

HEKSENBEZEMVERSCIJNSELEN

EEN PATHOLOGISCH-MORFOLOGISCH ONDERZOEK

WITCHES' BROOM PHENOMENA, A PATHO-MORPHOLOGICAL STUDY

door/by

L. BOS

*Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie van de
Landbouwhogeschool, Wageningen, Nederland
(Miscellaneous Publication; tevens Meded. no. 1
van het Laboratorium voor Virologie, Wageningen)*

(Ontvangen/Received 26. 10. '56)

INHOUD

HOOFDSTUK I. Algemene inleiding	2
HOOFDSTUK II. Beschrijving en analyse van de heksenbezemverschijnselen	4
1. Inleiding	4
2. <i>Crotalaria juncea</i> L. en <i>C. usaramoensis</i> BAK. F.	4
3. Andere tropische soorten	11
a. <i>Arachis hypogaea</i> L.	11
b. <i>Phaseolus calcaratus</i> ROXB.	13
c. <i>Phaseolus lunatus</i> L.	14
d. <i>Phaseolus radiatus</i> L.	14
e. <i>Vigna sinensis</i> ENDL.	15
4. Soorten waarbij in Nederland identieke verschijnselen zijn waargenomen	15
a. <i>Rubus idaeus</i> L.	16
b. <i>Tropaeolum majus</i> L.	18
5. Samenvatting	22
HOOFDSTUK III. Bloemoplossingsverschijnselen waarvan het optreden niet gepaard gaat met heksenbezemvorming	23
1. Inleiding	23
2. Relatie bloemoplossing - heksenbezemvorming	23
3. Samenvatting	25
HOOFDSTUK IV. Literatuur met betrekking tot de heksenbezemverschijnselen	25
1. Inleiding	25
2. Soorten waarbij in Indonesië heksenbezemverschijnselen epidemisch optreden	25
3. Soorten waarbij in Nederland heksenbezemverschijnselen epidemisch optreden	31
4. Samenvatting	32
HOOFDSTUK V. Morfologische beschouwingen	33
1. Inleiding	33
2. Bloemoplossing - morfologische waarde van de bloem	33
a. Algemeen; de bloem	33

2049002

b. Carpellum en ovula	35
α. Morfologische waarde van het carpellum	35
β. Morfologische waarde van het ovulum	37
γ. Bouw van het macrosporofyl	38
c. Conclusie; spruithypothese	41
3. Heksenbezemvorming – morfologische waarde van bloemgestellen; de vertakkingswijze der plant	42
a. De „knobbels” van verschillende Papilionaceae	42
b. Gesubordineerde knoppen	43
4. Relatie bloemoplossing – heksenbezemgroei; antagonisme generatieve – vegetatieve activiteit	44
5. Samenvatting	45
HOOFDSTUK VI. Pathologische beschouwingen	46
1. Inleiding	46
2. Factoren welke heksenbezemverschijnselen veroorzaken	46
a. Virussen	46
b. Plantaardige en dierlijke parasieten	58
c. Erfelijke factoren	59
d. Conclusie	60
3. Wijze waarop de heksenbezemverwekkers de fysiologie van de waardplant verstoren	60
4. Samenvatting	65
Summary	65
Geciteerde literatuur	72

HOOFDSTUK I

ALGEMENE INLEIDING

Plaatselijke ophopingen van meestal rechtopstaande takjes in bomen en struiken zijn reeds lang bekend onder de naam *heksenbezems*. Ze kunnen worden veroorzaakt door bepaalde schimmels, mijten of insecten, maar ook door parasitaire hogere planten en misschien door erfelijke factoren.

Tijdens een verblijf van enkele maanden in de eerste helft van 1950 in Bogor (Indonesië), viel mijn aandacht bij verschillende plantesoorten op groeiafwijkingen, die deden denken aan heksenbezems, gepaard met velerlei bloemafwijkingen. Van deze afwijkingen was reeds bekend dat ze werden veroorzaakt door een virus.

