischen kustvorm, te langzaam groeit.

Volgens VON FÜRSTENBERG is er echter een groot aantal deskundigen, die de *caesia* voor uiterst geschikt houden en wel voor die deelen van Duitschland, die op grootere hoogte boven zee gelegen zijn en een ruwer klimaat hebben. Hier is de typische kustvorm niet thuis, de *caesia* en *glauca* daarentegen kunnen hier goed groeien; de variëteit *caesia* is echter te prefereeren, omdat zij vlugger groeit dan de *glauca*.

Uit de prijscouranten van Duitsche boomkweekers blijkt duidelijk, hoe groot de verwachtingen geweest zijn, die men van de *caesia* heeft gehad. In een „Vorrats-Liste" van 1925 van de firma J. Heins'



Afb. 37. Kegel van denzelfden boom als in afb. 36. Jonger stadium.
Zapfen desselben Baumes wie in Abb. 36. Jüngeres Stadium.

Söhne Halstenbek, Holstein staat bijv. „Pseudotsuga Douglasii caesia. Douglasfichte vom oberen Fraser ist vollständig winterhart. Sie vereinigt alle Vorzüge der grünen Douglasfichte in sich und wird von ersten Forstautoritäten zum Anbau besonders warm empfohlen. Man sollte nicht versäumen wenigstens einen Versuch mit dieser Holzart zu machen."

Ook in Nederlandsche prijscouranten van 1931—'32 vindt men b.v. de volgende aanbeveling: „Pseudotsuga Douglasii caesia is de Douglas, welke zich blijkbaar in ons klimaat 't beste thuis voelt, hij groeit veel vlugger dan de Blauwe Douglas, doch niet zoo snel als de Groene, zijn vorm is veel compacter.... Hij is absoluut winterhard."

Von Schwerin rekent de *caesia* tot zijn subspecies *glauca*, omdat hij den typischen *glauca*-kegel ook bij de *caesia* heeft gevonden.

Henry en Flood daarentegen houden de *caesia* voor een variëteit van den Oregon Douglas d.i. de subsp. *mucronata* v. Schwerin en geven een afbeelding van een daarbij behoorenden kegel. Deze kegel

is kleiner dan die van den kustvorm en heeft aanliggende bracteeën (37 : Plate XIII).

Ook REHDER noemt de *caesia* een variëteit van den kustvorm.

Volgens HENRY en FLOOD komt de variëteit *caesia* voor in het noordelijk deel van de Rocky Mountains met inbegrip van het binnenland van Zuid-British-Columbia, Noord-Oost-Washington, Noord-Idaho en Noordwest-Montana. De boomen worden tot 150 voet hoog, vertoonen in de meeste kenmerken der naalden overgangen tusschen de twee soorten *Pseudotsuga Douglasii* Carr. en *Ps. glauca* Mayr. De verhouding van de breedte tot de dikte der naalden is 2,75 : 1. De epidermiscellen zijn alleen aan den onderkant der naalden papilleus. De hypodermcellen zijn sterk ontwikkeld midden boven en onder den centralen cylinder, en komen verder verspreid voor in groepen van twee of drie. Idioblasten zijn aanwezig, maar in gering aantal. De geur lijkt op die van het type *Pseudotsuga Douglasii* Carr., resp. Oregon Douglas, maar is minder opvallend.

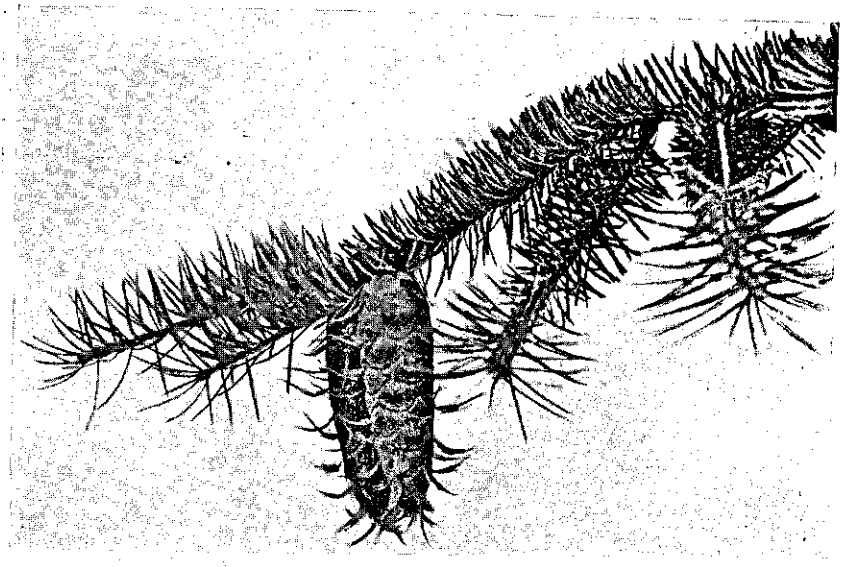
Volgens VON TUBEUF (100 : 338) is de zoogenaamde *caesia* geen botanisch begrip, aangezien donkergroene en lichtgekleurde individuen van den Douglas in zijn geheele verspreidingsgebied te vinden zijn.

In Amerika wordt de *caesia* vaak aangeduid met den naam „intermountain variety" (5 : 3).

Volgens FROTHINGHAM komen de twee hoofdtypen van den Douglas beide voor in het door hem No. 3 genoemde gebied van de Noordelijke Rocky Mountains (Afb. 35). Dit gebied omvat Zuid-British Columbia, Noordoost-Washington, Noord-Idaho en Noordwest-Montana. Hij schrijft daarvan: „The northern Rocky Mountain region may be called a transition district in which the two forms very probable intermingle" (25 : 14) en „The coast species, which here extend eastward to the Rocky Mountains, are western white pine.... and probably the coastform of Douglas fir. Associated with them, either as separate types or in mixture, are yellow and lodgepole pines.... and the Rocky Mountain Douglas fir...." (25 : 16).

De *caesia* komt nu uit een gedeelte van het gebied, dat FROTHINGHAM hier bedoelt.

De mogelijkheid bestaat dus, dat de boomen, die wij als *caesia*

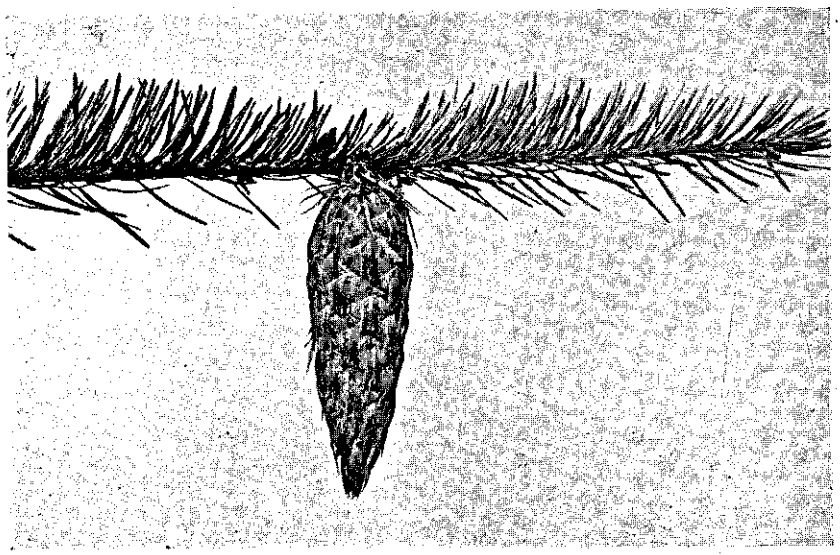


Afb. 38. Intermediaire vorm. Kegels lang, bracteeën afstaand. Naalden opgekruld.

Intermediäre Form. Zapfen lang, Brakteën abstehend. Nadeln emporgekrümmt.

aanduiden, tot een klimaatras van den kustvorm behooren, óf dat zij bastaarden tusschen de twee soorten *glauca* en *Douglasii* zijn. Zooals wij gezien hebben, beschouwen VON FÜRSTENBERG, HENRY en FLOOD en REHDER de *caesia* als een variëteit resp. klimaatras van den kustvorm. VON SCHWERIN houdt echter de *caesia* voor een variëteit van zijn subsp. *glauca*.

De laatstgenoemde auteur bespreekt in een speciaal hoofdstuk ook de vraag, of er bastaarden tusschen de twee hoofdvormen bestaan (86 : 63). Juist omdat de gebieden van de *glauca* en *viridis* in het Noorden in elkaar overgaan, zou men volgens hem aan deze mogelijkheid kunnen denken. Hij meent echter zijn bespreking tot de kwestie van soortbastaarden te kunnen beperken en concludeert: „Nachdem wir nun, wie es vorstehend geschehen ist, beide Rassen als eine einzige Spezies zusammenfassen, fällt der eigentliche Begriff des Bastards schon von selbst fort, denn innerhalb einer und derselben Art gibt es keine Bastarde sondern nur Formen."



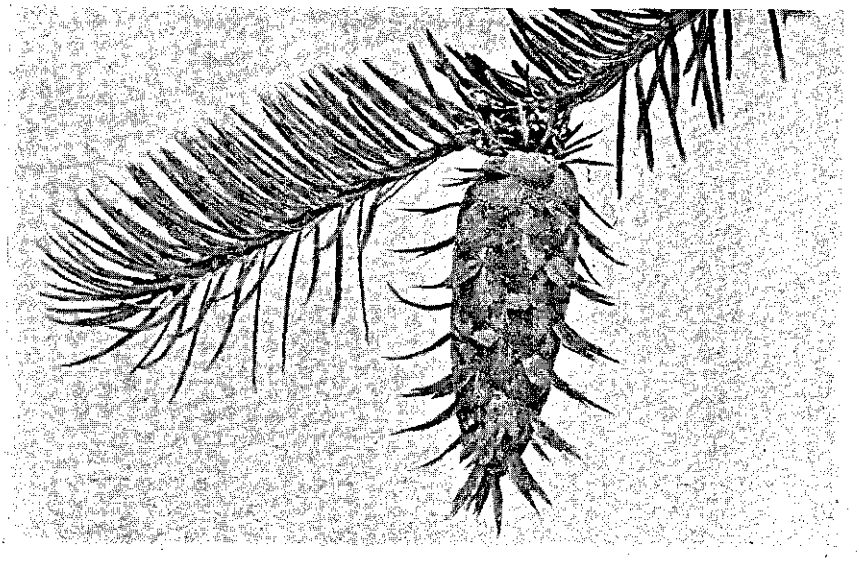
Afb. 39. Pseudotsuga Douglasii Carr. Kegel zuiver groen, lang en met aanliggende bracteeën.

Pseudotsuga Douglasii Carr. Zapfen, rein-grün, lang und mit anliegenden Brakteën.

Daarmee is echter natuurlijk de vraag niet afgedaan. Er zijn zoo vaak binnen de soort verschillende rassen gevonden, die bij kruising nieuwe rassen kunnen voortbrengen, dat men veilig het bestaan van rassen en bastaarden ook voor den Douglas mag aannemen.

Het is zelfs mogelijk, om de tegenstrijdigheid tusschen de mededeelingen over den kegelvorm door VON SCHWERIN en door HENRY en FLOOD te verklaren, als men aanneemt, dat bij kruising van *Ps. Douglasii* met *Ps. glauca* intermediaire vormen te voorschijn zijn gekomen, die deels *glauca*-achtige kegels en deels kegels van het *Douglasii*-type produceeren.

Ik heb zelf beide gevallen geconstateerd aan Douglassparren in ons land. Daarbij komt b.v. een boom voor met blauw-grijze naalden die typisch naar den bovenkant van de takken zijn opgekruld, zooals voor de *glauca* wordt beschreven. Deze Douglas heeft kegels, die kort zijn, maar bij rijpheid aanliggende bracteeën hebben, zooals deze voor de *Douglasii*-kegels typisch zijn (Afb. 36). Bij de jonge kegels



Afb. 40. Pseudotsuga glauca Mayr. Kegel kort met afstaande bracteeën. Jong stadium.

Zapfen kurz mit abstehenden Brakteen. Junges Stadium.

staan de bracteeën eenigszins uit (Afb. 37). Een ander exemplaar heeft grijsgroene naalden, die in een horizontaal vlak liggen op de wijze, zooals dit bij de typische *Ps. Douglasii* voorkomt, maar een kegel, die in het jaar 1930 is gevormd, is kort en heeft omgebogen en afstaande bracteeën, zooals wij het voor de *glauca* kennen. Beide vormen groeien vlugger dan de typische *glauca* en niet zoo snel als de typische kustvorm. Zij zijn beide vatbaar voor de aantasting door *Rhabdocline Pseudotsugae*. Een ander voorbeeld van combinatie van eigenschappen geeft afbeelding 38 te zien. De kegels van dezen boom zijn lang, maar hebben omgebogen dekschubben. De naalden zijn typisch opgekruld, stevig, hebben veel hypoderm, maar geen idioblasten. Ter vergelijking dienen de afbeeldingen van een kegel van *Pseudotsuga Douglasii* Carr. (Afb. 39) en *Pseudotsuga glauca* Mayr (Afb. 40 en 41).

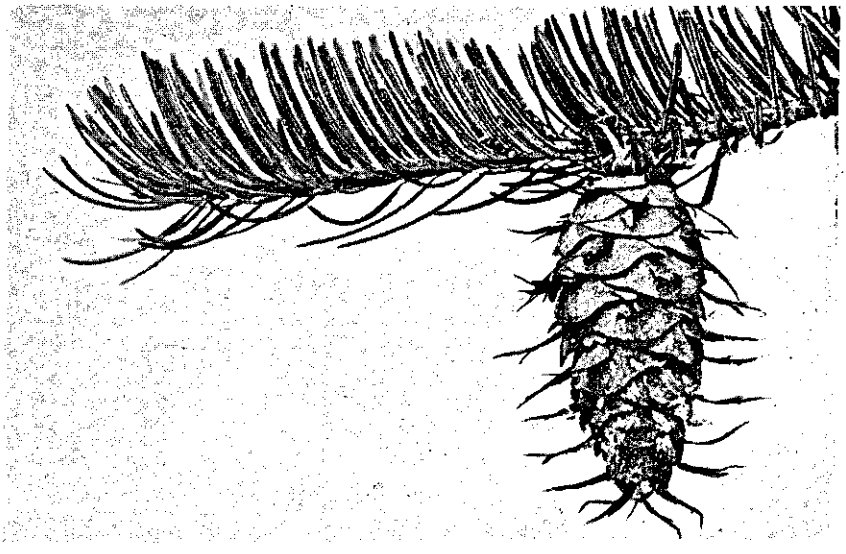
Als bewijs, hoe voorzichtig men met de identificatie van planten moet zijn, die betrokken worden uit kweekerijen, kan het volgende voorbeeld dienen. Het geval is zeer leerzaam, hoewel het juist het beantwoorden van onze vraag moeilijker maakt.

Een bekende Duitsche kweekerij heeft in 1916 plantsoen geleverd aan de Forstverwaltung Gross-Pankow, Westpriegnitz. Het hier bedoelde particuliere boschbezit is één van de bedrijven, waar *Rhabdocline Pseudotsugae* voor het eerst in Duitschland is ontdekt. De bedoelde planten zijn geleverd als éénjarige, „grüne Douglasien". De planten zijn uitgeplant in twee opstanden, die beide in 1930 hevig bleken te zijn aangetast door Rhabdocline.

LIESE (54) constateerde, dat in beide gevallen „recht verschiedenartige Provenienzen bunt durcheinander" te vinden waren. Er waren boomen van het *viridis*-type en verder „grijze" en „blauwe" exemplaren. Aan twee exemplaren vond LIESE ook kegels. De eene boom had kegels, zooals zij voor de varieteit *viridis* typisch zijn; deze boom was gezond. De andere, hevig door Rhabdocline aangetaste, boom, had typische *glauca*-kegels. De kweekerij heeft dus blijkbaar een mengsel van rassen geleverd, hoewel het de bedoeling was alleen *viridis* te planten.

Een opvallende coïncidentie is het nu, dat een van de hevig zieke opstanden, die door mij in Nederland geobserveerd zijn, in 1918 beplant is met plantsoen, dat door dezelfde Duitsche firma is geleverd. Dit plantsoen is echter besteld en geleverd als „Douglas vom oberen Fraser" die de variëteit *caesia* zou doen verwachten. Merkwaardig is in de eerste plaats, dat juist deze beide leveranties, de eene naar Duitschland, de andere naar Nederland, opstanden geleverd hebben, die in 1930 hevig aangetast waren door *Rhabdocline Pseudotsugae*. Nog merkwaardiger is, dat van de „Douglas vom oberen Fraser" die naar Nederland geleverd is, hetzelfde geldt, wat LIESE schrijft over de „grüne Douglasien", die naar Duitschland geleverd zijn. Ook de hier bedoelde *caesia* blijkt een mengsel te zijn; naast snelgroeiende typische *Douglasii*-vormen komen de langzamer opschietende boomen van het intermedaire type voor (Afb. 42). De *Douglasii*-exemplaren zijn over het algemeen gezond of slechts weinig ziek, de andere boomen, die meer aan de beschrijving van de variëteit *caesia* beantwoorden, vertoonen verschillende reactietypen, maar zijn voor het grootste deel buitengewoon hevig aangetast. Kegels zijn hier nog niet gevonden.

Terwijl nu in Gross-Pankow na 1916 geen plantsoen van Douglas



Afb. 41. Pseudotsuga glauca Mayr. Dezelfde boom als op afb. 40. Oudere kegel.
Derselbe Baum wie auf Abb. 40. Älterer Zapfen.

meer gekocht is, werd in het Nederlandsche bedrijf dat hier bedoeld is, nog in 1925 een partij Douglas vom oberen Fraser van dezelfde firma betrokken. Deze zijn gedeeltelijk in een tuin uitgeplant. Ook deze partij blijkt een mengsel te zijn. Er zijn tot nu toe maar enkele boomen, die kegels voortgebracht hebben, maar bij sommige van deze kwam de typische *glauca*-kegel voor, bij een anderen boom kegels met aanliggende bracteeën, die echter korter bleken te zijn dan de typische *Douglasii*-kegels. De laatstgenoemde boom en een aantal exemplaren dat er op lijkt, is van het *Douglasii*-type wat betreft de groeiwijze en stand, kleur, enz. van de naalden. De andere vormen, die onderling uiteenloopen, zijn voor een deel typisch intermedair, wat hun groei en naalden betreft, en voor een ander deel hebben zij òf grijze, òf grijsblauwe, òf groene naalden. Ook in deze partij komt de ziekte voor bij de verschillende typen.

Het is natuurlijk onzeker, of de leverancier een vergissing heeft begaan bij de levering, maar toch ben ik geneigd, om het hier meegedeelde resultaat, wat betreft de „Douglasien vom oberen Fraser",

toe te schrijven aan het feit, dat de variëteit *caesia* als een verzamelnaam moet beschouwd worden voor zeer verschillende vormen. Binnen de twee groepen, die òf meer *Douglasii*-achtig òf meer *glauca*-achtig zijn, komen nog boomen voor, die zeer verschillend op de aantasting door Rhabdocline reageeren.

HAGEM (36), die o.a. proeven met *Pseudotsuga Douglasii* in Noorwegen beschrijft, en daarbij drie vormen onderscheidt: „*f. glauca* aus Colorado, *f. caesia* aus dem Frasergebiete, *f. viridis*, Küstenform", vindt, dat de *glauca* voor Noorwegen niet in aanmerking komt; maar hij heeft eenige verwachtingen van de *caesia* voor Oost-Noorwegen. Hij deelt niet mee, of de *caesia*, die hij observeerde, eenvormig is.

Een definitief antwoord op de vragen, die zich bij het beschouwen der „caesia"-vormen aan ons opdringen, zal pas gegeven kunnen worden door een genetisch onderzoek, waarbij men dient uit te gaan niet van handelszaad, maar van boomen, wier kenmerken en herkomst volledig zijn beschreven.

§ 3. *Verschillen in resistentie tegen Rhabdocline Pseudotsugae Sydow.*

In de inleiding tot hoofdstuk III werd reeds gewezen op den strijd, die zich afspeelt tusschen de plant en den parasiet in de periode, die aan de nekrose voorafgaat en die het onderwerp zal uitmaken van de volgende paragraaph. Hier dienen wij onze aandacht een oogenblik te bepalen bij de passieve of resistentiefactoren, van welke het afhangt, of de parasiet er in zal slagen tot den protoplast door te dringen.

Van Douglassparren, die tot nu toe geen spoor van ziekte verraden, hoewel zij bloot stonden aan dezelfde kans om geïnfecteerd te worden, als ziek geworden exemplaren (Afb. 43), is natuurlijk niet met zekerheid te zeggen, of zij ook verder bij gelijke kans gezond zullen blijven. Is het vrij blijven van infectie in zulke gevallen het gevolg van de afwezigheid van stoffen, die op de kiemhyphe chemotactisch werken, of het gevolg van de aanwezigheid van stoffen, die haar beletten binnen te dringen? Of zijn de hier werk-



Afb. 42. „Douglas vom oberen Fraser". Mengsel van groeivormen. Opvallend snel groeiende boomen van het type van den kustvorm naast langzamer groeiende individuen, die met de beschrijving van de „variëteit *caesia*" overeenkomen.

Mischung von Wuchsformen. Auffallend schnellwüchsige Bäume vom Typus der Küsten-Douglasie neben langsamer wachsenden Individuen, die mit der Beschreibung der „Varietät *caesia*" übereinstimmen.

zame factoren van mechanischen aard, is b.v. de cuticula en de epidermiswand te stevig? Van zulke mogelijkheden kunnen tal van voorbeelden uit de literatuur worden bijeengebracht.

HENRY en FLOOD (37) constateerden een opvallend verschil in geur tusschen naalden van *Ps. Douglasii* en *Ps. glauca*.

In de naalden van de *Ps. glauca* vonden zij een hoog percentage pinene en bornylacetaat. Bij *Ps. Douglasii* konden zij geen pinene aantoonen en bleek het gehalte aan verschillende esters geringer te zijn.

Deze onderzoekingen zijn niet speciaal verricht met het oog op een verschil in resistentie tegen bepaalde ziekten. Er zijn echter gevallen bekend, waar een chemische stof resistentie veroorzaakt. WALKER (104) en WALKER en LINDEGREN (105) hebben b.v. voor *Colletotrichum circinans* op ui gevonden, dat uienvariëteiten met gekleurde buitenste schubben minder ziek worden dan variëteiten met witte; uit de cellen van de gekleurde schubben werd door de onderzoekers een voor de sporen van *Colletotrichum circinans* en verscheidene andere zwammen giftige stof getrokken, die in de witte ontbreekt.

Ook in het geval van *Rhabdocline Pseudotsugae* zou bij verder onderzoek een verband tusschen de resistentie der boomen en chemische stoffen in hun naalden aan het licht kunnen komen.

Een andere factor, die voor de resistentie van belang kan zijn, is het verschil in ontwikkeling der naalden van Douglassparren in den tijd, dat er rijpe ascosporen zijn.

De kiemhyphe van *Rhabdocline Pseudotsugae* kan alleen in jonge naalden binnendringen. Zooals reeds in de inleiding tot dit hoofdstuk meegedeeld is, worden oudere naalden zelfs van een hevig ziek individu niet meer aangetast. De resistentie van oudere naalden vindt haar oorzaak in de cuticulaire lagen, die tijdens den groei der naalden buiten den epidermiswand worden afgezet, en de sekundaire verdikking van de wanden der epidermiscellen. De sterke cuticulariseering en de verdikking treden reeds eenige weken na het uitloopen der naalden op (Afb. 44).

Zooals bekend is, zijn er bij boomen individueele verschillen in het uitloopen. Uit de waarnemingen van WELLENSIEK (107) aan



Afb. 43. Gezonde Douglasspar van het type van den kustvorm naast hevig aangetasten boom van een intermediair type.

Gesunde Douglasfichte vom Typus der Küsten-Douglasie neben schwer krankem Baum vom intermediären Typus.

beuken blijkt, dat de tijd van het uitloopen van jaar tot jaar varieert. De volgorde echter, waarin de bladen aan de verschillende boomen verschijnen, is vrij constant. Altijd is dezelfde boom de eerste en ook de andere individuen houden over het geheel hun volgorde.

Een dergelijk verschil in uitloopen in het voorjaar bestaat ook bij Douglassparren.

Bovendien echter komt hierbij in het geval van den Douglasspar nog een, waarschijnlijk grooter, onderscheid tusschen boomen van verschillende herkomst voor.

Het belangrijkste verschil tusschen de deelen van het uitgebreide verspreidingsgebied van den Douglas in Noord-Amerika is de duur van de vegetatieperiode. Dat geldt zoowel voor de geografische breedte (tusschen 22° en 55° N.B.) als voor de hoogte boven den zeespiegel (in de Rocky Mountains of aan de kust van den Pacifischen Oceaan).

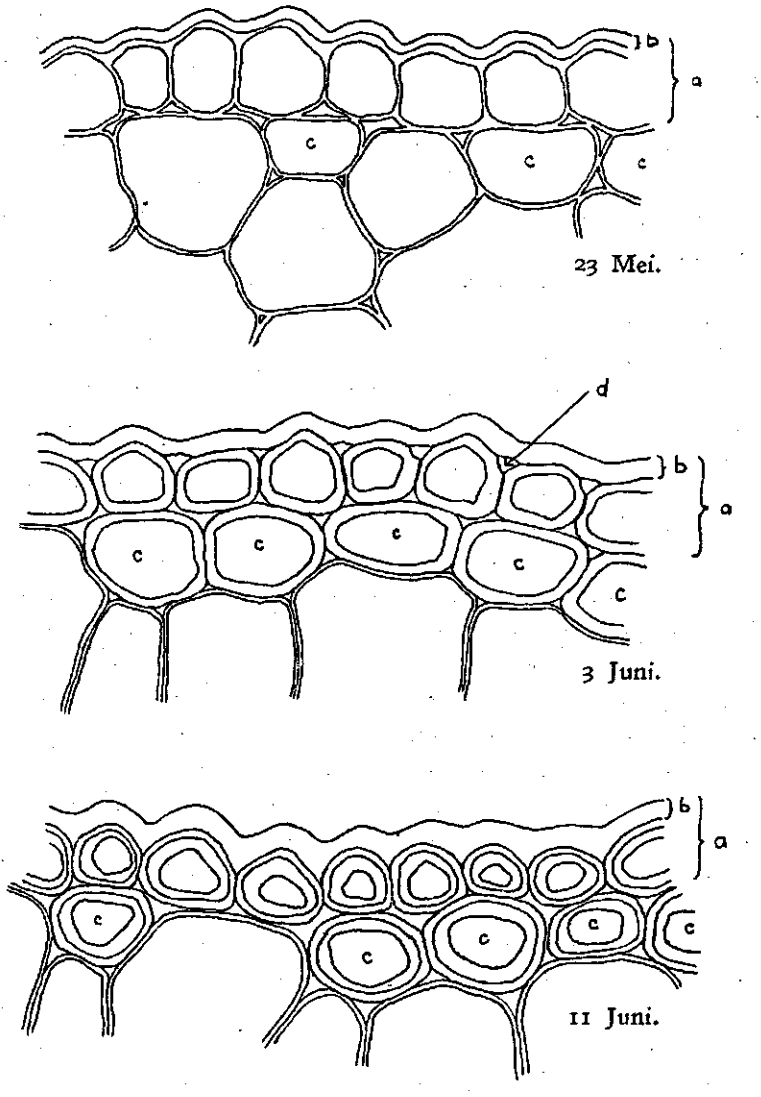
De duur van de vegetatieperiode varieert tusschen drie en zes maanden.

Bij aanplanten van Douglas buiten zijn natuurlijke verspreidingsgebied, komt een nawerking van de vegetatieperiode duidelijk voor den dag. MÜNCH schrijft hierover (69 : 72): „Hochgebirgsrassen treiben im Tiefland früher aus als Tieflandsrassen, blaue Douglasiën im allgemeinen früher als grüne Küstenformen."

Een onderzoek naar den invloed, die het verschil in den tijd van uitloopen op het ziek worden der boomen heeft, moet noodzakelijk gedurende een reeks van jaren verricht worden. Het ontluiken van de beuken, die WELLENSIEK heeft geobserveerd, beslaat in sommige jaren een grooter aantal dagen dan in andere. Als de vegetatieperiode pas laat begint, is de tijd tusschen den eerst ontluikenden boom en den boom, waaraan de bladeren het laatst verschijnen, korter, dan wanneer het begin reeds vroeger in het voorjaar ligt.

Bovendien hangt de ontwikkeling der apotheciën van *Rhabdocline Pseudotsugae* Sydow af van weersinvloeden, die van jaar tot jaar wisselen. Dus is ook met het oog hierop een langdurig onderzoek noodig.

Aangezien *Pseudotsuga Douglasii*, die tot nu toe tot een hoog per-



Afb. 44. Dwarse doorsnede door de naald, boven den centralen cylinder.
a. epidermis. b. cuticula en cuticulaire lagen. c. hypodermcellen. d. zwak gecuticulariseerd.

Nadelquerschnitt, oberseits des Zentralzylinders.
a. Epidermis. b. Kutikula und kutinisierte Schichten. c. Hypodermzellen. d. Schwach kutinisiert. 667 x.

centage resistent schijnt te zijn, in het algemeen pas later uitloopt dan *Ps. glauca*, waaronder relatief meer zieke boomen gevonden zijn, kan deze resistentie niet toegeschreven worden aan de verder ontwikkelde naalden. Hierbij zou men veeleer verband moeten zoeken tusschen de aanwezigheid van rijpe apotheciën, voordat *Ps. Douglasii* uitloopt, en het ophouden van de functie der apotheciën, als de knoppen dezer soort open gaan.

Uit de waarnemingen in het voorjaar van 1932 blijkt nu echter, dat van begin Mei, dat is bijna twee weken vóór het uitloopen der boomen ter plaatse, waar het onderzoek heeft plaats gehad, tot in de tweede helft van Juni sporen van Rhabdocline aanwezig kunnen zijn, mits de omstandigheden de werkzaamheid der apotheciën mogelijk maken.

Wat het uitloopen aangaat, kwamen in hetzelfde jaar wel eenige verschillen voor den dag, doch deze waren maximaal ongeveer negen dagen. Zoo waren er gezonde boomen, die niet tot *Ps. Douglasii* behooren, in dit jaar althans niet veel later uitgeloopen dan hevig zieke exemplaren van hetzelfde type. Omgekeerd liepen enkele hevig zieke individuen later uit dan tot nu toe gezonde.

Bij boomen, die eerder uitloopen, is de kans, dat er een groot aantal sporen op de jonge naalden terecht komt, grooter.

Ook eenige exemplaren van den typischen kustvorm van den Douglas liepen uit, terwijl nog eenige weken lang sporen aanwezig waren. Van deze boomen had er één verschillende zieke naalden met apotheciën van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. De andere zijn tot 1932 niet ziek geworden.

Voorloopig kan men dus over den aard van de resistentie nog geen oordeel vellen. Toch moet het onderzoek hierover worden voortgezet. *Pseudotsuga Douglasii* Carr. neemt onder de exotische houtsoorten een belangrijke plaats in. Hij wordt ook in ons land hoe langer hoe meer aangeplant. Het is dus gewenscht, om te weten, waaraan deze soort het hooge percentage van resistente boomen dankt. Alleen met de kennis van haar oorzaken zal het mogelijk zijn, de resistentie volledig dienstbaar te maken aan de praktijk. Immers alleen dan kan men ook weten, of b.v. een bepaalde keuze van zaad van invloed is op de resistentie tegen *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd.

In dit verband moet ik melding maken van de voorloopige resultaten van kunstmatige infectieproeven.

Door de welwillendheid van een onzer groote kweekers was het mogelijk, om jonge planten van de variëteit *caesia* te vergelijken met planten van *Pseudotsuga Douglasii* Carr., waarvan het zaad van verschillende groeiplaatsen in Noord-Amerika afkomstig is.

De bedoelde planten werden op tweeërlei wijze aan infectie blootgesteld. Een aantal werd in een kas door middel van in de nabijheid geplaatste takken met rijpe apotheciën geïnfecteerd; andere planten werden in potten onder zieke boomen uitgeplant.

Tengevolge van deze opzettelijke infectie zijn vrijwel alle planten meer of minder hevig door Rhabdocline aangetast. De verdere resultaten van deze proeven kunnen pas later uitvoerig meegedeeld worden. (Zie de noot op pag. 112).

Maar reeds nu blijkt er uit, dat het onderzoek in deze richting moet worden voortgezet. Alleen daardoor zal het trouwens ook mogelijk zijn, om in de vraag naar het bestaan van biotypen van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. meer klaarheid te scheppen. Ik kom hierop nog terug in § 5 van dit hoofdstuk.

§ 4. *Verschillen in immuniteit voor Rhabdocline Pseudotsugae Sydow.*

De factoren der immuniteit zijn van geheel anderen aard dan de resistentiefactoren.

Zij komen pas tot uiting, als de protoplasten der cellen, waarin de zwam is binnengedrongen, op haar aantasting reageeren.

Onder de Douglassparren, die de bescherming door resistentiefactoren missen, bestaat een groot verschil in dit opzicht.

Het blijkt mogelijk te zijn, om de boomen te rangschikken in vijf groepen elk van een bepaald reactietype. Deze groepen worden op de wijze, zooals het voor roestziekten van granen gebruikelijk is (57), aangeduid met type 0, type 1, type 2, type 3, type 4.

De sterkste reactie tegen den parasiet treedt op bij het type 0. De boomen van dit type zijn immuun voor Rhabdocline. Er treedt spoedig een nekrose van enkele naaldcellen op, die gevolgd wordt door sterke chlorose van de aangrenzende cellen. Fructificaties

worden niet gevormd. Het andere uiterste vormt type 4, waarbij aanvankelijk van een reactie der naalden niets te bemerken is; pas langzamerhand komen de geelgroene vlekken voor den dag, waarop zich later, als zij nekrotisch geworden zijn, talrijke apotheciën ontwikkelen.

Alvorens de typen nader te bespreken moet ik de opmerking maken, dat het geheele proces zich bij Rhabdocline over een langeren tijdsduur uitstrekt dan b.v. bij de granen. De naalden aan boomen, en dan nog maar aan enkele takken, die voor de eerste maal aangetast zijn, zullen in vele gevallen nog maar weinig vlekken vertoonen. Het is de vraag, of een dergelijke boom, wanneer de ziekte zich uitgebreid heeft, hetzelfde reactietype zal vertoonen als hij aanvankelijk scheen te hebben.

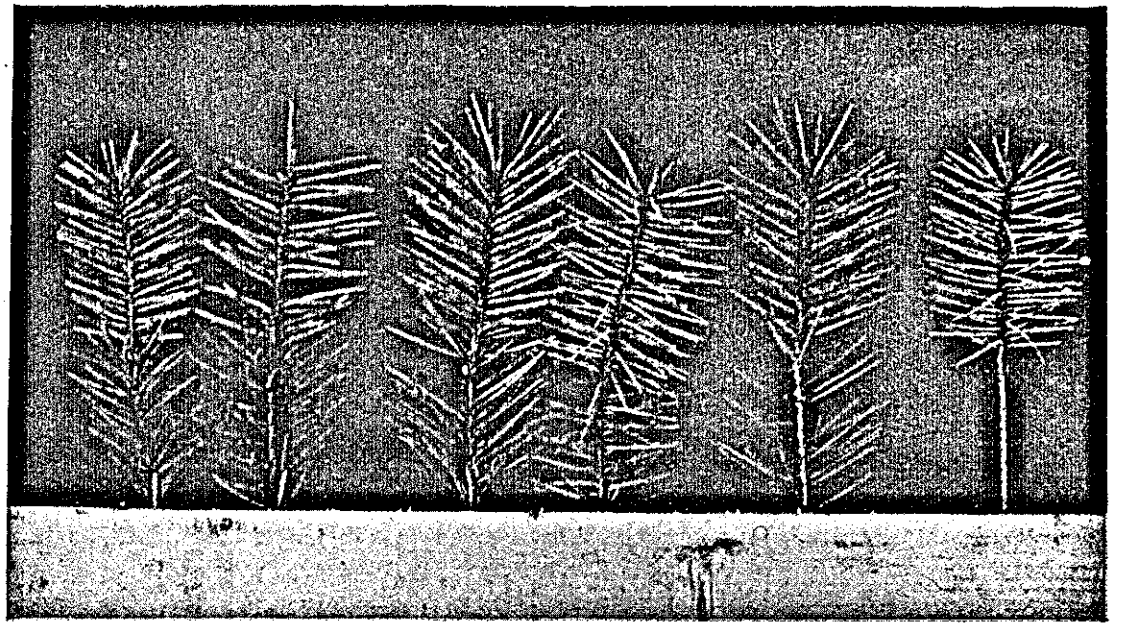
In het hier volgend overzicht van wat deze vaststelling tot nu toe heeft opgeleverd, begin ik met type 4, om met type 0 te eindigen.

In de eerste plaats komt dan het type, dat door M. WILSON en M. J. F. WILSON is beschreven als waarschijnlijk te behooren bij de variëteit *caesia* (103 : 37, 38).

In aansluiting aan de opvatting, die ik bij de bespreking der verschillende Douglas-vormen naar voren heb gebracht, moet hier nog eens gewezen worden op het reeds in hoofdstuk III § 2 behandelde feit, dat met den naam „*caesia*" een complex van vormen of rassen aangeduid wordt.

Zeker bestaat het door de Schotsche onderzoekers beschreven reactietype, met zijn zeer ernstige pathologische gevolgen, maar het is niet juist, om het te vereenzelvigen met de *caesia*. Ik noem dit type No. 4.

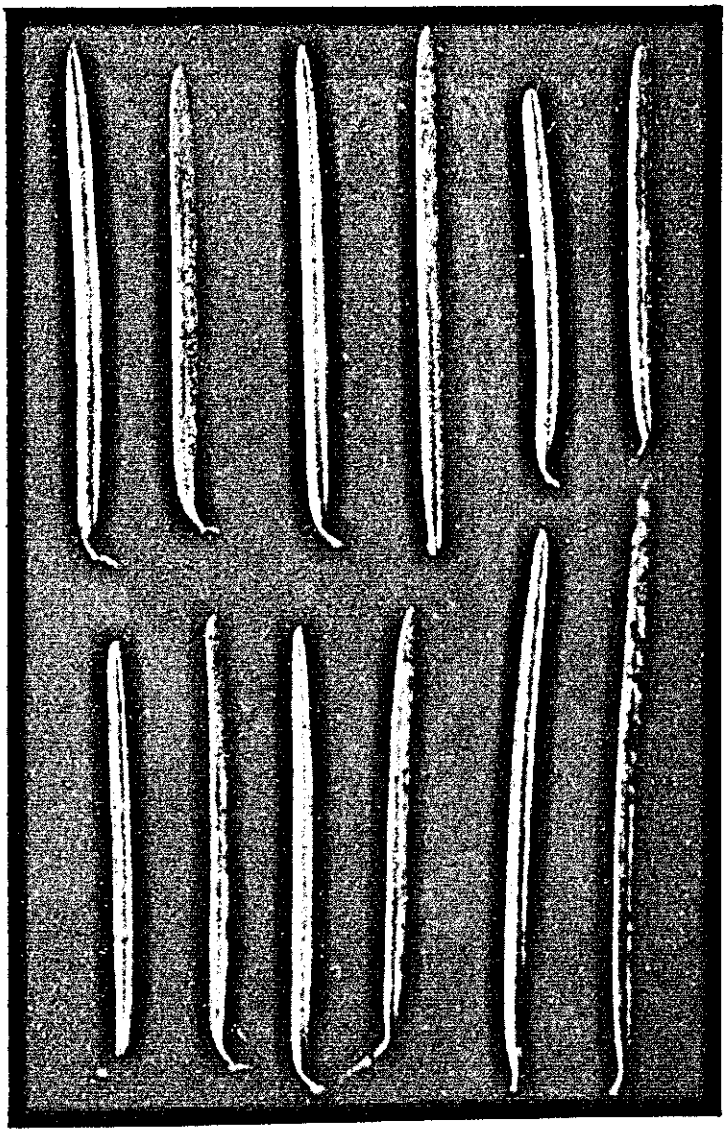
Hoewel hierbij het aantal geïnfecteerde plaatsen per naald zeer groot is en het mycelium zich bovendien betrekkelijk gemakkelijk en ver in het chlorenchym kan uitbreiden, duurt de incubatietijd — periode waarin de schimmel zich uitbreidt, maar waarin nog geen symtomen te zien zijn — hier vrij lang. Het is pas einde Juli en Augustus of in het najaar dat de uitwendige symptomen van het eerste stadium der ziekte duidelijk zichtbaar worden. Deze verschijnselen zijn: lichter groen tot geelgroen worden van de geïnfecteerde deelen der naalden. Deze kleur gaat in den herfst en het begin



a b c d e f

Afb. 45. Verschillende reactietypen van Douglasspar op 21-3-1932.
a. type 1, b. type 0, c. type 1, d. type 3, e. type 4, f type 4.
Verschiedene Reaktionstypen von Douglasien

b c a



d f e

Afb. 46. Naalden van de takjes op afb. 45, telkens onderkant en bovenkant.
b. type 0, c. type 1, a. type 1, d. type 3, f. type 4, e. type 4.
Nadeln von den Zweigen auf Abb. 45.

van den winter over in geel. De vorstnekrose is gedeeltelijk al zichtbaar op een datum, waarop bij de andere typen daarvan nog niets te ontdekken is. Volledig is de bruinkleuring echter pas in den tijd, dat ook de andere vatbare typen nekrose en bruinkleuring vertoonen. (Afb. 45 en 46 e, f; afb. 47 b, c).

Op de zieke naalden komen vooral aan den onderkant, maar soms ook aan den bovenkant, kleine apotheciën in een groot aantal tot ontwikkeling (Afb. 48 a, b). De nekrotische vlekken kunnen zich echter verder uitstrekken dan de apotheciën.

De boomen van dit zeer vatbare type hebben na den eersten winter volgende op het jaar van de infectie, zeer opvallend bruin en paarsbruin verkleurde naalden (Afb. 46). Deze blijven over het algemeen, niettegenstaande hun buitengewoon hevige aantasting, stevig zitten tot na het rijp worden der apotheciën.

De zieke naalden vallen alle in den loop van Juni van het tweede jaar af, waarbij zij niet geheel verkleurd behoeven te zijn. Sommige hebben overigens reeds voor het rijp worden der apotheciën doode toppen, waarop secundaire schimmels kunnen optreden. Op deze doode toppen worden ook later geen apotheciën gevormd.

WILSON c.s. heeft naast het pas behandelde nog een ander type beschreven, dat volgens hem bij *Pseudotsuga glauca* voorkomt (109 : 38).

Ook in dit geval moet ik er op wijzen, dat het hier bedoelde type niet karakteristiek is voor *Pseudotsuga glauca*. Ook bij deze soort komen rassen voor, van verschillend reactietype, maar bovendien heb ik er resistente boomen bij aangetroffen.

Wat WILSON voor reactie van *Pseudotsuga glauca* beschrijft, is maar één van de typen, die bij deze soort voorkomen.

Dit reactietype noem ik No. 3.

De aantasting door de zwam is hierbij minder hevig. Het aantal infecties per naald is geringer (Afb. 45 en 46d; afb. 47a) dan bij het vorige type en het mycelium breidt zich niet zoo ver uit. De apotheciën echter worden grooter (Afb. 48c). Ook bij dit type is in de eerste maanden weinig te zien van de infectie. Bij sterk blauw gekleurde naalden wordt de aanwezigheid van de zwam, voorzoover die

zich door geelkleuring verraadt, nog later zichtbaar dan bij type 4. Ook blijven de aangetaste naalden langer aan den boom zitten; zij worden voor het afvallen meer of minder volledig geelwit.

Ofschoon bij dit reactietype alle naalden aangetast kunnen zijn, komen er toch afwijkingen voor, hierin bestaande, dat tot nu toe eenige jaren achtereen het percentage zieke naalden betrekkelijk gering blijft. Toch meen ik op grond van de ontwikkeling van de apotheciën en de reactie van de naald deze uitzondering tot type 3 te moeten brengen.