In de proeftuin van de Onderafdeling voor Eénjarige Gewassen van het Algemeen Proefstation voor de Landbouw (A.P.L.) kwam deze virusziekte toen op vrij grote schaal voor in verschillende vlinderbloemige gewassen, voornamelijk *Crotalaria*. Ook elders blijkt de ziekte op te treden.

In Nederland komen identieke verschijnselen voor. De symptomen van de „dwergziekte” van framboos en braam blijken geheel overeen te komen met die van reeds genoemde ziekte van *Crotalaria*. De ziekte wordt hier eveneens door een virus veroorzaakt. Voorts vertoonden in het najaar van 1955 een aantal kruidachtige sierplanten, hoofdzakelijk *Tropaeolum*, in het Arboretum van de Landbouwhogeschool te Wageningen dezelfde verschijnselen. De oorzaak hiervan kon nog niet definitief worden vastgesteld.

Bij nadere bestudering van de literatuur blijken de symptomen van verscheidene virusziekten overeen te komen met die van bovengenoemde ziekten.

De verschijnselen van deze groep van virusziekten komen in hoge mate overeen met die van heksenbezems. Ze verschillen in zoverre, dat de virussen door hun zogenaamde systemische werking meestal aan de gehele plant het karakter van een heksenbezem verlenen. Dit is vooral het geval na aantasting in een vroeg ontwikkelingsstadium van de plant. Men spreekt dan ook van *heksenbezemziekten*.

Van deze virusziekten is echter nog weinig bekend; dit geldt vooral de symptomen. Deze verdienen daarom een nadere bestudering. Daartoe werd mij in Bogor de gelegenheid geboden materiaal van zieke planten te verzamelen en te beschrijven. Herbarium- en alcoholmateriaal werd meegebracht naar Nederland voor verder onderzoek. Het onderzoek is grotendeels gebaseerd op de gegevens uit Bogor en is aangevuld met feitenmateriaal betreffende *Rubus* en *Tropaeolum*.

In deze studie zijn de *heksenbezemverschijnselen* allereerst beschreven en geanalyseerd (hoofdstuk II).

De heksenbezemverschijnselen zijn een uiting van abnormale groei. Deze laatste kan in het algemeen tweërlei afwijkingen ten gevolge hebben, namelijk *histoïde* en *organoïde* afwijkingen.

Histoïde afwijkingen zijn amorphe weefselwoekeringen, zoals tumoren en wondweefsel, waaraan geen afzonderlijke organen zijn waar te nemen. Organoïde afwijkingen zijn echter veranderingen van gehele organen: het zijn met morfologische termen te omschrijven *vormafwijkingen*. Tot deze laatste groep moeten de symptomen van de heksenbezemziekten worden gerekend. Zoals nader zal blijken, zijn de heksenbezemziekten gekenmerkt door morfologische afwijkingen, zoals bloemabnormaliteiten en het op grote schaal uitlopen van okselknoppen in de vegetatieve delen en zelfs in de bloemen. Dit geeft aanleiding tot heksenbezemvorming.

Aanvankelijk beschouwde men de vormafwijkingen hoofdzakelijk als *curiositeiten*, waarvoor leverden geen materiaal voor wetenschappelijk onderzoek. Serieuze belangstelling ontstond pas in de loop van de 19e eeuw.

De tak van wetenschap die zich speciaal met vormafwijkingen bezighoudt, is de *teratologie* (teras = wonder). In de uitgebreide teratologische literatuur zijn velerlei bloemafwijkingen beschreven, welke blijken overeen te komen met die, zoals ze voorkomen bij epidemisch optredende heksenbezemziekten en een onderdeel vormen van de heksenbezemverschijnselen. Daarom dringt zich de vraag op, of deze incidenteel beschreven afwijkingen iets hebben uit te staan met heksenbezemverschijnselen en welke eventueel de relatie is tussen bloemafwijkingen en heksenbezems (hoofdstuk III).

Daarna zal het mogelijk zijn de gegevens uit de literatuur beter te beoordelen en een overzicht te geven van datgene, wat reeds bekend is met betrekking tot de beschreven heksenbezemverschijnselen (hoofdstuk IV).

In de teratologie heeft men zich overwegend met de morfologie van de afwijkingen bezig gehouden. Zo hebben ook de heksenbezemverschijnselen een *morfologische* betekenis. Ze zullen blijken bij te dragen tot een beter begrip van de morfologische waarde van verschillende delen van het plantelichaam.

In deze studie zal naar aanleiding van de bloemabnormaliteiten dan ook vooral aandacht worden besteed aan de bloem. Uitgaande van de heksenbezemvorming zal voorts worden gelet op bloemgestellen en vegetatieve delen en in het bijzonder op de vertakkingswijze der plant (hoofdstuk V).

PEYRITSCH (1882) slaagde als eerste erin, kunstmatig bloemafwijkingen op te wekken en de rol van bepaalde insecten daarbij aan te tonen. Sindsdien is van vele vormafwijkingen de oorzaak bekend geworden en bestudeerd.

Gaat men uit van de definitie, dat een ziekte de reactie is van het organisme op de inwerking van één of andere, meestal parasitaire, factor, dan kunnen de vormafwijkingen met recht ziekteverschijnselen worden genoemd, vooral wanneer het leven van de plant of van delen daarvan, wordt bedreigd of nadelig beïnvloed. In deze zin hebben we reeds van heksenbezemziekten gesproken. Als symptomen van een ziekte behoren de heksenbezemverschijnselen nu tevens tot het werkterrein van de fytopathologie. De teratologie wordt daarom tegenwoordig ook wel *pathologische morfologie* genoemd.

Zo hebben de heksenbezemverschijnselen tevens een *pathologische* betekenis. Daar in de plant vorm en functie ten nauwste samenhangen (fysiologische morfologie), zal de bestudering van de morfologie der ziektesymptomen tenslotte aanwijzingen geven voor de wijze, waarop de diverse heksenbezemverwekkers ingrijpen in de fysiologie van de plant en hoe deze wordt verstoord (hoofdstuk VI).

HOOFDSTUK II

BESCHRIJVING EN ANALYSE VAN DE HEKSENBEZEMVERSCIJNSELEN

1. INLEIDING

In 1950 vertoonden vele planten van een aantal vlinderbloemige gewassen in de proeftuin van de Onderafdeling voor Eénjarige Gewassen van het Algemeen Proefstation voor de Landbouw te Bogor, op heksenbezems lijkende afwijkingen en velerlei bloemabnormaliteiten. Deze afwijkingen bleken bij verschillende plantesoorten overeen te komen. Daarom zou kunnen worden volstaan met het geven van een gedetailleerde beschrijving en analyse van de verschijnselen bij één enkele soort. Op grond van het beschikbare materiaal werden hiervoor echter twee soorten van het geslacht *Crotalaria* gekozen.

Toch kunnen naar geslacht en zelfs naar soort, bepaalde afwijkingen meer of minder duidelijk op de voorgrond treden. Daarom zullen de verschijnselen van andere tropische vlinderbloemigen beknopt worden samengevat. Hetzelfde zal worden gedaan met de afwijkingen, zoals die in Nederland zijn waargenomen bij de geslachten *Rubus* en *Tropaeolum*.

2. CROTALARIA JUNCEA L. EN C. USARAMOENSIS BAK. F.

Bij een groot aantal soorten van het geslacht *Crotalaria* (waarvan in de tropen vele soorten als groenbemester worden verbouwd) zijn heksenbezemverschijnselen waargenomen. In 1950 waren in Bogor alleen *C. juncea* en *C. usaramoensis* ter beschikking. Van deze twee soorten heeft *C. juncea* de grootste bloemen en de duidelijkste bloemafwijkingen. Deze soort raakte die zomer echter spoedig uitgebloeid. Daarna bleef uitsluitend *C. usaramoensis* beschikbaar, zodat het onderzoek hierop grotendeels is gebaseerd.