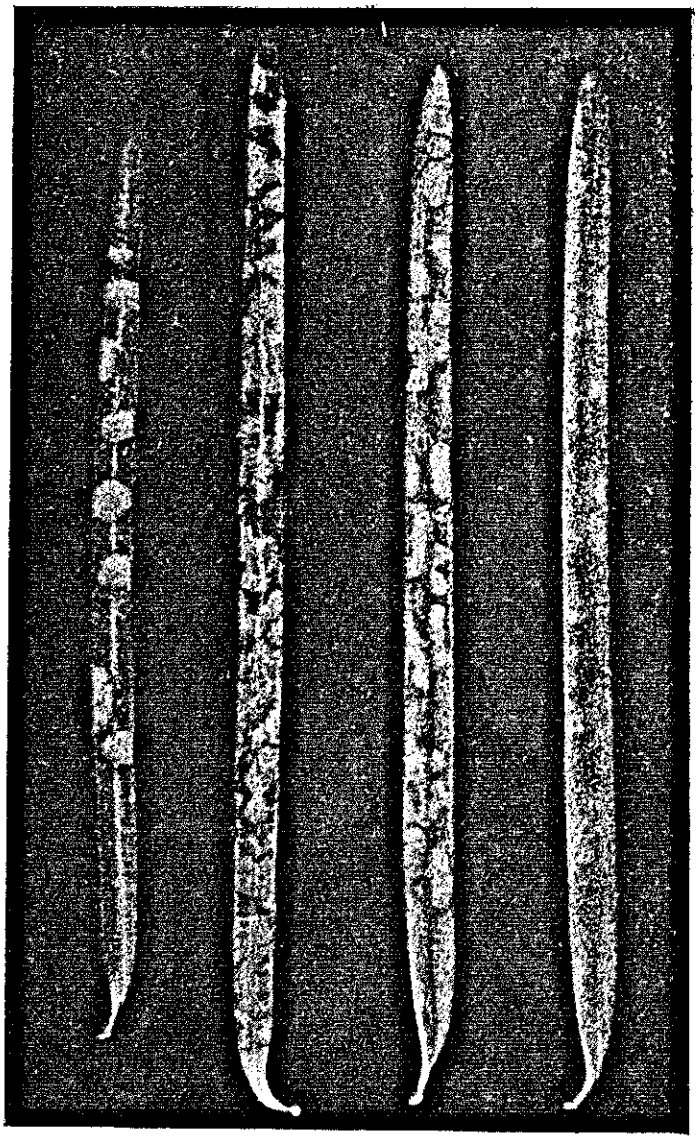
Bij het reactietype No. 2 komt het mycelium slechts bij een deel der infecties tot ontwikkeling zonder het weefsel te dooden. Bij de meeste infecties treedt spoedig nekrose van de geïnfecteerde epidermiscellen en eenige chlorenchymcellen op. Daar ter plaatse kan de zwam zich niet verder ontwikkelen. Behalve deze zeer beperkte nekrose treedt een sterke geelkleuring op over een vrij grooten afstand rondom den infectiehaard. Deze verkleuring gaat gepaard met de mikroskopisch zichtbare afscheiding in de intercellulairen van druppels van een wondgom-achtige substantie, die zich met phloroglucine en zoutzuur zwak rose kleurt. Op dergelijke plaatsen van de naald treedt in den loop van den winter geen vorstnekrose op. Er komen geen apotheciën tot ontwikkeling.

Voor zoover lijkt dit verschijnsel op reactietype 1, maar op de enkele plaatsen, waar het mycelium nog eenigszins kan groeien, treedt na den winter wel typische vorstnekrose op en ontwikkelen zich in het voorjaar — als dus de naalden één jaar oud zijn — kleine apotheciën.

Bij dit type No. 2 komen nu echter ook nog plekken voor, waar het mycelium aanvankelijk zoo sterk geremd wordt, dat na den eersten winter geen vorstnekrose en fructificaties te zien zijn. Het mycelium is echter op dergelijke plaatsen niet dood, maar wordt alleen geremd; dat blijkt na den tweeden winter. Dan kan namelijk op deze naalden toch nog vorstnekrose optreden en jonge apotheciën ontwikkelen zich nu pas, aan het begin van het derde jaar.

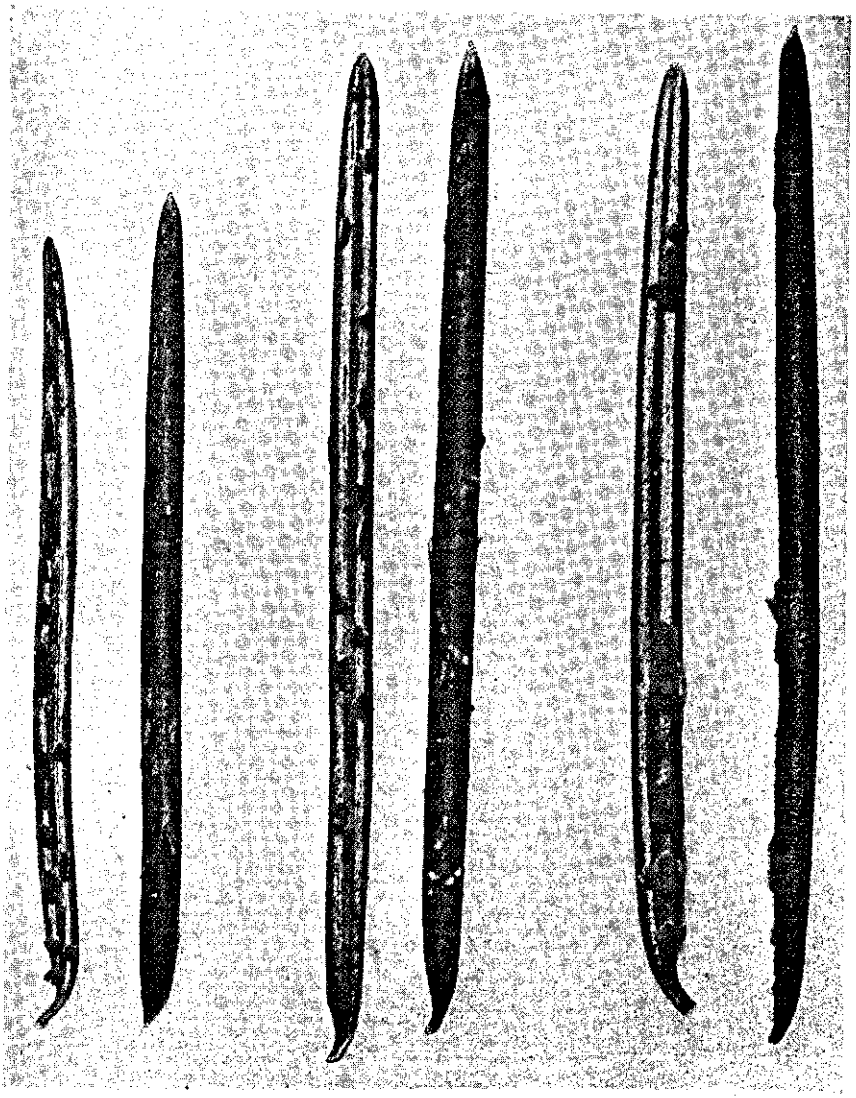
Uit het bovenstaande blijkt reeds, dat de naalden niettegenstaande de aantasting langer kunnen blijven zitten dan bij boomen,

a b c d



Afb. 47. Naalden van verschillende reactietypen na den eersten winter.
a. type 3, b. type 4, c. type 4, d. type 1.
Nadeln verschiedener Reaktionstypen nach dem ersten Winter.

a b c



Afb. 48. Naalden met rijpe apotheciën van drie boomen, onderkant en bovenkant.
a. type 4, b. type 4, c. type 3.
Nadeln mit reifen Apothecien von drei Bäumen.

die volgens type 3 en 4 reageeren, waar zij na den eersten winter reeds afvallen. Toch komen ook bij type 2 boomen voor, die reeds in den loop van hun eerste jaar naalden verliezen en waarvan andere naalden met apotheciën in het tweede jaar, na het rijp worden der apotheciën, afvallen.

Het type No. 1 geeft in het eerste jaar van de aantasting al spoedig gele verkleuringen te zien. Ook treedt op vele plaatsen zeer spoedig een nekrose van enkele cellen op met de bovenbeschreven reactie in het chlorenchym en geelkleuring rondom den infectiehaard. Bij dit type treedt in den winter in 't geheel geen vorstnekrose op (Afb. 46) en worden geen apotheciën gevormd (Afb. 45 en 46 a, c; afb. 47d). De naalden zijn echter sterk verkleurd, dus duidelijk ziek.

Ook aan de naalden van dit type blijkt nu het mycelium op verschillende plekken niet dood, maar alleen geremd te zijn. Dit wordt duidelijk na den tweeden winter. Dan ontstaat n.l. op enkele plaatsen vorstnekrose en hier worden kleine apotheciën gevormd.

Ook bij dit type blijven de zieke naalden dus geruimen tijd aan den boom zitten.

Blijkbaar hebben M. WILSON en M. J. F. WILSON twee exemplaren met dit type voor zich gehad. In Maart 1926 hadden deze boomen typische ziektesymptomen aan de naalden van 1924, terwijl volgens hun mededeeling deze symptomen aan de naalden van 1925 ontbraken (109 : 37).

Onder het type No. 0 worden boomen samengevat, waarvan de naalden, volgens voorloopige waarneming, met plaatselijke nekrose en sterke geelkleuring op de aanwezigheid van het mycelium reageeren. Het mycelium sterft overal af en er ontstaan dus geen apotheciën. Van dit type is in een geval geconstateerd, dat reeds twee maanden na de besmetting een groot aantal naalden geheel wit wordt en afvalt. Een ander gedeelte van de naalden blijft echter ook na den winter, vol met kleine nekrotische haarden en uitgebreide gele vlekken, stevig aan den boom vastzitten. (Afb. 45 en 46b) Definitief kan het type No. 0 eerst beoordeeld worden na een aantal jaren van waarneming.

De boomen van *Pseudotsuga Douglasii*, waarin de ziekte door mij is aangetroffen, hebben over het algemeen tot nu toe maar betrekkelijk weinig zieke naalden. Zij behooren grootendeels tot het type No. 3. Alleen zijn de apotheciën kleiner. De verkleuring van de zieke naalden, nadat de apotheciën rijp zijn geworden, is zeer sterk. Vooral tegenover de gezonde donkergroene naalden is de bijna witte verkleuring der zieke naalden zeer opvallend. De naalden vallen na het verkleuren af. Bij dezelfde soort zijn echter ook exemplaren gevonden, die tot type 2, 1 of 0 behooren. Het type 4 is door mij bij den kustvorm van Douglasspar niet gevonden.

§ 5. *Biotypen van Rhabdocline Pseudotsugae Sydow.*

Physiologische rassen of biotypen zijn bij verschillende parasitaire zwammen met zekerheid geconstateerd. Het morfologische en mikroskopisch anatomische beeld van dergelijke rassen verschilt heel weinig. Hun pathogeniteit kan ver uiteenloopen. De meeste onderzoekingen over biotypen zijn verricht bij de graanroesten. Hun bestaan is niet alleen bewezen bij obligate parasieten, zooals de genoemde roestzwammen zijn. Ook bij andere zwammen komen zij voor, en het is niet onwaarschijnlijk, dat zij nog ontdekt zullen worden bij soorten, die nog niet in dit opzicht onderzocht zijn.

A priori kan men het bestaan van physiologische rassen dan ook bij *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. niet ontkennen.

In de literatuur wordt door eenige auteurs aangenomen, dat in Amerika physiologische rassen van *Rhabdocline Pseudotsugae* zouden bestaan en wel op de volgende gronden.

Er bestaat een tegenstrijdigheid in de mededeelingen over de aantasting der groeivormen van den Douglas in Amerika en de waarnemingen, die men hierover in Europa gedaan heeft. BOYCE schrijft: „Throughout the native range of Douglas fir the needle-cast fungus is found." (5 : 12). Volgens VON GEYR (30 : 266) heeft BOYCE dezelfde mededeeling ook nog eens per brief gedaan en daarbij de Staten Washington, Oregon en Californië met name genoemd. De zwam komt dus in Amerika ook in het gebied van den kustvorm, *Pseudotsuga Douglasii* Carr., voor.

In Schotland daarentegen was volgens M. WILSON en M. J. F. WILSON alleen de variëteit *caesia* en *Pseudotsuga glauca* ziek geworden; de kustvorm van den Douglas werd volgens hen niet aangetast. Zij vestigen de aandacht op het verschil in optreden van de ziekte in Amerika en Schotland en op de mogelijkheid, dat biotypen van *Rhandocline Pseudotsugae* bestaan. Daarmee zou de tegenstrijdigheid in de berichten uit Amerika en Europa opgeheven zijn. Het ras van de zwam, dat pathogeen is voor den kustvorm van den Douglas in Amerika, zou nog niet ingevoerd zijn in Europa. Hier zou alleen het biotype voorkomen, dat in staat is de Colorado-Douglas en de „intermountain form" ziek te maken.

BOYCE heeft op een studiereis door Groot-Brittannië zieke Douglas in Schotland gezien en deelt daarover mee, dat de zwam daar op de „intermountain" en Colorado-Douglas zelfs virulenter bleek dan in Amerika op deze vormen (5 : 7,8).

BOYCE komt in dit verband en naar aanleiding van andere gevallen van boomziekten, waar een dergelijk verschil tusschen Amerika en Europa is te constateeren, tot de volgende uitspraak: „Even a superficial study of forest tree diseases in Europe, particularly those introduced from North-America, clearly points to the existence and importance of strains, biological species, or physiological species in forest tree parasites." (5 : 12).

Intusschen is op verschillende plaatsen, ook in Europa, *Rhabdocline Pseudotsugae* aangetroffen op *Pseudotsuga Douglasii*. In ons land is dat eveneens het geval, zooals blijkt uit mededeelingen o.a. van houtvester JANSEN te Assen en uit mijn eigen waarnemingen.

Is nu in Europa een tweede physiologisch ras van *Rhabdocline Pseudotsugae* ingevoerd? Of is een dergelijk ras hier ontstaan? Of is hetzelfde ras, dat de andere Douglas-vormen kan aantasten, toch in staat, om onder bepaalde omstandigheden ook den typischen kustvorm te infecteeren en ziek te maken?

Alleen het experiment kan ons gegevens verschaffen ter beantwoording van de gestelde vragen.

Met proeven hierover is een begin gemaakt, maar het is niet mogelijk, nu reeds definitieve resultaten mede te deelen.

Zooals reeds eerder is vermeld, is gebleken, dat de jonge planten

van *Pseudotsuga Douglasii*, die bij de infectieproeven gebruikt zijn, grootendeels zijn ziek geworden.[1]) Deze voorloopige uitkomst wijst eerder in de richting van resistentie bij oudere boomen van *Pseudotsuga Douglasii* dan in de richting van het bestaan van een speciaal biotype van Rhabdocline. Maar het is beter, om op de resultaten niet vooruit te loopen.

Voor de bestrijding van Rhabdocline zou het bestaan van een speciaal biotype op den kustvorm van Douglas belangrijke gevolgen hebben.

Immers als de exemplaren van *Pseudotsuga Douglasii* alleen ziek worden, omdat zij minder resistent zijn dan de gezonde boomen van deze soort, dan is het opruimen van zieke *Ps. Douglasii* niet belangrijker voor de bestrijding als het opruimen van een zieke *Ps. glauca*.

Moet daarentegen de aantasting van *Pseudotsuga Douglasii* toegeschreven worden aan een speciaal voor deze soort virulent biotype van Rhabdocline, dan verkrijgt het opruimen van deze boomen een andere beteekenis. Het doel van het opruimen zou dan worden het beletten van verdere verspreiding van een biotype, dat gevaar oplevert voor de soort, die uit boschbouwkundig oogpunt van overwegend belang is.

[1]) In tegenstelling met de in Duitschland uitgesproken meening, dat Douglassparren jonger dan 10 jaar niet ziek zouden worden, blijkt het mogelijk te zijn, om zaailingen in hun tweede jaar opzettelijk ziek te maken. Bovendien heb ik echter ook natuurlijke, éénjarige zaailingen gevonden, die door Rhabdocline waren aangetast.

HOOFDSTUK IV.

BESPREKING VAN DE BELANGRIJKSTE RESULTATEN.

Het bestaan van *Rhabdocline Pseudotsugae* Sydow blijkt gebonden te zijn aan levende cellen van haar waardplant. De zwam is dus een obligate of holoparasiet.

Het bewijs hiervoor wordt slechts ten deele geleverd door de onmogelijkheid, om de zwam te kweeken op kunstmatige voedingsbodems. Daartegen zou altijd ingebracht kunnen worden, dat het mislukken kan liggen aan onze gebrekkige methoden. Het bij de kweekproeven verkregen resultaat is echter in overeenstemming met het gedrag van de zwam in de plant. Rhabdocline kan zich in levende cellen van vatbare boomen maandenlang ontwikkelen, zonder dat de geparasiteerde cellen afsterven. Gaan echter kort na het binnendringen van den parasiet de geïnfecteerde cellen dood, zooals het bij de meer of minder immune boomen gebeurt, dan kan het mycelium niet verder groeien. Rhabdocline heeft voor zijn groei levende cellen noodig en komt in dit opzicht overeen met obligate parasieten, zooals *Uredineae* en *Erysiphaceae*.

Deze vergelijking met roest- en meeldauwzwammen is niet door te voeren wat betreft de fructificatie van Rhabdocline. Er verloopt van het tijdstip der infectie tot de rijping der apotheciën bijna een vol jaar en het is mogelijk, om hun vorming kunstmatig tegen te houden. Bij meeldauwzwammen heeft de conidiënvorming reeds zeer spoedig na de infectie plaats en ook de peritheciën verschijnen in relatief korten tijd. De uredosporen van roestzwammen worden eveneens spoedig na de infectie gevormd. Het mycelium van Rhab-

docline daarentegen blijft maandenlang intracellulair in de naalden leven, zonder dat eenige sporenvorming tot stand komt. De vorming van intercellulair mycelium met daarop volgende fructificatie is slechts onder bepaalde uitwendige omstandigheden mogelijk.

De apotheciën vormen zich alleen op door vorst gedood weefsel van naalden, die aan den boom blijven zitten. Zoowel door te verhinderen, dat de boomen aan te lage temperaturen worden blootgesteld, als door de naalden af te plukken kan men de vorming dezer vruchtlichamen tegengaan. Dit is geheel anders dan bij *Lophodermium pinastri* Chev., die op afgevallen naalden van *Pinus silvestris* zijn apotheciën tot rijpheid kan brengen.

Hoewel uit het onderzoek afgeleid moet worden, dat intercellulair mycelium en apotheciën ontstaan ten koste van het vet, dat in de intracellulaire myceliumdraden is opgehoopt, schijnt hiervoor bovendien nog iets anders noodig te zijn, dat alleen in de levende plant beschikbaar is. Wat dat is, kan misschien worden afgeleid uit de volgende waarneming. Het intercellulaire mycelium staat eenerzijds in verbinding met het mycelium, dat, na het optreden der nekrose, de cellen der endodermis geheel opvult en in staat moet zijn water op te nemen uit den centralen cylinder, terwijl het anderzijds nog in verbinding blijft met het intracellulair mycelium, dat zich in de levende cellen aan den rand der nekrotische vlekken bevindt.

Hoe dit zij, uit het optreden der nekrose kan geen argument afgeleid worden tegen de stelling, dat het bestaan van *Rhabdocline Pseudotsugae* gebonden is aan levende cellen van haar waardplant.

Het is een vrij algemeene regel, dat er bij zwammen een betrekking bestaat tusschen den aard van het parasitisme en de mate van specialisatie. De holoparasieten zijn in den regel veel sterker gespecialiseerd dan de hemiparasieten. Ook Rhabdocline is sterk gespecialiseerd. Niet alleen kan zij lang niet alle Douglassparren aantasten, maar bovendien zijn nog groote verschillen aanwezig in de betrekkingen tusschen parasiet en waardplant bij die boomen, in wier naalden het mycelium kan binnendringen.

Uit de reactie op de aanwezigheid van den parasiet blijkt, dat bij de beide soorten van Douglasspar, die ons hier interesseeren, *Pseudotsuga Douglasii* Carr. of kustvorm en *Ps. glauca* Mayr of bergvorm,

rassen bestaan. Wel is waar wordt de kustvorm over het algemeen maar zelden aangetast en als boomen van deze soort ziek zijn, dan is het aantal zieke naalden betrekkelijk gering. Toch zijn ook onder de zieke exemplaren van *Ps. Douglasii* verschillende reactietypen gevonden.

Genetisch onderzoek moet nog bevestigen, of de door deductie verkregen opvatting juist is, dat onder den naam „caesia" een aantal vormen is samengevat, die door een kruising van *Ps. Douglasii* en *Ps. glauca* zijn ontstaan. Het feit, dat hieronder meer en minder immune individuen voorkomen, klopt in elk geval met de hier gegeven voorstelling betreffende de „variëteit caesia." Het voorkomen van buitengewoon hevig ziek wordende boomen bij de „caesia" zou dan te verklaren zijn door aan te nemen, dat een combinatie van erfelijke factoren heeft plaats gevonden, die de bijzondere vatbaarheid veroorzaakt.

Voor den praktischen boschbouw is het van belang, dat de kustvorm van den Douglas, over het algemeen tot nu toe niet ziek wordt. Ik ben geneigd, dit feit toe te schrijven aan een of meer factoren, die resistentie bij deze soort veroorzaken, factoren, die beletten, dat Rhabdocline de naalden kan binnendringen. Deze factoren kunnen in sommige gevallen niet werkzaam zijn, zooals blijkt uit boomen van deze soort, die in het bosch langs natuurlijken weg ziek geworden zijn. Bovendien is het gelukt, om een groot percentage van een partij eenjarige zaailingen van den kustvorm in hun tweede jaar opzettelijk te infecteeren. Het is van belang om den aard van bovenbedoelde factoren nader te onderzoeken.

Mijn waarnemingen hebben niets opgeleverd, dat wijst in de richting van het bestaan van een op aantasting van den kustvorm gespecialiseerd biotype van Rhabdocline. Daarmee is natuurlijk niet gezegd, dat bij *Rhabdocline Pseudotsugae* in het geheel geen specialisatie voorkomt. Integendeel juist bij een zoo sterk obligaat parasitaire zwam, zijn biotypen te verwachten. Deze zullen zich, als zij bestaan, verschillend gedragen tegenover de rassen van *Pseudotsuga Douglasii* evenzeer als tegenover die van *Ps. glauca.*

Bij de beide Douglassoorten vindt men zeer verschillende reactietypen. Bij beide komen boomen voor, in wier naalden het mycelium

van Rhabdocline tot ontwikkeling kan komen, zonder dat de waardcellen afsterven. Bij beide komen ook boomen voor, waar kort na het binnendringen van het mycelium enkele naaldcellen dood gaan en het mycelium niet verder groeit. Opvallend is daarbij, dat in de naalden van immune boomen nooit kurkvorming optreedt, maar alleen een vrij ver gaande reactie te zien is, die zich in de afzettting van kleine druppels van een wondgomachtige substantie in de intercellulairen uit, terwijl toch na beschadiging door insecten een zeer actief kurkkambium ontstaat. Verder komen nog boomen voor, in wier naalden het mycelium in het eerste jaar geremd wordt, maar in een volgend jaar verder kan groeien en pas na twee jaren apotheciën vormt.

Waar Rhabdocline reeds op Pseudotsuga-soorten een dergelijke specialisatie vertoont, is de mogelijkheid dat de zwam op andere soorten van Coniferen parasitair zou gaan optreden, slechts denkbeeldig. In Frankrijk staat *Rhabdocline Pseudotsugae* (notabene!) te boek als parasiet van Pseudotsuga en andere Coniferen (1 : 3). Invoerverboden, zooals in Duitschland en Frankrijk uitgevaardigd, kunnen onmogelijk gemotiveerd worden door te wijzen op een dergelijk gevaar. Er is, in verband met het verbieden van den invoer niet alleen van *Pseudotsuga*, maar tevens van *Abies*, *Tsuga*, *Picea* en *Pinus* naar voren gebracht, dat de douanebeambten niet in staat zouden zijn, om deze soorten te onderscheiden. Dit motief kan echter niet steekhoudend geacht worden aangezien elke zending van de overige Coniferen, die wel toegelaten worden, vergezeld moet gaan van een verklaring, waarop o.a. de naam der soort vermeld moet zijn. Waarom zou een dergelijke verklaring niet gegeven kunnen worden ook voor de Coniferen, wier invoer tot nu toe tegelijk met die van den Douglas verboden is?

Uit de mededeelingen over het voorkomen van Rhabdocline in Duitschland blijkt, dat men daar te laat is gekomen met het invoerverbod. Waarschijnlijk kwam Rhabdocline er reeds in 1922 voor (80).

Men neemt bij onze Oostelijke naburen nog altijd aan, dat de ziekte langs natuurlijken weg uit Engeland eventueel via Nederland in Duitschland is gekomen (32 : 244; 80 : 249).

Daarbij gaat men van de veronderstelling uit, dat de sporen van Rhabdocline door luchtstroomingen bewogen, even groote afstanden kunnen afleggen als bijv. aecidiosporen of uredosporen van roestzwammen (32 : 244).

Op grond van mijn waarnemingen, die een meer reëele basis vormen dan analogiën, al zijn zij ook niet absoluut bewijskrachtig, komt het mij onwaaarschijnlijk voor, dat ook de ascosporen van Rhabdocline afstanden van 2000 km door de lucht kunnen afleggen.

De sporen geraken bij zeer vochtig weer inderdaad in de lucht en kunnen dus ook over eenigen afstand getransporteerd worden. Maar als zij werkelijk zulke groote hoogten bereikten als roestsporen, dan zou het mogelijk moeten zijn in het gebied, waar het onderzoek heeft plaats gehad, en waar zooveel infectiehaarden te vinden zijn, ook bij droog weer en zeker bij begin van een regenperiode sporen op te vangen. Dat was echter niet mogelijk. De meeste sporen werden opgevangen als er zooveel regen gevallen was, dat de apotheciën waren opgezwollen en ejaculeerden. Het grootste gedeelte van de sporen moet dus wel met den regen naar beneden vallen.

De afwezigheid van vindplaatsen van Rhabdocline in Westfalen en het geringe voorkomen in het gebied ten Oosten van ons land (80) versterkt mij in de meening, dat de zwam niet via Nederland in Duitschland gekomen is.

Het uitgangspunt van de ziekte in Duitschland moet gezocht worden in het gebied bij de monding of den benedenloop van de Elbe (80). Zooals in § 2 van het IIIde hoofdstuk besproken is, zijn in Nederland meer dan eens jonge Douglasplanten ingevoerd, die gekweekt waren vlak bij het centrum van de ziekte in Duitschland. Hoewel ook uit Schotland jonge Douglasplanten zijn ingevoerd in Nederland, is de kans grooter, dat de ziekte uit Duitschland afkomstig is. Men vergelijke hetgeen in § 2, IIIde Hoofdstuk over de „caesia" vermeld is.

De gegevens wijzen erop, dat eerder aanleiding bestaat, om een invoer van Duitschland naar Nederland aan te nemen, dan omgekeerd.

Aangezien een verspreiding van Rhabdocline door de lucht, zij het ook op korten afstand, mogelijk is, zal men goed doen, zooveel

mogelijk zieke boomen, vooral de hevig aangetaste uit te roeien. Daardoor wordt de kans op uitbreiding veel geringer.

Maar wil men de uitbreiding over groote afstanden tegengaan, dan is voor alles een zeer scherpe contrôle van de boomkweekerijen noodig. Is de ziekte in een kweekerij gevonden, dan levert de verzending ook van schijnbaar gezonde planten uit zulk een bedrijf groot gevaar op, daar zich hieronder uiterst zwak aangetaste exemplaren kunnen bevinden, die centra van verdere uitbreiding kunnen vormen. In zulke gevallen moet het vervoer van Douglas wel worden verboden.

Ofschoon een verbod van den invoer van Douglas dus wel degelijk doelmatig zou kunnen zijn voor de landen, waar de ziekte niet voorkomt, moet men bij het uitvaardigen daarvan bedenken, dat de ziekte op den duur toch door de lucht binnen kan dringen.

Daar afgesneden takken en afgevallen naalden geen gevaar opleveren, zijn het alleen de levende zieke planten, die voor een uitbreiding der ziekte beteekenis hebben.

Een directe bestrijding van de ziekte, met het doel de aangetaste boomen weer gezond te maken en te behouden, mag voor sommige gevallen, in tuinen, lanen en dergelijke, misschien uit te voeren zijn, de pogingen, om daarvoor middelen te vinden, kunnen nooit leiden tot een toepassing in het groot. Als het gaat om het behoud van den Douglas voor het bosch, is men aangewezen op het gebruik van resistente en immune rassen.

SAMENVATTING.

1. De kieming der ascosporen van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. begint op de naalden van Douglassparren, evenals reeds bekend was uit waarnemingen in vochtige kamers, met een deeling. Een van de daarbij gevormde cellen wordt donker gekleurd en vormt een kiemhyphe, die, ter plaatse, waar de spore aan de naald vastkleeft, door de cuticula en den buitenwand in de epidermiscel binnendringt. Tengevolge van de vorming der cuticulaire lagen en de verdikking van den wand der epidermiscellen zijn oudere naalden resistent. Alleen in zeer jonge naalden kan de zwam binnendringen.

2. Het mycelium van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. leeft gedurende 7 à 8 maanden intracellulair in het chlorenchym. Even lang blijven bij vatbare Douglassparren de geparasiteerde cellen in leven. In den winter sterven zij af, waarna zich een intercellulair mycelium ontwikkelt, terwijl de zwam nu ook in de cellen van de endodermis binnendringt. Bij stijging van de temperatuur vormt het intercellulaire mycelium de apotheciën. Deze ontstaan alleen, als de zieke naalden aan een levenden boom blijven zitten.

3. *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. kan niet tot het geslacht *Phacidium* en zelfs niet tot de *Phacidiaceae* gebracht worden, maar de mogelijkheid is niet uitgesloten haar met enkele andere Discomyceten een nieuwe familie te laten vormen.

4. De acervuli van *Rhabdogloeum Pseudotsugae* Syd. zijn alleen in Noord-Amerika gevonden; zij ontstaan, evenals de apotheciën van

Rhabdocline Pseudotsugae Syd. op overjarige naalden. De saamhoorigheid van beide vormen moet nog bewezen worden.

5. Bij de door *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. veroorzaakte ziekte zijn twee stadia makroskopisch en mikroskopisch-anatomisch te onderscheiden. Pas in het tweede stadium treden nekrose en bruinkleuring van de geïnfecteerde plekken der naalden op. Zij ontstaan als gevolg van de inwerking van vorst op de geparasiteerde cellen. Intercellulair mycelium en apotheciën worden niet gevormd, als de typische vorst-nekrose niet tot stand is gekomen.

6. Alleen bij zeer vatbare boomen is van een toxische werking van den parasiet niets te bemerken. Bij meer of minder immune boomen is een toxische werking te constateeren.

7. De ascosporen van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. komen alleen bij zeer vochtig weer, als de apotheciën opgezwollen zijn, in de lucht voor. Bij droog weer konden in petrischalen op wateragar geen ascosporen opgevangen worden.

8. De naalden van St. Jansloten van zieke Douglassparren zijn vrij van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd.

9. *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. komt alleen op Douglasspar voor.

10. Alleen levende Douglassparren zijn voor de uitbreiding van de ziekte van beteekenis. Met afgevallen naalden en afgesneden takken kan zij, tenminste als de apotheciën niet rijp zijn, niet worden verbreid. Het verhandelen van plantsoen uit besmette kweekerijen kan een snelle uitbreiding van *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. over een groot gebied tengevolge hebben. Een strenge contrôle van de boomkweekerijen is daarom noodzakelijk.

11. Het is waarschijnlijker, dat *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. op zieke Douglasplanten uit Duitschland naar Nederland is gekomen, dan dat haar verspreiding in tegengestelde richting heeft plaats gehad.

12. Het uitroeien van de ziekte is practisch onmogelijk tengevolge

van de aanwezigheid van slechts in zeer geringe mate aangetaste boomen, die moeilijk op te sporen zijn.

13. Resistente individuen, zoowel als meer of minder immune boomen komen voor bij de beide soorten van Douglas, *Pseudotsuga Douglasii* Carr. en *Ps. glauca* Mayr en ook bij de intermediaire vormen.

14. De reactietypen, in welke de mate van immuniteit tot uitdrukking komt, kunnen tot vijf groepen gebracht worden.

15. De meeste resistente boomen zijn bij den kustvorm, *Pseudotsuga Douglasii* Carr. te vinden. Jonge planten van deze soort zijn echter, tengevolge van opzettelijke besmetting in hun tweede jaar, tot een hoog percentage ziek geworden.

DEUTSCHER AUSZUG.

Die Entdeckung von *Rhabdocline Pseudotsugae* Sydow auf dem europäischen Festlande veranlasste die deutsche (13) und französische (24) Regierung zu einem Einfuhrverbot von Pflanzen und Pflanzenteilen verschiedener Koniferenarten.

Die auch in Holland entdeckte Nadelkrankheit der Douglasfichte verdient also ein besonderes Interesse, nicht nur weil es sich um eine so viel versprechende Holzart in der holländischen Forstwirtschaft handelt, sondern auch weil indirect holländische Baumschulen in ihrem Export dadurch getroffen worden sind.

Eingehende Untersuchungen über den Parasiten und die durch ihn verursachte Krankheit waren daher wohl erwünscht.

I. TEIL.

MYKOLOGISCHES.

§ 1. *Einleitung.*

Rhabdocline Pseudotsugae Sydow ist ein typischer Nadelparasit, der von WEIR (107) in Nord-Amerika entdeckt wurde. Der Pilz ist bisher nur auf Douglasien gefunden [1]). Zwar hat DAVIS (11) einige Discomyceten beschrieben, deren Fruchtkörper ähnlich gebaut sind, wie die Apothecien von *Rhabdocline Pseudotsugae* (*Phacidium planum* auf *Pinus Strobus, Ph. expansum* auf *Picea mariana* und *Ph. balsameae* auf *Abies balsamea*) Obwohl diese Pilze mit Rhabdocline nahe verwandt sind, sind sie doch sicher nicht mit *Rh. Pseudotsugae* Sydow identisch.

Rhabdocline Pseudotsugae hat den Charakter eines obligaten Parasiten. Es war nicht möglich, den Pilz auf künstlichen Nährböden zu züchten, weder aus seinen Ascosporen, noch aus kranken Nadeln.

Dr. PLASSMANN, Hann.-Münden, war so liebenswürdig, mir eine seiner Reinkulturen von *Rh. Pseudotsugae* Sydow zukommen zu lassen. Der Pilz in dieser Kultur wuchs bei meinen Versuchen sehr leicht sowohl auf saurem, wie auch auf alkalischem Nährboden. Ich muss daher bezweifeln, dass PLASSMANN wirklich *Rhabdocline Pseudotsugae* in Kultur gebracht hat.

Übrigens beweist auch die ganze Lebensweise des Pilzes in den

[1]). Eine Mitteilung von SCHUPHAN (83) über das Vorkommen von Rhabdocline auf *Abies pinsapo* und *A. nobilis* in Holland ist sehr zu Recht durch VAN POETEREN widerlegt (75).

Nadeln der Douglasfichte einen so hoch entwickelten Parasitismus, dass das Misslingen der Reinkultur uns nicht wundernehmen kann.

§ 2. *Die Keimung der Ascosporen.*

Das Verhalten der Ascosporen von *Rh. Pseudotsugae* bei der Keimung in sterilen Wassertropfen wurde schon von M. WILSON und M. J. F. WILSON (109) beschrieben. Auch bei meinen Versuchen auf verschiedenen Nährböden trat erst Zwei- (oder ausnahmsweise Drei-) teilung der meistens einzelligen, hyalinen Sporen auf (Abb. 3 und 4). Eine der Zellen wird grösser als die andere, bekommt eine dunkelbraune bis schwarze Wand und bildet einen anfangs hyalinen Keimschlauch, der sich ebenfalls dunkel färben kann.

Auch in der Natur findet die Zweiteilung und Dunkelfärbung einer Zelle statt, wie man auf jungen diesjährigen Nadeln von schon im vorigen Jahre kranken Bäumen leicht feststellen kann (Abb. 5 und 6). Die Anwesenheit von keimkräftigen Ascosporen wurde im letzten Frühjahr schon Anfang Mai vor dem Austreiben der Douglasien konstatiert. Die Tätigkeit der Apotheciën kann ungefähr sieben Wochen dauern. Noch am 22. Juni dieses Jahres wurden in der Nähe von kranken Douglasien auf Wasseragar in Petrischalen Ascosporen aus der Luft aufgefangen.

§ 3. *Die Infektion der Nadeln.*

Keimschläuche sind an der Nadeloberfläche in der Natur nicht gefunden. Die Schläuche bohren sich durch die Kutikula und Aussenwand der jungen Epidermiszellen direct an der Stelle, wo die Ascosporen infolge ihrer gelatinösen Hülle festkleben. Das Eindringen macht den Eindruck eines mechanischen Prozesses, wie das auch von anderen Pilzparasiten bekannt ist. Die Hyphe bildet in der Kutikula und Wand der Epidermiszellen nur einen sehr schmalen Fortsatz, schwillt aber an der Innenseite der Wand sofort zu ihrer normalen Breite an (Abb. 7 und 8). Auch beim weiteren Wachstum aus den Epidermiszellen in das Chlorenchym wiederholt sich dieser Vorgang bei jeder Wand (Abb. 9 und 10). Die Infektion findet sowohl an

der Unterseite der Nadeln, als auch an deren Oberseite statt. Ein Eindringen durch Stomata wurde in zahlreichen Praeparaten nie gefunden.

§ 4. *Das intrazelluläre Myzelium.*

Bis in den Winter nach der Infektion wächst der Pilz nur intrazellulär. Das intrazelluläre Myzelium besteht aus kurzen Zellen, die verhältnismässig breit sind und eine dicke Wand haben. Wo zwei Zellen aneinander stossen, befindet sich meistens eine Einschnürung. Das Myzel enthält eine fettartige Masse. Die Hyphen wachsen an der Innenseite der Zellwand entlang, bleiben aber ausserhalb des wandständigen Protoplasmas, das sie in einer dünnen Schichte umgibt. Gegen den Winter zu schwellen die einzelnen Zellen auf, runden sich gegeneinander ab und drücken dabei den Protoplasten noch weiter nach Innen zu. Manche Zellen werden auf diese Weise beinahe vollständig mit Hyphen gefüllt (Abb. 11). Das intrazelluläre Myzelium bleibt ganz auf das Chlorenchym beschränkt. Es dringt nicht in die Zellen der Endodermis ein, obwohl es im Chlorenchym um den Centralzylinder herum wachsen kann von der Epidermis an der Oberseite der Nadeln bis zur Unterseite und umgekehrt.

§ 5. *Das interzelluläre Myzelium.*

Im Laufe des Winters tritt eine Nekrose und Braunfärbung der infizierten Nadelteile auf. Erst nach diesem Vorgang entwickelt sich ein interzelluläres Myzelium. Dieses besteht aus schmalen Hyphen, die aus dem breiten intrazellulären Myzel durch die Zellwände hindurch in die Interzellularen wachsen.

Während das interzelluläre Myzel sich bildet, verschwindet die fettartige Substanz aus den intrazellulären Hyphen. Am Rande der nekrotischen Flecken kommen auch nach dem Winter noch lebende Chlorenchymzellen mit intrazellulärem Myzel vor, das auch dann noch Fett enthält.

Nach der Nekrose wachsen auch dünne Hyphen in die Endodermis, deren Zellen gänzlich damit gefüllt werden, soweit sie an den nekrotischen Teil des Chlorenchyms grenzen. Im Centralzylinder wurde niemals Myzelium gefunden.

§ 6. *Die Fruchtkörper.*

Das interzelluläre Myzel verdichtet sich zu einer stromatischen Masse an der Unterseite der Nadeln unter den Stomata. Die Atemhöhlen werden ganz von vollkommen hyalinen Hyphen gefüllt. Ausnahmsweise findet die Bildung von Fruchtkörpern auch an der Oberseite statt. Unter der Epidermis werden im Laufe des Aprils auf dem Stroma die Apothecien gebildet. Zwischen Stroma und Hymenium befindet sich häufig ein sehr reduziertes Excipulum, das ebenfalls aus vollkommen hyalinen Hyphen besteht. In vielen Fällen fehlt allerdings das Excipulum ganz und ist auch das Stroma sehr reduziert. Das Hymenium besteht aus Asci und Paraphysen. Erst werden zentrifugal die Paraphysen angelegt (Abb. 12). Zwischen ihnen kommen dann die Asci zur Entwicklung (Abb. 13).

Am Rande der Fruchtkörper befinden sich Paraphysen.

Durch das Wachstum des Hymeniums wölbt sich die Epidermis und wird am oberen und unteren Rande der Apotheciën zerrissen. In der Längsrichtung der Nadeln zerreisst die Epidermis mitten über dem Apothecium oder an einer Seite oder an beiden.

Bei genügender Feuchtigkeit schwillt das Hymenium auf und ragt aus der Nadel hervor. (Abb. 1, 14, 15 und 16).

§ 7. *Die Möglichkeit des Auftretens einer Nebenfruchtform von Rhabdocline Pseudotsugae mit Bemerkungen über ähnliche Fälle bei Baumkrankheiten.*

Sydow (91 : 215) hat auch eine Fruchtform beschrieben, die er für das imperfekte Stadium von *Rhabdocline Pseudotsugae* hält, nämlich *Rhabdogloeum Pseudotsugae*. Es sind dies Acervuli, die auf ähnlichen nekrotischen Flekken entstehen, wie die Apothecien von *Rhabdocline Pseudotsugae*.

Dank der Liebenswürdigkeit von Herrn H. Sydow war es mir möglich, *Rhabdogloeum* an seinem ursprünglichen Material zu untersuchen. An der Nadel, die ich untersucht habe, waren unterseits und oberseits einige Acervuli entwickelt und gleich neben einem Acervulus an der Unterseite ein Apothecium von *Rhabdocline Pseudotsugae* (Abb. 17—21).

Nach den Befunden zu urteilen, handelt es sich auch bei *Rhabdogloeum Pseudotsugae* um Fruchtkörper, die erst nach dem Winter im zweiten Lebensjahre der Nadeln gebildet werden. WILSON und Mitarbeiter (109 : 39) erwähnen auch eine Conidienbildung, die nach ihnen in Amerika schon im Juli nach der Infektion konstatiert worden ist. Soweit unsere Kenntnis von *Rhabdocline Pseudotsugae* bisher reicht, ist eine derartig frühe Bildung von Fruchtkörpern ausgeschlossen. Vermutlich ist hier an *Rhabdogloeum Pseudotsugae* Sydow gedacht; das Material ist nämlich am 1 Juli 1917 gesammelt worden.

Obwohl die beiden Fruchtformen sich auf gleichartigen nekrotischen Flecken entwickeln und auch einander im Baue ähnlich sind, ja sogar einige Sporenträger und Conidien van Rhabdogloeum seitlich vom Hymenium des Apotheciums von Rhabdocline, das ich in einem Praeparat von *Rhabdogloeum Pseudotsugae* fand, vorkommen, kann man ihre Zusammengehörigkeit nicht ohne Weiteres annehmen.

Weder in Schottland, noch in einem der anderen Fälle, wo man *Rhabdocline Pseudotsugae* in Europa gefunden hat, und auch nicht in Holland, ist bisher *Rhabdogloeum Pseudotsugae* gefunden. Ausserdem aber fehlt der experimentelle Beweis für die Zusammenhörigkeit.

Die Fälle, in denen durch Kulturversuche vermeintliche Zusammenhänge verschiedener Fruchtformen für falsch befunden wurden, mahnen zur Vorsicht in unserem Falle.

Sehr typierend ist in dieser Beziehung der Fall von *Brunchorstia destruens* Erikss. Jahrzehnte lang hat man in der Literatur allgemein *Brunchorstia destruens* für die imperfekte Form von *Cenangium Abietis* (Pers.) Rehm gehalten, und zwar auf Crund einer Arbeit von SCHWARZ (84). SCHWARZ basiert seine Meinung ausschliesslich auf der grossen Übereinstimmung der Krankheitssymptome, die von *Cenangium Abietis* und *Brunchorstia destruens* verursacht werden. Er teilt ausdrücklich mit, dass er die beiden Fruchtformen nie zusammen fand. Die Übereinstimmung des Krankheitsbildes kann aber unmöglich zu einem derartigen Schluss führen. Man braucht nur an die Verwelkungskrankheiten mit so verschiedenen Pilzparasiten als Ursache zu denken, um das einzusehen. *Verticillium* sp. verursacht bei der Ulme Erscheinungen, die im grossen und ganzen übereinstimmen mit den Erscheinungen, die von *Ceratostomella*

Ulmi Buisman (*Graphium Ulmi* Schwarz) hervorgerufen werden.

Die Folge der Annahme von SCHWARZ ist z. B., dass LIESE (52, 53), einige Male über *Cenangium Abietis* schreibt, während er an den Kiefern, die er beobachtete, nur Pycniden von *Brunchorstia destruens* fand.