Het ziektebeeld is, zoals nog nader zal blijken, sterk afhankelijk van de ontwikkelingstoestand van de plant op het tijdstip van infectie. Dit beeld kan daar-

om alle denkbare overgangsstadia vertonen van vrijwel niet tot zeer sterk aangetast. Dit moge blijken uit de beschrijving van twee planten van *C. usaramoensis*, welke zich in twee sterk uiteenlopende stadia van heksenbezemaantasting bevinden en de vergelijking van deze stadia met de normale toestand (foto 1).

a. Exemplaar van *C. usaramoensis* dat in een laat ontwikkelingsstadium ziek geworden is. De aantasting is hoofdzakelijk zichtbaar aan de bloemgestellen welke het karakter hebben van heksenbezems (foto 1 B).

Hoogte ($\pm 1,60$ m) en vertakking normaal. Aan de gehele plant abnormaal groot aantal okselknoppen uitgelopen; aldus ontstane takjes slechts zwak ontwikkeld, rechtopstaand. *Blad*: doorgaans normaal, drietallig, blaadjes 1,5–10 cm lang en 1–3,5 cm breed; aan nieuwgevormde zijtakjes: klein, blaadjes 5 mm lang en 2–3 mm breed, lichtgroen van kleur.

Bloemgestellen: eindstandige bloemtrossen aan hoofdas en aan zijassen van eerste orde: variërend in lengte, meestal korter dan normaal (± 20 cm), naar de top vaak sterk gedrongen; bloemtrossen aan uiteinden der zijassen van tweede orde: slechts ± 1 cm lang, zeer gedrongen, niet meer als zodanig te herkennen. *Schutblaadjes*: normaal, slipvormig, ± 2 mm lang.

Bloemen: alle geheel groen van kleur (*chloranthie*), bloemdelen meer of minder bladachtig (*phyllodie*). *Bloemstelen*: 2–3 cm lang (normaal: $\pm 0,5$ cm); steelblaadjes 1 cm onder de kelk ingeplant (normaal: op dezelfde hoogte als de kelk). *Kelk*: normaal vergroeidbladig, 5-spletig, slippen ± 5 mm lang (normaal: 1,5–2 mm); in het apicale deel der bloemtros minder vergroeid, kelkbladen 5–10 mm lang (normaal: 3,5–4,5 mm), hypertrofie naar de top der bloemtros toenemend. *Kroon*: groen, vaak wel iets lichter gekleurd dan de overige bloemdelen; kroonbladen in het basale deel der bloemtrossen aan de vorm nog te herkennen, naar de top doorgaans niet meer. *Meeldraden*: vergroend en bladachtig, geheel vrij (normaal: éénbroederig), steeds steriel, meestal aan de vorm nog wel als meeldraad te herkennen, soms in het geheel niet meer. *Stamper*: steeds vervormd tot sterk gerimpeld bladachtig orgaan, buiknaad vaak gedeeltelijk los, in het basale deel der bloemtrossen vruchtbeginsel vaak nog geheel of gedeeltelijk gesloten en 1–1,5 cm lang (foto 4 B), naar de top der trossen echter geheel open en uitgroeid tot ééntallig („nultjukkig”) blad, doorgaans met duidelijk gewricht, meestal van dezelfde lengte als normale peul (2,5–3 cm) soms iets langer, vaak duidelijke randnerven, meestal duidelijk gesteeld (enkele mm tot 1 cm). *Zaadbeginsels*: in gedeeltelijk open vruchtbeginsel duidelijk bladachtig; langs de rand van geheel open „vruchtblad” meestal ontbrekend, soms aanwezig als kleine bladslipjes.

Bloembodem: In de abnormale bloemen ontwikkelt het lid dat het vruchtblad draagt, zich vrijwel steeds op opvallende wijze tot een gynofoor (lengte variërend van zeer kort tot bijna 1 cm). In de jongste bloemen (boven in de bloemtrossen of in bloemgestellen aan de top van zijassen) is de top van de bloembodem „doorgegroeid” tot een 1–5 cm lang takje dat met kleine bladeren is bezet: mediane of centrale proliferatie (=spruitvorming). Zo krijgt een dergelijke bloemtros een gedrongen habitus als van een heksenbezem. Tegen de grote hoeveelheid kleine drietallige bladeren daarvan, steken de relatief grote, gesteelde, „ééntallige”, open „vruchtbladen” duidelijk af (foto 4 C).