JÖRSTAD (43), der übrigens später seinen Standpunkt geändert hat (44), schrieb noch im Jahre 1925, dass die Zusammengehörigkeit von *Cenangium Abietis* und *Brunchorstia destruens*, genau genommen, zwar nicht bewiesen sei, aber ihm doch so wahrscheinlich vorkomme, dass er nicht daran zweifeln könne. Um nun den Widerspruch, der in dem isolierten Vorkommen der beiden Fruchtformen besteht, zu erklären, nahm JÖRSTAD an, dass im Laufe der Zeit mehrere Rassen von *Cenangium Abietis* entstanden seien, von denen eine nur noch Apothecien und keine Pykniden mehr bilden könne, die andere dagegen umgekehrt nur noch Pykniden bilde und das Vermögen, Apothecien zu produzieren, verloren habe.

LAGERBERG (47) hat auf *Picea excelsa* die Pykniden von *Brunchorstia destruens* gefunden zusammen mit Apothecien, die er als neue Art von dem Geschlecht *Crumenula* beschrieben hat (*Cr. abietina*) und von denen er annahm, dass sie beide zu e i n e m Pilz gehörten. Das Vorkommen auf demselben Substrat ist aber auch noch kein genügender Grund, um die Zusammengehörigkeit von zwei Fruchtformen zu beweisen. *Darluca* sp. kommen mitten in Uredolagern von Rostpilzen vor. U.a. fand ich diesen Pilz auch in den Uredolagern von *Puccinia mirabilissima* auf *Mahonia aquifolia*. Durch Kulturversuche mit *Brunchorstia destruens* und *Cenangium Abietis* aus Einzelsporen kann man sich überzeugen, dass die beiden sicher nicht zusammengehören. Das Bild der Kulturen bei meinen Versuchen war an sich schon sehr verschieden, aber ausserdem entstanden in den Kulturen von *Brunchorstia destruens* nach einigen Monaten regelmässig die typischen Pykniden, die auch bei jahrelanger Beobachtung in den Kulturen von *Cenangium Abietis* nicht gebildet wurden; wohl kamen in meinen Kulturen von *Cenangium Abietis* einige Male Apothecien zur Entwickelung.

Aus den Versuchen von JÖRGENSEN (42) geht nun unzweideutig hervor, dass *Crumenula abietina* LAGERBERG wirklich das perfekte Stadium von *Brunchorstia destruens* darstellt.

Auf diese Weise ist eine ziemlich allgemein verbreitete Meinung endgültig beseitigt, nachdem sie Jahrzehnte lang im Schrifttum bestanden hat.

Man muss jedenfalls auch bezüglich *Rhabdogloeum* Syd. den definitiven Beweis einer Zusammengehörigkeit mit *Rhabdocline Pseudotsugae* Syd. abwarten, obwohl die Beobachtungen diese Möglichkeit nicht ausschliessen.

§ 8. *Die systematische Stellung.*

WEIR (107) zweifelte, ob der Pilz, den er entdeckt hatte, zu den *Phacidiaceae* gestellt werden müsste oder zu den *Stictidaceae*, entschied sich aber vorläufig für die letztgenannte Familie.

SYDOW (91), dem wir eine ausführliche Beschreibung der Apothecien verdanken, hielt den Pilz für den Vertreter einer neuen Gattung der *Phacidiaceae*, die er *Rhabdocline* nannte mit einer Art *Rh. Pseudotsugae*.

CLEMENTS und SHEAR (9) sind der Meinung, dass *Rhabdocline Pseudotsugae* gar keine neue Gattung darstellt, sondern, nach der Beschreibung von SYDOW zu urteilen, zu *Phacidium* gehört.

Ein Vergleich mit der Beschreibung und mit Abbildungen von *Phacidium lacerum*, das als Typus der Gattung gilt, zeigt ohne Zweifel, dass *Rhabdocline* kein *Phacidium* ist (Abb. 22 und 23). Die Apothecien von Rhabdocline sind von Anfang an ganz frei von der Epidermis, während bei *Phacidium lacerum* nach der bisherigen Auffassung das Excipulum — nach der neueren Auffassung von NANNFELDT (70) das Stroma, in dem das Apothecium von *Phacidium lacerum* angelegt wird — über dem Hymenium stark entwickelt und mit der Epidermis der Kiefernnadeln verwachsen ist.

CLEMENTS und SHEAR haben sich wahrscheinlich nur an die Beschreibung von SYDOW gehalten und den Pilz selbst nicht noch speziell untersucht. In dieser Beschreibung wird aber besonders durch die Stelle: „an den Seiten von den fest anhaftenden Lappen der Oberhaut bedeckt, daher gleichsam hysteriumartig" und „seitlich ist das Gewebe der Basis mit der Epidermisinnenwand fest verwachsen, von mehr oder weniger deutlich faserig zelliger Beschaffenheit und reicht bis zum oberen Rande des Fruchtkörpers hinauf"

der Eindruck erweckt, als sei das Apothecium von Rhabdocline nicht vollkommen nackt, wie es in Wirklichkeit der Fall ist. An Nadelquerschnitten bekommt man auch häufig den Eindruck, wie er von SYDOW beschrieben wird (Abb. 15). Aber an Längsschnitten durch Nadeln mit Apothecien kann man besser sehen, dass die Fruchtkörper vollkommen frei von der Epidermis sind (Abb. 14 und 22). Auch an dem ursprünglichen Material von *Rhabdocline Pseudotsugae*, das ich der Liebenswürdigkeit von Herrn H. SYDOW, Berlin, verdanke, sind die Apothecien frei, wie an den Mikrophotographien sichtbar ist. (Abb. 24, 25). Das amerikanische Material stimmt auch sonst ganz mit dem Material aus Holland überein. Auch in der Reaktion der Ascen auf Jodium unterscheidet sich *Rhabdocline Pseudotsugae* von *Phacidium lacerum*. Der Porus von *Ph. lacerum* wird blau, bei Rh. Pseudotsugae tritt gar keine Blaufärbung auf. Wenn man versucht, Rhabdocline zu bestimmen mit Hilfe des Buches von CLEMENTS und SHEAR, kommt man sicher nicht auf *Phacidium*. Der Pilz ist aber nicht nur kein Phacidium, er kann auch nicht zu den *Phacidiaceae* gerechnet werden.

Das stromaartige Hyphengeflecht und, wenn vorhanden, das reduzierte Excipulum sind vollkommen hyalin.

Demnach müsste man den Pilz zu den *Stictidaceae* rechnen, wie auch WEIR angenommen hat, da bei der Unterscheidung von *Phacidiaceae* und *Stictidaceae* die Farbe der Apothecien ein wichtiges Kriterium ist.

Die Beschreibung der *Eustictidaceae* von CLEMENTS und SHEAR passt auch auf *Rhabdocline Pseudotsugae*.

Bei der Auffassung von NANNFELDT (70 : 72) über den Bau der *Phacidiaceae*, dass die „Apothecien in einem (öfters linsenförmigen) aussen fast schwarzen, oft kohlig spröden Stroma entwickelt werden, kann man Rhabdocline sicher nicht zu dieser Familie rechnen.

Da NANNFELDT die *Stictidaceae* ganz aufhebt und die bisherigen Mitglieder dieser Familie anderen Gruppen zuteilt, ist es schwierig, die Stellung von Rhabdocline im System zu bestimmen.

Wahrscheinlich wird es möglich sein, den Pilz met den oben erwähnten von DAVIS (11) beschriebenen Discomyceten in eine besondere Familie zusammenzustellen, wie NANNFELDT es annimmt.

II. TEIL

DIE KRANKHEIT, DIE RHABDOCLINE PSEUDOTSUGAE SYDOW VERURSACHT.

§ 1. *Literatur.*

WEIR (107)beschreibt den Verlauf der Krankheit, ohne auf die anatomisch-mikroskopischen Veränderungen in den Nadeln einzugehen; er unterscheidet aber doch die Gelbfärbung der infizierten Flecken vor dem Winter, die nach ihm zuerst an der Unterseite der Nadeln sichtbar wird, von der Braunfärbung im nächsten Frühjahr. Nach M. WILSON und M. J. F. WILSON (109) wächst nach der Infektion in den Nadeln ein farbloses mehrzelliges Myzel. Die Zellen der infizierten Zone sterben ab, ihr Inhalt wird braungefärbt. Auffallend ist dabei die Abnahme der Stärke in den infizierten Zellen.

§ 2. *Äussere Symptome an den kranken Nadeln.*

Ende Juli und im August fallen kranke Bäume durch ihre gelbgrüne Farbe schon van weitem auf. Die Nadeln der letztjährigen Triebe haben dann zahlreiche gelbgrüne Flecken zwischen den normal grünen Teilen. Die Verfärbung kann oberseits und unterseits der Nadeln beginnen, ist aber oberseits meistens viel auffallender. Im Laufe des Winters werden die gelbgrünen Flecken nekrotisch und braun, während nicht infizierte Teile ihre normal grüne Farbe behalten (Abb. 26). Die Flecken sind scharf begrenzt; am Rande sind sie von einer schmalen, gelbgrünen Zone umgeben.

WILSON und Mitarbeiter (109, 6) erwähnen keine verschiedenen Stadien bei dem Krankheitverlauf, nach ihnen tötet das Myzel nach

der Infektion die Wirtszellen, wobei die Stärke durch den Pilz verbraucht wird.

Die braunen Flecken können so zahlreich sein, dass nur ganz kleine Stückchen der Nadeln noch grün sind. Auf den Flecken entstehen im Laufe des Aprils meist unterseits der Nadeln die Apothecien. Nach dem Reifen der Fruchtkörper fallen die Nadeln ab. Inzwischen sind die Ascosporen in die Luft geschleudert und zum Teil auf junge Nadeln gekommen. Die Zeit der Infektion hängt ab von der Entwicklung der Apothecien und vom Austreiben der Douglasien, die beide vom Wetter beeinflusst werden.

Man kann schon im ersten Sommer feststellen, ob die Bäume krank sind, typischer ist das Krankheitsbild, wenn die Nekrose stattgefunden hat.

Da die infizierten Nadeln im nächsten Frühjahre abfallen, kann man an kranken Bäumen feststellen, wie lange die Krankheit aufgetreten ist, wenigstens wenn einer oder mehrere der älteren Jahrgänge der Nadeln noch am Baum sitzen. So ist es möglich, an den in Abb. 29 abgebildeten Zweigen zu konstatieren, dass in diesem Falle Rhabdocline schon im Jahre 1926 Nadeln infiziert hat.

Die Folgen der Krankheit werden illustriert durch Abb. 30 und 31. Die Abnahme der Jahrringbreite ist noch auffallender als die Abnahme der Länge der Jahrestriebe.

In Amerika wechseln Perioden von geringerem Befall ab mit solchen von heftigem Auftreten der Krankheit.

Die Krankheit ist noch zu kurze Zeit in unserem Lande beobachtet worden, um die Folgen endgültig beurteilen zu können. Bisher ist aber eher eine Zunahme als Abnahme zu finden.

Da die Nadeln an Johannistrieben frei von *Rhabdocline Pseudotsugae* blieben (Vergleiche hierüber § 6 des IIten Teiles), ist es nicht unmöglich, dass kranke Bäume, die Johannistriebe bilden können, länger am Leben bleiben.

§ 3. *Anatomisch pathologische Veränderungen in den Nadeln.*

Der mikroskopisch anatomische Befund beweist, dass man bei dem Verlauf der Krankheit zwei deutlich verschiedene Stadien unter-

scheiden muss. Das erste Stadium dauert bis in den Winter, das zweite fängt an mit dem Auftreten der Nekrose und der Braunfärbung; es dauert bis zum Nadelfall. Die Beschreibung von WILSON bezieht sich nur auf das zweite Stadium.

Wie verhalten sich aber die infizierten Nadeln während des ersten Stadiums der Krankheit?

Nach der Infektion wächst das Myzel ausschliesslich intrazellulär d.h. innerhalb der Zellwände, aber ausserhalb der Protoplasten. Diese Art des Wachsens wird sehr deutlich, wenn man Nadeln kurz nach dem Auftreten der Nekrose untersucht. Das Myzel befindet sich dann noch in seiner ursprünglichen Lage an der Zellwand, das Protoplasma hat sich davon zurückgezogen und ist in der Form, wie es um die Hyphen lag, fixiert.

Bei einer anfälligen Douglasfichte bleiben während des ersten Stadiums die Wirtszellen am Leben trotz der Anwesenheit des Parasiten in ihnen.

Aus der gelbgrünen Verfärbung kann man wohl ableiten, dass bestimmte Veränderungen eingetreten sind, zu einem Absterben der Zellen kommt es aber vor dem Winter nicht. Das wurde festgestellt durch die Fähigkeit ihrer Chloroplasten, um Stärke zu bilden, und die Plasmolyse ihrer Protoplasten.

Erst während des Winters tritt eine Veränderung in diesem Zustande ein. In einem bestimmten Falle wurde am 16. Januar an den Nadeln einer grossen Anzahl von kranken Douglasien das erste Stadium festgestellt, am 16. Februar war bei denselben Bäumen die typische Nekrose zu sehen. Material, das an den beiden Daten fixiert war, wurde mikroskopisch untersucht. Am 16. Januar war ausschliesslich intrazelluläres Myzelium zu finden und von einem Absterben der Chlorenchymzellen nichts zu bemerken, auch die Endodermis war gänzlich frei von Hyphen. Am 16. Februar waren die stark infizierten Wirtszellen abgestorben und ihr Inhalt braun gefärbt. Der Beginn des interzellulären Myzels und auch die ersten Anfänge van Hyphen in der Endodermis waren an verschiedenen Stellen zu sehen.

Wie kommt es nun, dass einerseits Monate lang der Parasit in den Wirtszellen wächst, ohne dass dieselben absterben, andrerseits so plötzlich ein Absterben stattfindet?

In diesem Zusammenhange muss näher eingegangen werden auf die Veränderungen, die in den verschiedenen Jahreszeiten in den Nadeln auftreten.

Am auffallendsten ist der Unterschied in ihrem Gehalt an Stärke. Stärke ist während der Monate November, Dezember und Januar in den Nadeln nicht oder nur in äusserst geringen Mengen zu finden. Während der Vegetationsperiode wechselt der Gehalt an Stärke. Im März, April und Anfang Mai bis zum Austreiben der Bäume ist die Stärkemenge maximal. Dass nun WILSON, nach dessen Auffassung der Pilz die Stärke verbraucht, in den infizierten Nadelteilen keine Stärke gefunden hat, hat seinen Grund in dem Absterben der Wirtszellen im Winter. Dann ist keine Stärke in ihnen zu finden. In den abgestorbenen Zellen wird natürlich keine Stärke mehr gebildet, während sich in den gesunden Teilen der Nadeln im Frühjahr eine grosse Menge von Stärke anhäuft, genau so wie es in normalen, gesunden Nadeln auch geschieht.

Es erwächst die Aufgabe, nach einem Zusammenhange zwischen der minimalen Menge an organischen Stoffen in den Nadeln während des Winters und dem Absterben der infizierten Zellen zu suchen. Es könnte sein, dass während des ersten Stadiums genug Nährstoffe für die beiden Konkurrenten, Pilz und Wirtszellen, da sind, dass im Winter dagegen die Wirtszellen verhungeren.

Es ist schon lange in der Literatur bekannt, dass Nadeln der Koniferenarten, u.a. auch von Pseudotsuga (45), in Gegenden mit mehr oder weniger strengen Wintern eine nach der Jahreszeit wechselnde Stärkemenge enthalten.

Über die Ursache dieser Unterschiede besonders betreffs des Verschwindens der Stärke im Winter und des Wiedererscheinens im Frühjahr bestehen bestimmte Auffassungen.

LIDFORSS (50, 51) hält den Vorgang in den Nadeln für analog mit der bekannten Erscheinung in Fettbäumen. Nach dieser Auffassung findet eine Umsetzung von organischen Stoffen statt, die am Anfang des Winters als Reservematerial da sind. Die Stärkebildung, die im Frühjahr zu finden ist, wäre nur eine Rückbildung aus organischen Stoffen, die während des Winters in löslicher Form da waren.

Auf Grund einiger Versuche, bei denen im Winter Stärkebildung

bei höherer Temperatur (im Laboratorium) wohl auftrat, wenn Nadeln oder Zweige von Douglasfichten von draussen in eine Lösung von Glukose gestellt wurden, bei denen dagegen die Stärkebildung unterblieb, wenn Nadeln und Zweige in Wasser gestellt wurden, muss man schliessen, dass während der Wintermonate die Menge an organischem Material überhaupt zu gering ist zu einer Stärkebildung. Das Gleichgewicht Zucker ⇄ Stärke wird ja ausserdem noch durch tiefe Temperatur verschoben in der Richtung der Stärkelösung (10). Die maximale Stärkemenge im Frühjahr entsteht infolge starker Photosynthese bei minimalem Verbrauch durch die Bäume.

Obwohl also wirklich die Menge organischer Stoffe im Winter sehr gering ist und deswegen ein Hungertod der parasitierten Zellen in den kranken Nadeln nicht ausgeschlossen zu sein brauchte, ist doch die Ursache der Nekrose und Braunfärbung der von Rhabdocline infizierten Nadelteile der Frost.

Die typische Nekrose tritt nicht auf, wenn kranke Bäume vor Frost geschützt werden. Bei Bäumen in einem warmen Gewächshaus entsteht die Nekrose auch nicht, wenn durch Verdunkelung die Menge organischer Stoffe herabgesetzt wird. Dagegen entstehen die braunen Flecke sogar schon im ersten Sommer, wenn man Zweige auf 5—10° C. unter Null abkühlt. Auch die Bildung von interzellulärem Myzel kann dabei einsetzen. Nur war es bisher nicht möglich, die Bildung der Apothecien dadurch zu erzielen, weil die Nadeln an den abgekühlten Zweigen zu schnell abfallen. Versuche mit jungen, künstlich infizierten Pflanzen sind noch nicht abgeschlossen.

Das Absterben der parasitierten Zellen in den Nadeln beruht nicht auf einer direkten Wirkung des Parasiten, sondern ist nur eine indirekte Folge seiner Anwesenheit. Die gesunden Zellen können die tiefen Wintertemperaturen vertragen, die Zellen mit Rhabdocline aber nicht. Da an den kranken Douglasien im Gewächshaus auch nach zwei Wintern keine Apothecien entstanden sind, muss man zu dem Schluss kommen, dass *Rhabdocline Pseudotsugae* sich nur in Gegenden behaupten kann, wo eine gewisse niedrige Wintertemperatur vorkommt. Auch an abgefallenen Nadeln derselben Bäume, die feucht und warm gehalten wurden, entstanden keine Apothecien.

§ 4. *Das Abfallen der Nadeln.*

Nach WEIR (107) fallen kranke Nadeln ab während des ganzen Jahres und hängt früheres Abfallen zusammen mit stärkerer Infektion. BROWN (6) bringt das im Vergleich zu gesunden frühzeitige Abfallen kranker Nadeln in Zusammenhang mit ihrem viel grösseren Wasserverlust. Die kranken Nadeln enthalten ungefähr die gleiche Menge Wasser wie gesunde Nadeln der ältesten Jahrgänge, die schliesslich auch abfallen.

Irgend eine Einwirkung durch den Pilz auf die wasserleitenden Elemente im Zentralzylinder fand er nicht; auch hält er eine toxische Wirkung durch den Pilz für unwahrscheinlich, weil bei den schwerkranken Bäumen die Einwirkung des Pilzes so streng auf die Flecken lokalisiert ist und die Teile ohne Myzel zwischen den Flecken vollkommen normal bleiben.

Das trifft nun allerdings nur zu bei sehr anfälligen Bäumen. Man darf das aber nicht verallgemeinern.

Es kommen Exemplare vor, deren Nadeln so schwer infiziert sind, dass man im Frühjahr nur einzelne, ganz kleine, normal grüne, gesunde Teile zwischen den vielen nekrotischen Flecken sehen kann. Bei diesen Bäumen bleiben die infizierten Nadeln bis nach der Reife der Apothecien fest an den Zweigen sitzen. Auch gibt es Douglasien, deren Nadeln eine sehr viel geringere Anzahl Infektionsstellen aufweisen, deren Nadeln aber genau so lang und teilweise noch länger am Baum bleiben und auch bei Schütteln nicht abfallen. Die Nadeln fallen schliesslich auch ab, genau so wie bei den erstgenannten.

In anderen Fällen aber tritt ein Abfallen eines Teiles der Nadeln schon während des ersten Nachsommers auf und dauert weiter bis zum nächsten Frühjahr. Zu einem Teil sind dies Bäume, in deren Nadeln Rhabdocline sich gut entwickeln kann. Nach einiger Zeit werden die Nadeln aber von der Spitze her braun und fallen ab, ohne dass es zu einer Fruchtkörperbildung kommt. Bei anderen Individuen bleibt der Pilz in seiner Entwicklung gehemmt. Ein grosser Teil der Nadeln verfärbt sich aber gelblich weiss und fällt schon einige Monate nach der Infektion ab. Von einem Einfluss des Myzels, vor allem unter den Stomata, auf den Wasserverlust, den

BROWN auch zur Erklärung des Abfallens heranziehen will, kann hier nicht die Rede sein. Interzelluläres Myzel kommt nämlich hierbei gar nicht zur Entwicklung, und auch die Menge des intrazellulären Myzels ist äusserst gering. An dem Rest der Nadeln, der den Winter über an den Zweigen sitzen bleibt, sind schon im Herbst kleine nekrotische Flecken sichtbar mit einem ausgedehnten chlorotischen Hof. Die typische Frostnekrose tritt im nächsten Frühjahr nicht auf, und Apothecien werden nicht gebildet.

Eine andere Art des Abfallens tritt bei manchen Bäumen und besonders auffallend bei erkrankten Küstendouglasien auf. Dabei kommen Nadeln mit nur einer Infektionsstelle vor, die vor der Reife des Apotheciums auf dieser Stelle normal grün bleiben bis auf den infizierten Fleck. Nach der Reife des Apotheciums aber setzt plötzlich eine Gelb- bis Weissfärbung der ganzen Nadel ein, die dann abfällt.

Bei bestimmten Reaktionstypen tritt also eine toxische Wirkung des Pilzes nicht, bei anderen dagegen deutlich zu Tage.

§ 5. *Geographische Verbreitung.*

Rhabdocline Pseudotsugae ist gefunden in Amerika und Europa.

In Amerika kommt der Pilz nach BOYCE (5) im ganzen Verbreitungsgebiet der Douglasfichte vor. In Europa wurde der Pilz erst in Schottland (109), dann in England (12) und schliesslich auch auf dem Festlande in Dänemark (20), Deutschland (29) und Holland (103) entdeckt. In Deutschland und Holland kam der Pilz schon einige Jahre vor, bevor man von seiner Anwesenheit etwas merkte.

In Holland ist das Vorkommen auf das Zentrum und den Osten des Landes beschränkt. Im Süden van Holland, wo sich unsere grossen Baumschulen befinden, ist Rhabdocline noch nicht gefunden. Überhaupt ist die Krankheit, mit einigen Ausnahmen von kleineren Baumschulen in der Nähe der Infektionsherde, in Baumschulen nicht konstatiert. Die grösste Ausbreitung hat der Pilz wohl auf der Veluwe.

In Deutschland liegen nach Rohde (80) die ältesten Fundorte in der Nähe der Elbemündung. Der Pilz ist dort schon viel weiter verbreitet, als man erst angenommen hat.

§ 6. *Die Art der Ausbreitung der Krankheit.*

Sehr allgemein wird die Ausbreitung der Krankheit der Verbreitung der Ascosporen durch den Wind zugeschrieben.

Von Geyr (30) war geneigt, auch Insecten, Vögeln und Flugzeugen einige Bedeutung bei der Ausbreitung zuzuschreiben.

Obwohl Fälle von Übertragung von Pilzkrankheiten durch Insekten vorkommen, ja vielleicht bei der Ulmenkrankheit die wichtigste Art der Verbreitung ist, und auch vereinzelte Fälle von Ausbreitung durch Vögel vorkommen mögen, kommen diese Arten für Rhabdocline practisch nicht in Frage. In Gegenteil ist die Möglichkeit, dass an Vögeln und Flugzeugen die Sporen nicht nur nicht kleben bleiben, sondern dann obendrein noch auf junge Nadeln von Douglasien kommen, so gering, dass man eher annehmen kann, dass Vögel und Flugzeuge durch das Auffangen der klebrigen Sporen diese verhindern, zur Infektion auf Douglasien zu kommen.

Wichtig für die Ausbreitung bei Rhabdocline ist, dass Apothecien auf abgefallenen Nadeln sehr bald ihre Tätigkeit einstellen. Kleine Johannistriebe an schwer kranken Douglasien bleiben frei von der Krankheit (Abb. 33 und 34). Jedenfalls sind also Ende Juli, Anfang August, wenn die zweiten Triebe von Douglasien sich entwickeln, die Apothecien auf den abgefallenen Nadeln unwirksam, und es schweben wahrscheinlich auch keine Sporen mehr in der Luft. Es ist also in unserem Falle ganz anders wie bei *Lophodermium Pinastri*, wo auf abgefallenen Nadeln noch Apothecien entstehen können und ausserdem die Apothecien Monate lang wirksam sein können. Eine Verbreitung von Lophodermium kann durch einzelne, abgefallene Nadeln stattfinden, die zufällig mittransportiert werden, bei Rhabdocline ist das unmöglich.

Die Verbreitung der Ascosporen durch den Wind ist daher die einzige Weise, wie die Krankheit sich ausbreiten kann. Bei der Aus breitung hat aber der Mensch, unbewusst, nachgeholfen und die Krankheit auch eingeführt in Gegenden, die auf natürlichem Wege nicht vom Pilz erreicht wären wegen natürlicher Hindernisse. Bei den heutigen Transportmitteln ist dazu keine Entfernung mehr zu gross.

Bei Rhabdocline ist das nur möglich durch Transport von lebenden kranken Pflanzen. Abgeschnittene Zweige kommen dabei nicht in Frage.

Gefährlich sind in dieser Beziehung aber nicht die schwerkranken Bäume. Diese sind sehr leicht zu erkennen, vor allem im Frühjahr, aber auch schon im Herbst; im Herbst kann auch eine schnelle mikroskopische Kontrolle der Nadeln bei dem Erkennen helfen.

Gefährlich sind vor allem die Bäume mit wenigen kranken Nadeln, und Bäume, die auch sonst von der Anwesenheit des Parasiten wenig verraten. Beides ist gerade bei der Küstendouglasie häufig der Fall. Dabei ist es für ungeübte Augen sehr schwer festzustellen, ob die Bäume gesund oder krank sind.

Bezüglich der Verbreitung der Sporen in der Luft sind Versuche angestellt, wobei die Sporen unter oder in der Nähe von kranken Bäumen aufgefangen wurden in Petrischalen auf sterilem Wasseragar.

Es stellte sich heraus, dass bei trockenem Wetter, wenn die Apothecien eingeschrumpft waren, keine Sporen aufgefangen wurden. Auch bei Beginn von Regenschauern kamen sogar mit den Regentropfen keine Ascosporen auf den Agar.

Nur wenn es eine geraume Zeit geregnet hatte und in der feuchten Luft die Apothecien, aufgeschwollen, mit dem Hymenium aus den Nadeln hervorragten, wurden Sporen aufgefangen.

Die meisten Sporen sind also während des Regens und kurz nachher in der Luft.

Wie weit sie transportiert werden können, ist nicht festgestellt. Sehr wahrscheinlich wird aber ein grosser Teil gleich mit den Regentropfen wieder zur Erde fallen. Dass die Sporen solche grosse Höhe erreichen, wie von anderen Pilzsporen, vor allen Uredosporen oder Aecidiosporen von Rostpilzen, festgestellt ist, ist sehr unwahrscheinlich, da sie nicht trocken, sondern, mit einer feuchten Schleimhülle umgeben, in die Luft geschleudert werden.

§ 7. *Bekämpfung der Krankheit und Massregeln gegen eine weitere Ausbreitung.*

Dänemark (19) erliess ein Einfuhrverbot für Douglaspflanzen und Pflanzenteile.

In Deutschland hat VON TUBEUF (93, 95) schon seit 1904 für ein Reichspflanzenschutzgesetz seine Stimme erhoben. Erst nach der Entdeckung von Rhabdocline hat Deutschland (13) und nach ihm Frankreich (24) die Einfuhr verboten nicht nur von Douglasien, sondern auch von Abies, Picea, Pinus und Tsuga. Andere Koniferen können unter gewissen Bedingungen zugelassen werden.

Ohne jede Frage ist ein Einfuhrverbot von Douglasien zweckmässig gegen weitere Einfuhr, obwohl man sowohl in Dänemark als auch in Deutschland zu spät damit gekommen ist. Das Ausrotten der Krankheit ist sehr problematisch. In England und Schottland hat man es ohne Erfolg versucht. Ausserdem müssten verschiedene benachbarte Länder gemeinschaftlich vorgehen.

Auf Grund der Biologie von *Rhabdocline Pseudotsugae* muss es aber als vollkommen überflüssig bezeichnet werden, die Einfuhr von *Abies, Picea, Pinus* und *Tsuga* zu verbieten, wenn man das Verbot nur gegen die Douglaskrankheit richtet. Etwas anderes ist es natürlich, wenn man die Massregeln auch trifft mit Rücksicht auf eventuelle andere Krankheiten der genannten Koniferenarten.

Eine Bespritzung oder Bestäubung mit fungiciden Mitteln mag für Baumschulen und event. Parks oder Gärten einige Bedeutung haben. Im Forstbetrieb kommt aus oekonomischen Gründen eine derartige Bekämpfung nicht in Frage.

Das Verbrennen der kranken Nadeln ist nicht nötig, wenn man die kranken Bäume vor der Entwicklung der Apothecien abholzt.

VON GEYR (30, 31, 32) hat bestimmte Ansichten über die Massregeln gegen die Krankheit geäussert, wobei er zu dem Ausspruch kommt, die Krankheit möge sich möglichst schnell über Deutschland ausbreiten, dann würden die anfälligen Rassen am schnellsten aus dem Walde verschwinden. Seine Auffassung ist durch VON TUBEUF (100, 101) scharf zurückgewiesen; MÜNCH (69a, 31a) dagegen hat sich ihr angeschlossen.

Es wäre sicher verfehlt, die Krankheit künstlich zu verbreiten (so schlimm hat VON GEYR das auch wohl nicht gemeint), aber doch ist der Grundgedanke VON GEYR'S richtig, gerade weil es sich um Forstwirtschaft handelt. Im Waldbau sind im allgemeinen Bekämpfungsmittel aus oekonomischen Gründen nicht anwendbar, mit

Abholzen ist es ja etwas anderes. Das Abholzen und Ausrotten ist aber nur negativ. Die Ausbreitung der Krankheit wird dadurch wohl langsamer werden. Dass sie aber ganz verschwinden wird, ist nicht anzunehmen. Der Erfolg wird zu sehr beeinflusst durch die leicht erkrankten Individuen. Mit diesen braucht ein Waldbesitzer für seinen Wald nicht aufzuräumen. Schwer kranke Bäume haben keinen Wert für den Besitzer und können vorteilhafter durch gesunde ersetzt werden. Auch bei dem besten Willen aber werden leichterkrankte Bäume nicht einfach genug zu entdecken sein.

Die Aufmerksamkeit muss dann auch sicher auf resistente und immune Rassen der Douglasfichte gerichtet werden, wenn man den zukünftigen Schaden durch *Rhabdocline Pseudotsugae* auf ein Minimum reduzieren will.

III. TEIL

WIDERSTANDSFÄHIGKEIT (RESISTENZ UND IMMUNITÄT) VON DOUGLASIEN GEGEN RHABDOCLINE PSEUDOTSUGAE.

§ 1. *Einleitung.*

Aus der Literatur ist bekannt, dass *Rhabdocline Pseudotsugae* sich den verschiedenen Arten und Wuchsformen von der Douglasfichte und sogar den Individuen innerhalb einer Art gegenüber sehr verschieden verhält.

Es kommen auch in Holland mitten zwischen schwer erkrankten Bäumen vollkommen gesunde Exemplare vor. Ausserdem aber unterscheiden sich die Bäume, in deren Nadeln der Pilz einzudringen vermag, von einander durch die Art und Weise, wie sie auf die Anwesenheit des Parasiten reagieren.

Man kann auch im Falle der Rhabdocline-krankheit, wie es von anderen pilzparasitairen Krankheiten bekannt ist, zwei Gruppen von Faktoren der Widerstandsfähigkeit unterscheiden, nämlich die passiven Faktoren, die Resistenz verursachen, und die aktiven Faktoren der Immunität (22 : 77-130).

Eine Pflanze kann durch passive Faktoren für einen Pilz Resistenz besitzen, wodurch sie vor dem Eindringen des Parasiten geschützt ist, ohne für ihn immun zu sein.

Die Douglasfichte bietet ein schönes Beispiel für einen derartigen Fall. Die älteren Nadeln von sehr anfälligen Bäumen bleiben gesund, wieviel Sporen von Rhabdocline auch an ihnen haften mögen. Nur die jungen Nadeln können infiziert worden. Wenn die Nadeln ein-

mal infiziert sind, dann beweist ihr Verhalten dem Myzel gegenüber, dass der Baum nicht immun ist.

Die älteren Nadeln desselben Individuums aber sind, wie FISCHER und GÄUMANN es ausdrücken, durch einen Panzer vor der Infektion geschützt; sie sind resistent geworden.

§ 2. *Pseudotsuga Douglasii Carr. und Pseudotsuga glauca Mayr, ihre Rassen und intermediäre Formen.*

Die Erfahrungen, die man bei dem Importieren von Douglasfichten in Europa gemacht hat, haben bewiesen, dass eine deutliche Unterscheidung zwischen „Oregon-Douglasie", *Pseudotsuga Douglasii* Carr. und „Colorado-Douglasie", *Pseudotsuga glauca* Mayr für die Praxis sehr wichtig ist. MAYR (59, 60) hat anfangs eine Varietät *glauca* unterschieden, später diese als neue Art beschrieben.

Die Sache ist aber noch komplizierter, nicht nur weil es „Übergangsformen" zwischen den beiden Arten gibt wie die Varietät *caesia* von Schwerin, sondern auch dadurch, dass Klimarassen bei beiden Arten vorkommen, was bei der ausgedehnten Verbreitung der Douglasfichte in Nord-America (Abb. 35) nicht wundernimmt. Die Anbauversuche von MÜNCH (68, 69) in Deutschland, OPPERMAN (72) in Dänemark und HAGEM (36) in Norwegen haben das bewiesen.

MÜNCH geht dabei m. E. zu weit, wenn er annimmt, dass es nun ausschliesslich eine Provenienzfrage ist (68). Er hat ja einige Jahre später auch bei seinem Versuch gesehen, dass die Oregon-oder Küsten-Douglasie, die er zum Vergleich mit den verschiedenen Provenienzen von der Colorado-Douglasie oder Gebirgsform angepflanzt hat, doch bedeutend schneller wächst als die schnellstwüchsige Provenienz der letztgenannten (69). Diese Provenienz ist eben doch keine Küstendouglasie. Es ist bekannt, dass in New-Mexico, in dem Gebiet, aus dem die schnellwüchsige Provenienz beim Münch'schen Versuch stammt, die Bäume länger werden als im nördlicher gelegenen Teil der Rocky Mountains in den Staaten Utah und Colorado (150 Fuss bzw. 119 und 115 Fuss (37 : 91)).

Die Küstendouglasie kann aber viel höher werden. (300 Fuss. (37 : 69).

Auch in Amerika, wo man allerdings wohl erst nach den Erfahrungen in Europa auf die Unterschiede aufmerksam wurde, ist FROTHINGHAM zu dem Schluss gekommen, dass die beiden Formen sich waldbaulich sehr verschieden verhalten, wie man auch über eine botanische Unterscheidung denken möge (25 : 7).

REHDER (77) unterscheidet die Küsten- und Gebirgsform als Varietäten. VON SCHWERIN (86) nennt sie Subspecies. ELWES und HENRY haben sich der MAYR'schen Auffassung nicht anschliessen können (15 : 814). HENRY hat aber später zusammen mit FLOOD ausführliche Studien über die Douglasfichten veröffentlicht, wobei die Autoren doch zu einer Trennung als zwei Arten kommen (37).

Im allgemeinen gelten neben dem Wuchs und der Tracht der Bäume, Unterschiede im Bau der Zapfen für die wichtigsten Merkmale. Die Nadelfarbe wird bei der Benennung der Arten („grüne" Douglasie für *Pseudotsuga Douglasii* Carr. und „blaue" Douglasie für *Ps. glauca* Mayr) allgemein gebraucht, obwohl bei beiden Arten (nicht nur bei der Subspecies *glauca*, wie VON SCHWERIN meint), sehr grosse Unterschiede in der Farbe, von hellgrün, graugrün bis dunkelgrün vorkommen.

HENRY und FLOOD haben nun auch Unterschiede im anatomischen Bau der Nadeln zwischen den beiden Arten festgestellt. Wichtig ist dabei das Vorkommen von Hypoderm und Idioblasten. Die Nadeln von *Pseudotsuga glauca* sind steifer, sie haben stark entwickeltes Hypoderm und viele Idioblasten. In den Nadeln von *Ps. Douglasii* Carr. dagegen ist das Hypoderm viel schwächer entwickelt, und Idioblasten fehlen.

Ausserdem riechen die Nadeln der Colorado-Douglasie stark nach Terpentin, die Nadeln der Oregon-Douglasie aber haben einen angenehmeren ananasartigen Geruch.

Für eine frühzeitige Erkennung sind derartige Unterschiede in den Nadeln sehr wichtig, weil man dann nicht auf die häufig für die Praxis zu späte Zapfenbildung zu warten braucht.

Nach meinen Erfahrungen sind in typischen Fällen die Unterschiede leicht festzustellen. Es gibt aber auch Ausnahmen. Diese müsste man erklären durch die Annahme einer Kombinierung von Eigenschaften, die durch Kreuzung möglich ist.

Jedenfalls kann an dem Bestehen von zwei Hauptformen der Douglasfichte nicht gezweifelt werden. M.E. ist es, auch aus praktischen Gründen, besser, zwei Arten zu unterscheiden, wobei man mit dem Vorkommen von Klimarassen beider Arten rechnen muss.

Eine andere Wuchsform der Douglasie muss hier noch behandelt werden. Das ist die Varietät *caesia* von Schwerin, die das Interesse von Forstwirten und Dendrologen geweckt hat. Die Aufmerksamkeit ist von neuem auf diese Form gelenkt durch die Mitteilung von M. WILSON und M. J. F. WILSON (109), dass gerade diese Form am meisten unter der Rhabdocline-Krankheit zu leiden hat.

Die Bestrebungen in Deutschland, um Douglasfichten, die nicht so viel zu leiden haben durch Frühfrost, wie es bei vielen der ursprünglich eingeführten Douglasien vorkam, zu importieren, hatten zur Folge, dass VON FÜRSTENBERG (27, 28) Douglassamen in British Columbia sammeln liess. Die Pflanzen aus diesem Samen wurden durch VON SCHWERIN als eine Varietät — ursprünglich der Küstendouglasie (85), später nach Bildung von Zapfen mit abstehenden Deckschuppen, der Gebirgsdouglasie (86, 87) — *caesia* unterschieden.

Man hat grosse Erwartungen auf diese Varietät gestellt, die nach VON FÜRSTENBERG für bestimmte Standorte noch gerechtfertigt waren. (28). Auch in verschiedenen Preislisten von Baumschulen wird die *caesia* sehr empfohlen.

Aber nach VON SCHWERIN (87) wächst die *caesia* doch zu langsam, obwohl Schäden durch Frühfröste nicht vorkommen. VON FÜRSTENBERG, REHDER und HENRY und FLOOD halten die *caesia* für eine Varietät der Küstendouglasie, im Gegensatz zu VON SCHWERIN.

HENRY und FLOOD (37) geben bei der Beschreibung der *caesia* die Abbildung eines Zapfens. Dieser ist kleiner als bei der typischen Küstenform, hat aber anliegende Brakteen.

Nach HENRY und FLOOD kommt die *caesia* vor in Süd-British-Columbia, Nord-Ost-Washington, Nord-Idaho und Nord-West-Montana. Im Bau der Nadeln stehen sie zwischen den beiden Arten *Ps. Douglasii* und *Ps. glauca*. Idioblasten kommen vor, aber in geringer Zahl.

In Amerika wird die Bezeichnung „intermountain variety" gebraucht (5).

Nach FROTHINGHAM kommen in dem von ihm mit 3 bezeichneten Gebiet (Abb. 35) die Küstenform und Gebirgsform zusammen vor (25 : 14 und 16).

Die Varietät *caesia* kommt nun gerade aus diesem Gebiet. VON SCHWERIN hat schon an die Möglichkeit gedacht, dass Bastarde zwischen Küsten- und Gebirgsdouglasie vorkommen, geht aber nicht weiter darauf ein, weil er „beide Rassen als eine einzige Species zusammengefasst hat."

Damit ist aber die Möglichkeit von Kreuzung natürlich nicht ausgeschlossen. Im Gegenteil kann man sogar den Widerspruch zwischen der Beschreibung des Zapfens bei der *caesia* durch HENRY und FLOOD mit anliegenden Brakteen und der Beschreibung von v. SCHWERIN, der *glauca*-ähnliche Zapfen mit abstehenden Brakteen fand, durch die Annahme von Bastardierung erklären. Bei einer Neukombination können intermediäre Formen zum Vorschein kommen, die teils *glauca*-artige Zapfen, teils Zapfen vom *Douglasii*-typus bilden.

Verschiedene Kombinationen sind in Holland festgestellt. Dabei befindet sich ein Baum mit blaugrauen Nadeln, die nach oben gekrümmt sind, wie es für die *Ps. glauca* typisch ist. Die Zapfen sind kurz mit Deckschuppen, die anfangs etwas abstehen, bei der Reife aber anliegen, wie bei der Küstendouglasie (Abb. 36 und 37). Ein anderer Baum hat graugrüne Nadeln, die mehr in einer Ebene liegen, wie es bei der *Ps. Douglasii* vorkommt. Ein Zapfen war kurz mit typisch abstehenden Brakteen. Beide Bäume waren von *Rhabdocline Pseudotsugae* befallen. In einem anderen Fall hatte ein Baum lange Zapfen mit typisch abstehenden Deckschuppen (Abb. 38). Die Nadeln sind typisch aufgerichtet an den Zweigen, steif, haben stark entwickeltes Hypoderm, aber keine Idioblasten. Zum Vergleich sind die Abb. 39—41 von typischen Zapfen der Küsten- und Gebirgsform beigegeben.

Eine Beurteilung der Varietät *caesia* ist schwierig, besonders, wenn man dabei angewiesen ist auf Pflanzen, die durch Baumschulen geliefert sind.

Interessant ist in dieser Beziehung der folgende Fall. Eine bekannte deutsche Firma hat im Jahre 1916 „grüne Douglasien" geliefert nach

Gross-Pankow, Westpriegnitz. In den Beständen wurde 1930 *Rhabdocline Pseudotsugae* festgestellt. LIESE (54) teilt dabei mit, dass „recht verschiedenartige Provenienzen bunt durch einander" zu finden waren.

Dieselbe deutsche Firma hat im Jahre 1918 Douglaspflanzen nach Holland geliefert als „Douglas vom oberen Fraser".

Auffallend ist es nun, dass diese Pflanzen in Holland ebenfalls einen der Infektionsherde von Rhabdocline gebildet haben und dass ferner, genau wie bei den „grünen Douglasien" in Gross-Pankow, hier in Holland der Bestand aus einer Mischung von verschiedenen Formen besteht. (Abb. 42). An denselben Forstbetrieb in Holland sind im Jahre 1925 nochmals „Douglasien vom oberen Fraser" von der deutschen Firma geliefert worden. Auch diese Pflanzen sind recht verschieden in ihrem Aussehen; sie gleichen teilweise der Küstenform und stimmen teilweise mehr mit der Beschreibung der Varietät *caesia* überein. Einzelne Bäume der letzten Gruppe haben Zapfen gebildet. Diese waren kurz und hatten teils abstehende, teils anliegende Deckschuppen. An einem grossen Teil auch dieser Pflanzen ist *Rhabdocline Pseudotsugae* festgestellt.

Es ist natürlich unsicher, ob bei der Lieferung ein Fehler gemacht ist. Doch neige ich zu der Auffassung, dass das Resultat so zu erklären ist, dass die Varietät *caesia* nicht einheitlich ist, sondern durch Kreuzung der beiden Arten *Ps. glauca* und *Ps. Douglasii* entstandene, verschiedene Formen umfasst.

Eine endgültige Antwort ist hierüber aber erst möglich auf Grund von genetischen Versuchen, wobei man von unbedingt authentischen Elternbäumen ausgehen muss.

§ 3. *Unterschiede in der Resistenz gegen Rhabdocline Pseudotsugae Syd.*

Wenn bestimmte Bäume, trotzdem sie derselben Infektionsgefahr ausgezetzt waren, wie erkrankte (Abb. 43), doch gesund bleiben, so kann das durch Faktoren mechanischer Art begründet sein, etwa an einer zu dicken oder festen Kutikula und Epidermisaussenwand liegen. Auch bestimmte chemische Stoffe können dabei hemmend oder stimulierend wirken.