De bloemen aan de top van de bloemtrossen der zijassen van eerste en van tweede orde zijn vrijwel niet meer te herkennen. Ze bestaan nog slechts

uit een opeenhoping van kleine schutbladvormige bladen (± 2 mm lang), in de oksel waarvan doorgaans weer een knop zichtbaar is (*bracteomanie*) (foto 4 E).

b. Exemplaar van *C. usaramoensis* dat in een vroeg ontwikkelingsstadium ziek geworden is. De plant is geheel aangetast, dwergachtig gedrongen en heeft geheel de habitus van een heksenbezem (foto 1 C).

Slechts ± 70 cm hoog, hoofdas 55 cm lang; abnormaal sterke vertakking beginnend vlak boven de grond: per bladoksel meerdere knoppen uitgelopen; door de sterke vertakking en het loodrecht omhooggroeien der zijtakken, plant compact, met de habitus van een heksenbezem, op grond van de geringe afmetingen ook wel „dwergplant” genoemd. *Blad*: klein, schijf der blaadjes 1–2,5 cm lang.

Bloemgestellen: a. bloemtros aan het uiteinde van de hoofdas, geheel over- en omgroeid door zijtakken; sterk gedrongen, slechts 5 cm lang. *Bloemen*: vrijwel niet te herkennen; mediane- maar ook *laterale proliferatie* (spruitvorming uit de oksel van bloembladen) (foto 4 D); aan deze spruiten eveneens buitensporige ontwikkeling van okselknoppen, blad hiervan zeer klein 2–3 mm). Kelk vaak nog geheel of gedeeltelijk verschrompeld aanwezig. Kroonbladen, meeldraden en stamper meestal geheel verschrompeld of verdwenen.

b. bloemtrossen aan uiteinde der zijassen van eerste orde: ± 25 cm lang; bracteomane bloemen; bloemstelen naar de top der tros afnemend in lengte van 2 cm tot 1 mm. In apicale deel van één van deze trossen op de plaats der bloemen zijtakjes, welke in niets meer aan bloemen herinneren.

Aangetaste planten vallen soms tevens op door mozaïekverschijnselen. Soms zijn de bladeren geheel geelgroen. Deze voelen bovendien vaak iets leerachtig aan. Ook zijn de bladeren soms onregelmatig gebobeld of langs de rand gegolfd. Het optreden van deze verschijnselen is echter geen regel (zie ook p. 48).

Uit deze globale beschrijving van het ziektebeeld blijkt, dat de heksenbezem-ziekte van *Crotalaria* onder meer wordt gekarakteriseerd door een buitensporig en voortijdig uitlopen van okselknoppen. Deze abnormaal versterkte vegetatieve activiteit heeft het ontstaan van heksenbezems ten gevolge. Tenslotte kan op deze wijze de hele plant de habitus van een heksenbezem krijgen.

Bovendien wordt de ziekte gekenmerkt door het optreden van velerlei bloemafwijkingen: de bloemen zijn min of meer vegetatief geworden. Ze vertonen meer vegetatieve eigenschappen naarmate ze in een bloemgestel een hogere plaats innemen (foto 4) of geplaatst zijn in bloemgestellen aan zijtakken van hogere orde, dus naarmate ze jonger zijn. De generatieve activiteit (aanleg en ontwikkeling) blijkt in de zieke planten plotseling te zijn opgeheven. Planten welke vroeg zijn aangetast, komen geheel niet meer tot bloei. Datgene wat vóór het moment van opheffing van de generatieve tendens reeds gedeeltelijk generatief was aangelegd, groeit vegetatief verder. Dit geeft aanleiding tot het ontstaan van produkten tussen normale bloemen en vegetatieve spruiten.

De bloemafwijkingen vormen dus niet een chaos van willekeurige abnormiteiten, maar ze zijn alle een zeer bepaald onderdeel van het proces, dat in de teratologie *bloemplossing* of *antholyse* wordt genoemd. Deze antholyse omvat,

zoals reeds bleek bij de beschrijving van zieke planten, een complex van verschijnselen, onder andere chloranthie, fyllodie, apostasie (p. 11) en proliferatie. Daar de groene kleur van deze zieke bloemen het meest opvalt, noemt men dit geheel van verschijnselen ook vaak „vergroening”, chloranthie of *virescentie*. Dit is echter onjuist. Vergroening is slechts het eerste stadium van het proces van bloemoplossing. Bloemorganen welke in normale toestand anders gekleurd zijn, zijn daarbij groen geworden; ze hebben dan echter nog wel de hun toekomstige vorm en plaats.