HENRY und FLOOD (37) fanden in den Nadeln von *Pseudotsuga glauca* einen hohen Gehalt an Pinene und Bornylacetat. Bei *Pseudotsuga Douglasii* konnte Pinene nicht festgestellt werden, und der Gehalt an verschiedenen Estern war geringer. Diese Untersuchungen sind nicht speziell im Zusammenhang mit Krankheiten gemacht. Bei Zwiebelvarietäten ist ein chemisch bedingter Unterschied in der Resistenz gegen *Colletotrichum circinans* festgestellt (104, 105).

Es ist daher nicht unmöglich, dass bei weiteren Untersuchungen auch bei *Rhabdocline Pseudotsugae* ein Einfluss von chemischen Stoffen in den Nadeln auf den Unterschieid in der Resistenz entdeckt wird.

Der Pilz kann nur in junge Nadeln eindringen; ältere Nadeln sind, wie schon mitgeteilt, resistent. Diese Resistenz wird verursacht durch die Bildung der kutinisierten Schichten und die sekundaire Verdickung der Epidermisaussenwand. Beide treten schon einige Wochen nach dem Austreiben in den Nadeln auf (Abb. 44). Verschiedene Individuen und in noch höherem Masse verschiedene Provenienzen, auch von der Douglasfichte, treiben im Frühjahr zu verschiedener Zeit aus. Die Nadeln befinden sich also nicht zu gleicher Zeit in demselben Stadium der Entwicklung. Da nun aber die Küstendouglasien, die zum grossen Teil resistent gegen Rhabdocline sind, später austreiben als die Gebirgsdouglasien, die im Verhältnis viel häufiger befallen werden, kann die Resistenz nicht auf dem Unterschiede in der Entwicklung der Nadeln beruhen. Höchstens wäre es möglich, dass die Apothecien schon nicht mehr funktionierten, wenn die später austreibenden Bäume die Knospen öffnen.

Nach den Beobachtungen des letzten Jahres kann das aber auch nicht zur Erklärung dienen. Die Apothecien hatten keimkräftige Sporen vor dem Austreiben der Douglasien Anfang Mai, und noch am 22. Juni konnten Ascosporen von Rhabdocline aufgefangen werden. Die Unterschiede in der Zeit des Austreibens betrugen, wenigstens in diesem Jahre und in den untersuchten Fällen, maximal neun Tage, und eine Korrelation zwischen Kranksein und frühem Austreiben war nicht festzustellen. Erst jahrelange Beobachtung lässt ein endgültiges Urteil hierüber zu. Jedenfalls aber kann die Anzahl der Sporen, die auf die jungen Nadeln geraten, bei früher austreibenden Bäumen grösser sein.

Die Art der Resistenz kann vorläufig also noch nicht beurteilt werden. Es wäre aber gerade mit Rücksicht auf die waldbaulich so wertvolle *Pseudotsuga Douglasii*, bei der viele resistente Bäume gefunden werden, von Interesse, wenn man die Ursache der Resistenz kennen würde.

In diesem Zusammenhang ist von vorläufigen Resultaten bei Infektionsversuchen Mitteiling zu machen. Diese Versuche sind teilweise im Gewächshause ausgeführt, teilweise so, dass einjährige Pflanzen am Anfange ihrer zweiten Vegetationsperiode in Töpfen in unmittelbarer Nähe von kranken Douglasien der Infektion ausgesetzt wurden. Sie sind u.a. mit Küstendouglasien aus Nordwest-Washington (Standort bis 90 M. über dem Meerespiegel) gemacht. Dabei sind beinahe alle Pflanzen mehr oder weniger erkrankt.

Bei der Behandelung von Biotypen bei *Rhabdocline Pseudotsugae* komme ich auf diese Versuche zurück.

§ 4. *Unterschiede in der Immunität für Rhabdocline Pseudotsugae Sydow.*

Unter den Douglasfichten, die den Schutz der Resistenz nicht besitzen, kommen sehr verschiedene Reaktionstypen vor.

Man kann dabei fünf Gruppen von Typen unterscheiden, die nach der Art, wie es bei Getreiderost üblich ist (57), mit Typ 0, 1, 2, 3 und 4 angedeutet werden. Die stärkste Reaktion tritt beim Typo auf. Die Bäume, die hierzu gehören, sind immun für Rhabdocline. Sehr bald nach dem Eindringen der Keimschläuche sterben einige Nadelzellen ab, und um den kleinen nekrotischen Fleck entsteht eine viel weiter ausgebreitete Chlorose. Am anderen Ende der Typenreihe stehen die sehr anfälligen Bäume vom Typ 4. Bei diesen ist anfangs von der Anwesenheit des Myzels in der Nadel nichts zu bemerken. Der Pilz kann sich ziemlich weit im Chlorenchym ausbreiten. Erst nach längerer Zeit werden die infizierten Stellen durch eine geringe Gelbfärbung sichtbar.

Typ 4 zeigt die Reaktion, wie sie von M. WILSON und M. J. F. WILSON (109) der Varietät *caesia* zugeschrieben wird. Auch die „caesia" umfasst aber eine Anzahl Formen. Es ist daher nicht richtig, um von einem *caesia*-Typ zu sprechen.

Obwohl die Anzahl der Infektionsstellen pro Nadel sehr gross sind (Abb. 45 u. 46 e, f; Abb. 47 b, c) dauert die Inkubationszeit beim Typ 4 lang. Ende Juli und August erscheinen die Symptome, die im Laufe des Herbstes deutlicher werden. Im Winter tritt die Frost-Nekrose hier eher auf als bei den nächsten Typen. Auf den nekrotischen Flecken entstehen hauptsächlich unterseits, aber in einigen Fällen auch oberseits viele kleine Apothecien (Abb. 48a, b). Die letztjährigen Nadeln sind nach dem Winter auffallend braun und violetbraun gefärbt, bleiben im allgemeinen aber trotz der schweren Erkrankung am Baum sitzen bis nach der Reife der Fruchtkörper. Sie fallen im Laufe des Junis in ihrem zweiten Jahre alle ab, wobei die wenigen, normal grünen Teile zwischen den nekrotischen Flecken wohl vertrocknet sind, aber sich nicht erst verfärben.

Typ 3 stimmt mit der Beschreibung überein, die nach WILSON c.s. bei *Pseudotsuga glauca* vorkommt. Auch in diesem Falle muss festgestellt werden, dass dieser Typ nicht charakteristisch ist für *Ps. glauca*, auch bei dieser kommen sehr verschiedene Reaktionstypen und auch resistente Individuen vor.

Typ 3 ist also nur einer von den Typen bei *Ps. glauca*.

Die Anzahl der Infektionen ist geringer als beim Typ 4 (Abb. 45u. 46d; Abb. 47a). Das Myzel breitet sich auch nicht so weit in der Nadel aus. Auch hierbei und besonders bei typisch blauen Nadeln mit starker Bereifung ist von der Infektion anfangs nur wenig zu sehen. Frostnekrose tritt während des Winters auf, und die Apothecien sind besonders stark entwickelt (Abb. 48c). Die kranken Nadeln bleiben teilweise länger sitzen als beim Typ 4. Sie werden vor dem Abfallen mehr oder weniger gelblich weiss. Obwohl bei diesem Reaktionstyp die Mehrzahl der Nadeln krank sein kann, kommen doch auch Bäume vor, an denen mehrere Jahre nach einander die Anzahl kranker Nadeln gering bleibt.

Beim Typ 2 kommt das Myzel nur bei einem Teil der Infektionsstellen einer Nadel zur Entwicklung, ohne dass das Nadelgewebe abstirbt. Bei den meisten Stellen tritt eine Nekrose sehr bald nach dem Eindringen auf, und der Pilz kann sich dort nicht weiter entwickeln. Um den nekrotischen Fleck entsteht ein weiter chlorotischer Hof. Diese Verfärbung ist begleitet von der Bildung mikroskopisch nachweisbarer Tröpfen, die in den Interzellularen abge-

schieden werden. Diese Tropfen bestehen aus einer wundgummiartigen Substanz, die sich mit Phloroglucin und Salzsäure schwach rosa färbt. An derartigen Stellen bleibt die Frostnekrose aus. Apothecien kommen nicht zur Entwicklung.

Soweit gleicht der Typ 2 dem Typ 0, aber ausserdem tritt auf anderen Stellen, wo das Myzel wohl zur Entwicklung gelangt, im ersten Winter Frostnekrose auf, und Apothecien werden am Anfang des zweiten Jahres gebildet.

Weiter kommen nun beim Typ 2 Stellen an den Nadeln vor, wo das Myzel im ersten Jahre nur gehemmt wird, wo nach dem ersten Winter auch keine Frostnekrose zu finden ist, diese aber wohl nach dem zweiten Winter eintritt und Apothecien also auf den Nadeln am Anfange ihres dritten Jahres entstehen.

Obwohl viele Nadeln trotz der Infektion sehr lange am Baum bleiben, kommt ein Abfallen schon während des ersten Sommers und im Laufe des zweiten Sommers bei einigen Bäumen vor.

Typ 1 zeigt im ersten Jahre der Infektion sehr bald gelbe Flecken. Hierbei kommt auch wieder an vielen Stellen Nekrose einiger Zellen vor mit der obenbeschriebenen Reaktion um den nekrotischen Herd. Nach dem ersten Winter tritt keine Frostnekrose auf (Abb. 45u. 46a, c; Abb. 47d), und Fruchtkörper werden nicht gebildet. An der starken Verfärbung ist aber deutlich zu erkennen, dass die Nadeln krank sind.

Auch bei diesem Typ ist aber an manchen Stellen der Pilz nur gehemmt. Nach dem zweiten Winter tritt nämlich an den Nadeln hier und da Frostnekrose auf, und es werden auch kleine Fruchtkörper gebildet.

Zum Typ 0 sind Bäume gerechnet, bei denen offenbar nur die lokale Nekrose, kurz nach dem Eindringen des Myzels in die Nadel, zu Stande kommt mit ausgebreiteter Chlorose. Das Myzel stirbt überall ab. Hierbei ist in einem Fall festgestellt, dass Nadeln sich schon einige Monate nach der Infektion ganz weisslich verfärben und abfallen. Andere Nadeln am gleichen Baum bleiben auch nach dem Winter fest sitzen. (Abb. 45u. 46b).

Die Exemplare von *Pseudotsuga Douglasii*, die erkrankt sind, haben im allgemeinen nur wenige kranke Nadeln. Sie gehören zum

grossen Teil zum Typ 3. Die Gelbfärbung der kranken Nadeln nach der Reife der Apothecien, auch wenn sie nur eine Infektionsstelle haben, ist sehr auffallend. Bei derselben Art sind, mit Ausnahme des Typs 4, auch Bäume von anderen Reaktionstypen gefunden.

§ 5. *Biotypen von Rhabdocline Pseudotsugae Sydow.*

Physiologische Rassen oder Biotypen sind bei verschiedenen parasitischen Pilzen festgestellt.

Es ist à priori auch nicht ausgeschlossen, dass es von *Rhabdocline Pseudotsugae* mehrere derartige Rassen gibt.

M. WILSON und M. J. F. WILSON (109) haben auf diese Möglichkeit gewiesen und zwar, weil dadurch eine Erklärung gegeben werden könnte dafür, dass Rhabdocline in Amerika auch auf *Pseudotsuga Douglasii* vorkommt, während wenigstens anfangs, in Europa keine kranken Bäume dieser Art gefunden wurden. BOYCE (5 : 12) kommt auf Grund seiner Beobachtungen während einer Studienreise in Gross-Brittannien und Dänemark zu dem Ausspruch: „Even a superficial study of forest tree diseases in Europe, particularly those introduced from North-America, clearly points to the existence and importance of strains, biological species, or physiological species in forest tree parasites."

Inzwischen ist in England (12) und auch in Holland *Rhabdocline Pseudotsugae* verschiedentlich auf *Pseudotsuga Douglasii* festgestellt.

Ist nun eine andere Rasse von dem Pilz, die speziell die Küsten-Douglasie befällt, auch in Europa eingeführt? Oder etwa hier neu entstanden? Oder kann dieselbe Rasse von *Rh. Pseudotsugae*, die auf anderen Douglasfichten vorkommt, unter Umständen auch die Küsten-Douglasie infizieren?

Nur experimentell kann man dieser Frage näher kommen. Versuche sind angesetzt, aber noch nicht so weit gediehen, dass eine Antwort möglich ist. Jedenfalls aber sind auch die jungen Pflanzen von *Pseudotsuga Douglasii*, die bei den Versuchen gebraucht sind, grossenteils krank geworden[1]). Dieses vorläufige Resultat weist eher daraufhin, dass die älteren Bäume von *Pseudotsuga Douglasii* resistent gegen den Pilz sind.

Für die Bekämpfung ist es natürlich wichtig zu wissen, ob man uaf den kranken Küsten-Douglasien eine besondere Pilzrasse vor sich hat. Wenn die Exemplare von *Pseudotsuga Douglasii* erkrankt sind, weil sie weniger resistent sind als die gesunden Bäume dieser Art, dann ist ihr Aufräumen nicht wichtiger für die Bekämpfung als die Ausrottung von kranken Bäumen von *Pseudotsuga glauca*. Handelt es sich dagegen um eine Pilzrasse, die besonders virulent für die Küsten-Douglasie ist, dann ist die Ausrottung kranker Bäume dieser Art viel wichtiger wegen der grossen forstlichen Bedeutung der Art.

---

[1]) Im Gegensatz zu der in Deutschland geäusserten Auffassung, dass Pflanzen jünger als 10 Jahre nicht van Rhabdocline befallen würden, ist es möglich, Douglasien in ihrem zweiten Lebensjahre künstlich erkranken zu lassen. Ausserdem aber habe ich natürliche, einjährige Sämlinge gefunden, deren im ersten Jahre gebildete Nadeln von Rhabdocline infiziert waren.

IV. TEIL

DIE WICHTIGSTEN ERGEBNISSE

Rhabdocline Pseudotsugae Sydow ist an eine parasitische Lebensweise gebunden.

Es war unmöglich, den Pilz auf künstlichen Substraten zu züchten. Gegen dieses Resultat kann allerdings eingewendet werden, dass das Misslingen an unseren unvollkommenen Methoden liegt. Das Resultat der Kulturversuche steht aber im Einklange mit der Lebensweise von Rhabdocline auf der Douglasfichte.

In lebenden Zellen der Nadeln von anfälligen Douglasien kann das Myzel sich Monate lang entwickeln, ohne dass die Wirtszellen absterben. Sterben dagegen die infizierten Zellen kurz nach dem Eindringen des Parasiten ab, wie es bei mehr oder weniger immunen Bäumen der Fall ist, dann kann das Myzel nicht weiter wachsen.

Rhabdocline hat für sein Wachstum lebende Zellen nötig und gleicht also den obligaten Parasiten wie *Uredineen* und *Erysiphaceeen*.

Anders wie bei diesen verläuft die Fruktifikation bei Rhabdocline. Zwischen dem Zeitpunkt der Infektion und der Reife der Apothecien verläuft beinahe ein ganzes Jahr. Es ist sogar möglich, ihre Bildung künstlich zu verzögern.

Bei Mehltau und bei Rostpilzen tritt die Sporenbildung schon sehr bald nach der Infektion auf.

Rhabdocline wächst Monate lang intrazellulär ohne jede Sporenbildung.

Für die Bildung des interzellulären Myzels mit darauffolgender Fruktifikation sind noch äussere Einflüsse nötig. Wenn man sorgt,

dass die parasitierten Zellen nicht durch Frost getötet werden, bleibt die Bildung der Apothecien aus.

Doch müszen auch hierfür die kranken Nadeln am lebenden Baum sitzen bleiben. Das ist also ganz anders wie bei *Lophodermium pinastri* Chevalier, wo auf abgefallenen Nadeln von *Pinus silvestris* die Apothecien gebildet werden können. Obwohl aus den Beobachtungen gefolgert werden muss, dass interzelluläres Myzel und Apothecien auf Kosten der fettartigen Substanz in den intrazellulären Hyphen entstehen, scheint ausserdem noch etwas anderes nötig zu sein, was nur die lebende Wirtspflanze darbietet.

Das Myzel, das nach der Nekrose die Zellen der Endodermis ganz ausfüllt, könnte hierbei eine Rolle spielen.

Ausserdem steht das interzelluläre Myzel ja auch immer noch in Verbindung mit dem intrazellulären Myzel, das am Rande der nekrotischen Flecken in lebenden Chlorenchymzellen erhalten bleibt.

Das Bestehen von *Rhabdocline Pseudotsugae* ist vollkommen gebunden an lebende Wirtszellen.

Es ist eine allgemein vorkommende Erscheinung, dass höher entwickelter Parasitismus zu einer starken Spezialisierung führt. Auch Rhabdocline ist sehr spezialisiert. Der Pilz kann nicht jede Douglasfichte infizieren, und wenn er es wohl kann, dann ist das Verhalten von Parasit und Wirt sehr verschieden. Bei beiden Arten der Douglasfichte, *Pseudotsuga Douglasii* Carr. und *Ps. glauca* Mayr gibt es Rassen, die verschieden reagieren. Allerdings wird die erstgenannte im allgemeinen nur selten krank, und die Anzahl der kranken Nadeln ist gering im Vergleich zu den kranken Bäumen von *Ps. glauca.*

Experimentell muss noch bestätigt werden, ob die vorläufig nur deduktiv begründete Auffassung richtig ist, dass mit dem Namen „caesia" ein Komplex von Formen angedeutet wird, die durch Kreuzung zwischen beiden genannten Arten entstanden sind. Dass auch bei der „caesia" mehr oder weniger immune Individuen gefunden wurden stimmt damit überein.

Das Vorkommen von ausserordentlich anfälligen Formen bei der „caesia" kann erklärt werden durch die Annahme, dass eine bestimmte Kombination von Erbfaktoren beider Eltern die besondere Anfälligkeit verursacht.

Für die Praxis der Forstwirtschaft ist es wichtig, dass im allgemeinen die Küstendouglasie bisher nicht erkrankt.

Ich bin geneigt, diese Tatsache einem oder mehreren Faktoren zuzuschreiben, die Resistenz bei dieser Art zur Folge haben.

Diese Resistenz kann unter Umständen durch den Pilz überwunden werden, wie aus dem Vorkommen natürlich erkrankter Bäume im Walde hervorgeht. Ausserdem ist es gelungen, einen hohen Prozentsatz einer Gruppe einjähriger Sämlinge von der Küstendouglasie in ihrem zweiten Jahre künstlich zu infizieren. Die Art der Resistenz muss noch näher untersucht werden. Das vorläufige Resultat weist aber nicht auf das Bestehen eines Biotyps von *Rhabdocline* hin, der speziell im Stande wäre, die Küstendouglasie zu befallen.

Damit ist natürlich nicht gesagt, dass überhaupt bei *Rhabdocline Pseudotsugae* keine Rassen bestehen. Im Gegenteil ist gerade bei einem Pilz mit so stark parasitärem Charakter Rassenbildung sehr wahrscheinlich.

Diese Pilzrassen werden sich, wenn sie bestehen, verschieden verhalten gegenüber den Rassen von *Pseudotsuga Douglasii*, genau so gut wie gegenüber den Rassen von *Ps. glauca*.

Bei beiden Arten kommen Bäume vor, in deren Nadeln Rhabdocline sich entwickelt, ohne dass die Wirtszellen absterben.

Bei beiden gibt es auch Bäume, an denen kurz nach dem Eindringen des Myzels einige Nadelzellen absterben und das Myzel nicht weiter wächst.

Auffallend ist dabei, dass in den Nadeln der immunen Bäume niemals Korkbildung zu finden ist, sondern nur auf grossen Abstand eine Reaktion der lebenden Chlorenchymzellen eintritt, die sich in der Bildung mikroskopisch nachweisbarer, interzellulärer Tropfen äussert, während bei Beschädigung durch Insekten ein sehr aktives Korkkambium gebildet wird.

In den Nadeln von noch anderen Bäumen wird das Myzel während des ersten Jahres im Wachstum gehemmt, wächst aber im nächsten Jahre doch weiter und bildet erst nach zwei Jahren Apothecien.

Da Rhabdocline schon auf Pseudotsugaarten eine derartige Spezialisierung besitzt, ist die Möglichkeit, dass der Pilz an andern

Arten von Koniferen parasitisch auftritt, ausgeschlossen. In Frankreich gilt merkwürdigerweise *Rhabdocline Pseudotsugae* für parasitisch auf Pseudotsuga und anderen Koniferen (1 : 3).

Einfuhrverbote, wie von Deutschland und Frankreich, können unmöglich durch den Hinweis auf eine derartige Gefahr motiviert werden.

Dass die Zollbeamten nicht im Stande sind, Abies, Tsuga, Picea und Pinus von einander zu unterscheiden, kann unmöglich ein Grund sein, da ja die anderen Koniferen nur zugelassen werden mit einem Certifikat, auf dem für ihre richtigen Namen garantiert wird, und dies genau so gut verlangt werden kann für die Arten Abies, Tsuga, Picea und Pinus.

Aus den Mitteilungen über das Vordringen von Rhabdocline in Deutschland geht hervor, dass die Bestimmungen zu spät gekommen sind.

Man neigt in Deutschland noch immer zu der Vermutung, dass die Krankheit auf natürlichem Wege aus England ev. über Holland nach Deutschland gekommen ist. Dabei wird angenommen, dass die Sporen von Rhabdocline mit Luftströmungen sehr weit fortbewegt werden können.

Auf Grund meiner Beobachtungen ist es unwahrscheinlich, dass auch die Ascosporen von Rhabdocline Abstände von 2000 KM. durch die Luft überbrücken. Die Sporen kommen nur bei feuchtem Wetter mit viel Regen in die Luft, können daher wohl geringere Entfernungen zurücklegen. Wenn sie wirklich solche grosse Höhen erreichten, wie z.B. Rostsporen, dann müsste man auch bei trockenem Wetter und sicher am Anfang einer Regenperiode Sporen auffangen können. Das war aber nicht möglich. Die meisten Sporen wurden gefunden, wenn soviel Regen gefallen war, dass die Apothecien aufgequollen aus den Nadeln hervorragten und ejaculierten. Schon mit dem Regen selbst wird ein grosser Teil der Sporen gleich wieder auf die Erde gelangen.

Die Anhäufung der Fundorte von Rhabdocline in Deutschland um die Elbemündung herum und ihre geringe Anzahl östlich von Holland weisen auch nicht auf eine Herkunft aus unserm Lande. Wie in § 2 des dritten Teiles mitgeteilt wird, sind in Holland mehrmals junge Douglaspflanzen eingeführt, die aus einer Baumschule

in dem schon seit langer Zeit infizierten Gebiet in Deutschland stammen. Diese haben in Holland mehrere Infektionsherde gebildet. Von derselben Firma sind auch an einen Forstbetrieb in Deutschland, Pflanzen geliefert, die dort ebenfalls einen der erstendeckten Herde gebildet haben.

Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass die Krankheit aus Deutschland nach Holland importiert worden ist.

Da eine Verbreitung der Sporen van Rhabdocline durch die Luft auf kürzere Entfernungen sicher möglich ist, ist es ratsam, soviel wie möglich kranke Bäume, vor allem die schwerkranken wegzuräumen. Dadurch wird die Gelegenheit für eine Ausbreitung der Krankheit geringer.

Das wichtigste Mittel gegen die Ausbreitung ist aber eine sehr scharfe Kontrolle der Baumschulen. Das Verhandeln von Douglasien, bei denen sich nur einzelne, sehr schwach befallene Exemplare befinden, bringt immer wieder neue Infektionsherde hervor.

Insofern sind Einfuhrverbote sicher zweckmässig. Man muss sich aber dabei bewusst sein, dass auf die Dauer die Krankheit sich auch durch die Luft ausbreitet. Da auf abgeschnittenen Zweigen und abgefallenen Nadeln keine Fruchtkörper gebildet werden, sind diese für die Ausbreitung ungefährlich.

Eine direkte Bekämpfung der Krankheit mit dem Zweck, kranke Bäume wieder gesund zu machen, und gesund zu erhalten, mag in bestimmten Fällen (in Gärten u.s.w.) möglich sein.

Das Suchen nach Mitteln zu diesem Zweck kann niemals zu einer Anwendung im Walde führen, wo es sich um grössere Flächen handelt.

Dort ist man auf das Anpflanzen von resistenten und immunen Rassen angewiesen.

LITERATUUR

1. ANONYMUS, Rapport phytopathologique pour l'année 1930 par les directeurs des Stations centrales d'Entomologie et de Pathologie végétale. Annales des Epiphyties 17 : 1—61, 1931.
2. BADALLA, L., Lo svernamento delle piante sempreverdi nel clima del Piemonte. Ann. di Bot. 8 : 549—615. 1910 (Ref. Bot. Cbl. 117 : 456. 1911).
3. BETREM, J. G., De iepenziekte en de iepenspintkevers. Tijdschr. over plantenziekten 35 : 273—288. 1929.
4. BLACKMANN, V. H. and WELSFORD, E. J., Studies in the physiology of parasitism II. Ann. Bot. 30 : 389—398. 1916.
5. BOYCE, J. S., Observations on forest pathology in Great Britain and Denmark. Phytopath. 17 : 1—18, 1927.
6. BROWN, A. B., Observations on leaf fall in the Douglas fir, when infected with Rhabdocline Pseudotsugae Sydow.
   Ann. Appl. Biol. 17 : 745—754, 1930.
7. BROWN, W. and HARVEY, C. C., Studies in the physiology of parasitism. X. On the entrance of parasitic fungi into the host plant.
   Ann. Bot. (London) 41 : 643—662, 1927.
8. BRUNCHORST, J., Ueber eine neue verheerende Krankheit der Schwarzföhre (Pinus austriaca Höss).
   Bergens Museums Aarsberetning 1887, Bergen 1888, n. VI, 16 pp.
9. CLEMENTS, F. E. and SHEAR, C. L., The Genera of Fungi. 496 pp. New York, 1931.
10. CZAPEK, Der Kohlenhydratstoffwechsel der Laubblätter im Winter. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 19 : 120—127, 1901.
11. DAVIS, J. J., Notes on parasitic fungi in Wisconsin VIII.
    Transactions Wisconsin Acad. Sci. Arts a .Lett. 20 : 413—431, 1921.
12. DAY, W. R., A leafcast of the Douglasfir due to Rhabdocline Pseudotsugae Syd. Quart. Journ. Forest. 21 : 193—199, 1927.
13. DEUTSCHES REICH. Verordnung zur Verhütung der Einschleppung von Krankheiten der Nadelholzpflanzen vom 3. Juni 1930.
    Amtliche Pflanzenschutzbestimmungen. Beilage 2. Nachrichtenblatt f.d. Deutschen Pflanzenschutzdienst.
    III (1) : 5, 1930.
    (Reichsgesetzblatt 1930, Teil I, No. 20 : 188.)
14. DUFRENOY, J., La transmission des maladies des plantes par voie biologique. Revue générale des Sciences pures et appliquées, 32 : 389, 1921.
15. ELWES, H. J. and HENRY, A., The trees of Great Britain and Ireland. Edinburgh, 1909.

16. ENGLER, A. und PRANTL, K., Phacidiineae. Die natürlichen Pflanzenfamilien I. Teil, Abt. 1 : 243—265, 1897.
17. ERIKSSON, J., Originalberichte gelehrter Gesellschaften. Bot. Centralblatt 47 : 295—299, 1891.
18. FARSKY, O., Sypavka douglasky-nová choroba. (Die Douglasschütte, eine neue Krankheit). Ceskoslov. Les 8 : 427—429, 1929.
19. FERDINANDSEN, C., Forbud mod Indförsel af Douglasie. Dansk Skovforenings Tidsskr. 1929 : 358.
20. FERDINANDSEN, C., Rhabdocline Pseudotsugae paavist i Danmark. Dansk Skovforenings Tidsskrift 1930 : 252—253.
21. FERDINANDSEN, C., Dyrk grön Douglasie. Dansk Skovforenings Tidsskrift 1930 : 343.
22. FISCHER, E. und GÄUMANN, E., Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena, 1929.
23. FORESTRY COMMISSION, Douglas Fir Leaf-Cast Disease. Leaflet No. 18, 1927.
24. FRANCAISE, REPUBLIQUE, Décret du 26 Nov. 1930. Journal Officiel de la République Francaise, No. 279, 28 Nov. 1930 : 13137.
25. FROTHINGHAM, E. H., Douglas fir: A study of the Pacific Coast and Rocky Mountain forms. U. S. Dpt. of Agr. Forest Service Circular 150, 1909.
26. FROTHINGHAM, E. H., Die Douglasfichte, ihre Küstenform und Gebirgsform. Mitt. d. Deutschen Dendrol. Ges. 18 : 69—95. 1909.
27. FÜRSTENBERG, MAX Freiherr VON., Dendrologische Studien im westlichen Canada (British Columbia). Mitt. d. Deutschen Dendrol. Ges. 13 : 143—160. 1904.
28. FÜRSTENBERG, MAX Freiherr VON., Die Einführung einer winterharten Form der Douglastanne in Deutschland. Mitt. d. Deutschen Dendrol. Ges. 33 : 79—90, 1923.
29. GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. Freiherr, Die Douglasienschütte in Deutschland. Der Deutsche Forstwirt 12 : 371, 1930.
30. GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. Freiherr, Die Douglasienschütte. Dt. Forstwirt 13 : 265—268, 273—275, 1931.
31. GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. Freiherr., Wie ist Rhabdocline Pseudotsugae zu bekämpfen? Dt. Forstwirt 13 : 497—500, 1931.
31a. GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. Freiherr, Rhabdocline auch im Rheinland. Dt. Forstwirt 14 : 377—378, 1932.
32. GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. Freiherr, Nochmals: Rhabdocline. Forstarchiv 8 : 241—245, 1932.
33. GRAVATT, G. F. and POSEY, G. B., Gipsy-moth larvae as agents in the dissimination of the white-pine blister-rust. Journ. Agr. Res. 12 : 459—462, 1918.
33a. GRIFFITTS, T. H. D. and GRIFFITS, J. J., Mosquitoes transported by airplains. Staining method used in determining their importation. Publ. Health Rep. 1931 : 2775—2782. (Ref. Zentralbl. f. Bakteriologie u. s. w. I Ref. 106 : 166. 1932)
34. GUINIER, P., Deux maladies cryptogamiques nouvelles des arbres forestiers (La maladie des ormes, le rouge des aiguilles du Douglas). Rev. Eaux et Forêts 7 (69) : 292—299, 1931.

35. GUINIER, PH., Le Rouge des Aiguilles du Douglas.
Bull. d. l. Soc. Centr. For. d. Belgique 34 : 352—357, 1931.
36. HAGEM, OSCAR., Forsök med vestamerikanske traeslag.
Medded. No. 12. Vestlandets Forstlige Forgöksstation, 1931.
Resumé: 184—217. Pseudotsuga Douglasii : 213—214.
37. HENRY, A. and FLOOD, M. G., The Douglas firs.
Proc. Roy Irish Acad. 35 : 67—92, 1918—1920.
38. HÖHNEL, F. VON., Fragmente zur Mykologie.
Sitzungsber. d. K. Ak. d. Wissensch. in Wien, Abt. I, 126 Bd. 4. und 5. Heft 1917.
39. HOOGH. J. DE., Bijdrage tot de kennis van den groei van Pseudotsuga taxifolia Britton in Nederland in verband met zijn beteekenis voor den Nederlandschen Boschbouw.
Proefschrift, Wageningen 1925.
40. HOOGH, J. DE., De groene Douglas (Pseudotsuga taxifolia Britt.) in Nederland. Meded. Rijksboschbouwproefstation II, 1 : 13—114.
41. IWANOFF, L. A. und KOSSOWITSCH, N. L., Über die Arbeit des Assimilationsapparates verschiedener Baumarten. I. Die Kiefer (Pinus silvestris).
Planta : 427—464, 1929.
42. JÖRGENSEN, C. A., Mykologiske Notitser 3—10.
Botanisk Tidsskrift 41 : 227—239, 1930.
43. JÖRSTAD, I., Norske Skogsykdommer.
Saertryk av Meddedelser fra det norske Skogforsöksvesen, Hefte 6, 1925.
44. JÖRSTAD, I., Furuens Knopp- og grentörke.
Suppl. to. Tiddsskr. for Skogbruk, 1—35 : 1929.
45. KIRCHHOFF, FR., Über das Verhalten von Stärke und Gerbstoff in den Nadeln unserer Koniferen im Laufe des Jahres.
Inaug.-Diss. Göttingen, 1913.
46. KLEBAHN, H., Die wirtswechselnden Rostpilze.
Berlin, 1904.
47. LAGERBERG, T., Granens Topptorka.
Meddel. fr. Statens Skogsförsöksanstalt 10 : 36—43, 1913.
48. LARSEN, C. SYRACH., Rhabdocline Pseudotsugae og Chermes Cooleyi i Skotland. Dansk Skovforenings Tidsskrift 1931, 169—182.
49. LEPIK, E., Differential staining of Peronosporaceae.
Phytopath. 18 : 869—872, 1928.
50. LIDFORSS, B., Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora.
Bot. Cbl. 68 : 33—44. 1896.
51. LIDFORSS, B., Die wintergrüne Flora.
Lunds Universitets Arsskrift N. F. Bd. 2, Afd. 2, No. 13, 1907.
52. LIESE, J., Neue Beobachtungen über Cenangium abietis Pers.
Zeitschr. f. Forst- und Jagdw. 44 : 227—229, 1922.
53. LIESE, J., Erkrankungen der einjährigen Kieferkeimpflanzen durch Cenangium abietis im Frühjahr 1930. Dtsche Forstztg. 45 : 490—491. 1930.
54. LIESE, J., Zur Rhabdoclinekrankheit der Douglasie.
Forstarchiv 7 : 341—346. 1931.
55. LIESE, J., Deutsche Forst-Zeitung (No. 19) 47 (1932).
56. LIESE, J., Bemerkungen zu vorstehenden Ausführungen.
Forstarchiv 8 : 245—247. 1932.
57. MAINS, E. B. and JACKSON, H. S., Physiologic specialization in the leaf-rust of wheat, Puccinia triticina Erikss.
Phytopath. 16 : 89—120, 1926.

58. MAIRE, R., Une maladie du sapin de Douglas (Pseudotsuga taxifolia) due au Rhabdocline Pseudotsugae Syd. (Ascomycetes, Phacidiaceae). Rev. Hort. et Agr. Afrique Nord. 35 : 39—40, 1931.
59. MAYR, H., Die Waldungen von Nord-Amerika. 1890.
60. MAYR, H., Kleinere Mitteilungen über Coniferen. Mitt. d. Deutschen Dendrolog. Ges. 10. (21e Aufl. 1910) : 318—319, 1901.
61. MAYR, H., Fremdl. Wald und Parkbäume f. Europa, 1906.
62. MAYR, H., Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage, 1909.
63. MAYR, H., Die Einwirkung der Octoberfröste 1908 auf Wald- und Parkbäume. Mitt. d. Deutschen Dendrol. Ges. 18 : 136—147, 1909
64. MER, E., De la constitution et des fonctions des feuilles hivernales. Bull. d. la Soc. bot. de France, 23 : 231—238, 1876.
65. MER, E., Influence de quelques causes internes sur la présence de l'amidon dans les feuilles. Comptes Rendus d. l'Ac. d. Sc. 112 : 248—250, 1891.
66. MIGULA, W., Kryptogamen-Flora (Thomé Flora v. Deutschland Bd. X, 2). Bd. III Pilze II, 1913.
67. MIYAKE, KIICHI., On the starch of evergreen leaves and its relation to photosynthesis during the winter. Bot. Gaz. 33 : 321—340, 1902.
68. MÜNCH, E., Anbauversuch mit Douglasfichten verschiedener Herkunft und andern Nadelholzarten. Mitt.d. D. Dendrol. Ges. 33 : 61—79, 1923.
69. MÜNCH, E., Klimarassen der Douglasie.
69a. MÜNCH, E., Die Douglasienschütte im Rheinland. Dt. Forstwirt 14 : 443—444, 1932. Centr. bl. f. d. ges. Forstwesen 54 : 254—260. 1928.
70. NANNFELDT, J. A., Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten. Nova Acta Regiae Societ. Scientiar. Upsaliensis. Ser. IV. Vol. 8, No. 2.
71. NEGER, F. W., Zur Mechanik des Nadelfalles der Fichte. Naturw. Ztschr. f. F. und L. 9 : 214—223, 1911.
72. OPPERMAN, A., Racer of Douglasie og Sitkagran. Det forstl. Forsögsvaesen i Danmark 10 : 85—178, 1929.
73. PLASSMANN, Eine neue Pilzkrankheit der Douglasien. Dt. Forstwirt 12 : 843—844, 1930.
74. PLETTENBERG, v., Rhabdocline Pseudotsugae. Forstw. Centralblatt 53 : 772, 1931.
75. POETEREN, N. VAN., Geen aantasting door Rhabdocline van Abies pinsapo en Abies nobilis. Tijdschrift over plantenziekten 37 : 68, 1931.
76. PREISING, F. A., Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel des immergrünen Laubblattes im Laufe eines Jahres. Bot. Arch. 30 : 241—306, 1930.
77. REHDER, A., Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. (Arnold Arbor. Harvard Un.) New York 1927.
78. REHM, H., Ascomyceten: Hysteriaceen und Discomyceten. Rabenhorst's Kryptogamenflora 3, 1896.
79. ROEPKE, W., Verdere gegevens omtrent de iepenziekte en de iepenspintkever. Tijdschr. over Plantenziekten 36 : 232—236, 1930.
80. ROHDE, TH., Das Vordringen der Rhabdocline-Schütte in Deutschland. Forstarchiv 8 : 247—249, 1932.

81. SACHS, J., Microchemische Untersuchungen.
Flora 20 : 289—301; 313—320; 326—336, 1862.
82. SCHULZ, E., Ueber die Reservestoffe in immergrünen Blättern.
Flora 71 : 223—241 en 248—258, 1888.
83. SCHUPHAN, W., Verdächtige Krankheitserscheinungen an Jungkoniferenbeständen in Boskoop.
Gartenw. 34 : 564, 1930.
84. SCHWARZ, F., Die Erkrankung der Kiefern durch Cenangium abietis. Beitrag zur Geschichte einer Pilzepidemie. Jena 1895.
85. SCHWERIN, Graf VON, Neue Gehölze.
Ber. d. D. Dendrol. Ges. 16 : 257, 1907.
86. SCHWERIN, Graf VON, Die Douglasfichte.
Mitt. d. D. Dendrol. Ges. 32 : 53—67, 1922.
87. SCHWERIN, Graf VON, Welche Form der Douglasfichte sollen wir anpflanzen?
Mitt. d. D. Dendrol. Ges. 33 : 90 : 97, 1923.
88. SORAUER, P., Beitrag zur anatomischen Analyse rauchbeschädigter Pflanzen. Landw. Jahrb. 37 : 673—710, 1908.
89. STAKMAN, E. C., and HENRY, A. C. e.a. Journ. Agr. Res. 24 : 599—605, 1923.
90. STUDHALTER, R. A. and RUGGLES, A. G., Insects as carriers of the Chestnut blight fungus. Pennsylvania Dpt. Forestry, Bull. 12, 1915.
91. SYDOW, H., und PETRAK, F., Ein Beitrag zur Kenntnis der Pilzflora Nordamerikas insbesondere der nordwestlichen Staaten.
Ann. Mycol. 20 : 178—218, 1922.
92. TUBEUF, C., Freiherr VON, Schilderungen und Bilder aus nordamerikanischen Wäldern, 1ste Fortsetzung.
Naturw. Zeitschr.f. Forst- und Landwirtschaft 17 : 1—44, 1919. (Die blaue Douglastanne 17 : 14—25).
93. TUBEUF, C., Freiherr VON, Reichspflanzenschutzgesetz.
Ztschr.f. Pflanzenz.kr. ht. u Pfl. sch. 38 : 65—70, 1928.
94. TUBEUF, C., Freiherr VON, Eine neue Krankheit der Douglastanne.
Ztschr.f. Pflanz. kr. ht. u Pfl.sch. 38 : 70—78, 1928.
95. TUBEUF, C., Freiherr VON, Eine neue Krankheit der Douglastanne. Reichspflanzenschutzgesetz.
Ztschr.f. Pflanzenkr. und Pflanzens. 40:305—313 en 313—315, 1930.
96. TUBEUF, C., Freiherr VON, Die Gefahr der Rhabdocline für die Douglasie in Deutschland und ihre Bekämpfung.
Zeitschr.f. Pflanzenkr. hth. und Pflanzenschutz 40 : 390—393, 1930.
97. TUBEUF, C., Freiherr VON, Auskünfte.
Zeitschr.f. Pflanzenkr.htn. und Pflanzenschutz. 40 : 394—395, 1930.
98. TUBEUF, C., Freiherr VON, Schutz vor der Einschleppung von Nadelholzschädlingen mit den Samen.
Zeitschr.f. Pflanzenkr. und Pflanzenschutz 40 : 521—526, 1930.
99. TUBEUF, C., Freiherr VON, Auskunft über Douglasienkrankheiten.
Ztschr.f. Pfl.kr.ht. und Pfl.sch. 41 : 253—254, 1931.
100. TUBEUF, C., Freiherr VON, Das Spiel mit dem Feuer.
Ztschr.f. Pflanzenkr. und Pflanzenschutz 41 : 333—339, 1931.
101. TUBEUF, C., Freiherr VON, Was uns zum Schutze der Douglasie nottut.
Dt. Forstwirt 13 : 690—691, 1932.
102. TUMANOW, I. I., Das Abhärten winterannueller Pflanzen gegen niedrige Temperaturen.
Phytopath. Ztschr. 3 : 303—334, 1931.

103. VLOTEN, H. VAN, Aantasting van Pseudotsuga taxifolia Britton (Douglasspar) door Rhabdocline Pseudotsugae Sydow en Chermes Cooleyi Gilette Nederl. Boschb. tijdschr. 3 : 283—298, 1930.
104. WALKER, J. C., Disease resistance to onion smudge. Journ. Agr. Res. 24 : 1019—1040, 1923.
105. WALKER, J. C., and LINDEGREN, C. C., Further studies on the relation of onion scale pigmentation to disease resistance. Journ. Agr. Res. 29 : 507—514, 1924.
106. WELLENSIEK, S. J., Variatie in de ontluiking van beuken. Landbk. Tijdschr. 38 : 167—171, 1926.
107. WEIR, J. R., A needle blight of Douglas fir. Journ. Agr. Res. 10 : 99—103, 1917.
108. WILSON, M., Defoliation of the Douglasfir. Gard. Chron. 81 : 323—324, 1927.
109. WILSON, M. and WILSON, M. J. F., Rhabdocline Pseudotsugae Syd.: A new disease of the Douglas fir in Scotland. Transactions Royal Scottish Arboricultural Society 40 : 37—40, 1926.

INHOUD

Inleiding 1

Hoofdstuk I. Biologie, morphologie en systematische plaats van Rhabdocline Pseudotsugae Sydow 3
§ 1. Inleiding 3
§ 2. Kieming der ascosporen 5
Literatuur. — Kieming op kunstmatige voedingsbodems — Kieming in de natuur.
§ 3. Infectie der naalden 11
§ 4. Het intracellulaire mycelium 15
§ 5. Het intercellulaire mycelium 17
§ 6. De fructificatie 19
§ 7. De mogelijkheid van het optreden van een conidiënvorm van Rhabdocline Pseudotsugae Syd. en opmerkingen over verwante gevallen bij andere boomziekten 20
§ 8. De systematische plaats van Rhabdocline Pseudotsugae Sydow 30

Hoofdstuk II. De ziekte van Douglassparren veroorzaakt door Rhabdocline Pseudotsugae Sydow 38
§ 1. Inleiding 38
§ 2. Uitwendige symptomen aan de naalden 42
§ 3. Anatomisch pathologische verschijnselen in de naalden .. 48
§ 4. Het afvallen van de naalden 62
§ 5. Geographische verspreiding van de ziekte 65
§ 6. De wijze van verspreiding der ziekte 67

§ 7. Bestrijding en maatregelen tegen de uitbreiding van de ziekte 76

Hoofdstuk III. Resistentie en immuniteit ten opzichte van Rhabdocline Pseudotsugae Sydow 80
§ 1. Inleiding 80
§ 2. Pseudotsuga Douglasii Carrière en Pseudotsuga glauca Mayr, hun rassen en intermediaire vormen 82
§ 3. Verschillen in resistentie tegen Rhabdocline Pseudotsugae Sydow 98
§ 4. Verschillen in immuniteit voor Rhabdocline Pseudotsugae Sydow 105
§ 5. Over Biotypen van Rhabdocline Pseudotsugae Sydow .. 110

Hoofdstuk IV. Bespreking van de belangrijkste resultaten .. 113
Samenvatting 119
Deutscher Auszug 123
Literatuur 161