Crotalaria-planten welke zijn aangetast door de heksenbezemziekte, vertonen bijzonder fraai alle verschijnselen van bloemoplossing. Het materiaal laat alle denkbare overgangsstadia zien van normaal generatief tot geheel vegetatief. Aan de hand van hier afgebeelde voorbeelden volgt thans een beschrijving van de meest karakteristieke stadia van bloemoplossing.

1e stadium, fig. 1 (*C. juncea*)

Bloemsteel: $\pm 2,5$ cm lang (normaal: 0,5 cm); inplanting en afmetingen der steelblaadjes normaal. *Kelk*: kelkslippen vaak nog gedeeltelijk vergroeid, zoals in normale toestand, bij verdergaande antholyse geheel losstaand, soms hypertroof. *Kroon*: kroonbladen aan hun vorm nog duidelijk te onderscheiden in vlag, zwaarden en kiel; erg onregelmatig van vorm; in grootte variërend van normaal tot sterk gereduceerd (0,5 cm); kleur groen, soms lichter dan de overige bloemdelen. *Meeldraden*: geheel vrij (normaal: éénbroederig); meestal korter dan normaal; fyllodie: wisselend van groene, steriele, overigens normaal gevormde meeldraden, tot kleine smalle bladen, daartussen overgangsvormen. *Stamper*: hypertroof, soms ± 3 cm lang, nog geheel gesloten, boven de bloem uitstekend, sterk gerimpeld en bladachtig, vaak onregelmatig van vorm; toegespitste top (= stijlrudiment); stempel ontbreekt. *Zaadbeginsels*: langs de buiknaad duidelijk aanwezig; in geringe mate bladachtig: langs de hoofdnerf samengegevouwen bladachtige orgaantjes metnucellus in een min of meer zakvormige uitstulping van de hoofdnerf. *Bloembodem*: normaal.

2e stadium, fig. 2 (*C. usaramoensis*)

Bloemsteel, *kelk*, *kroon* en *meeldraden* vertonen in dit stadium dezelfde afwijkingen als van het vorige stadium zijn beschreven. *Stamper*: vruchtbeginsel hypertroof; carpellum veelal aanwezig als zittend, geheel open blad, vruchtbladranden gedeeltelijk of reeds geheel vrij; bladschijf onregelmatig gerimpeld; randnerven duidelijk ontwikkeld; stijl en stempel verdwenen. *Zaadbeginsels*: aanwezig in de vorm van kleine blaadjes of bladslipjes langs de rand van het vrucht-

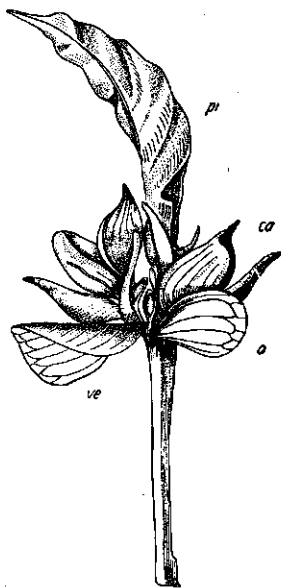


FIG. 1.

Crotalaria juncea. Eerste stadium van antholyse. Vergroening en begin van fyllodie. ve vlag, a zwaarden, ca kiel, pi stamper. ($\frac{1}{3} \times$).

Crotalaria juncea. First stage of antholysis. Virescence and beginning phyllody. ve standard, a wings, ca keel, pi pistil.

blad; zittend; 1–5 mm lang; nucellus geheel ontbrekend. *Bloembodem*: gynofoor steeds duidelijk ontwikkeld, in het exemplaar van fig. 2 bijna 1 cm lang; op de top der bloembodem begin van centrale proliferatie.

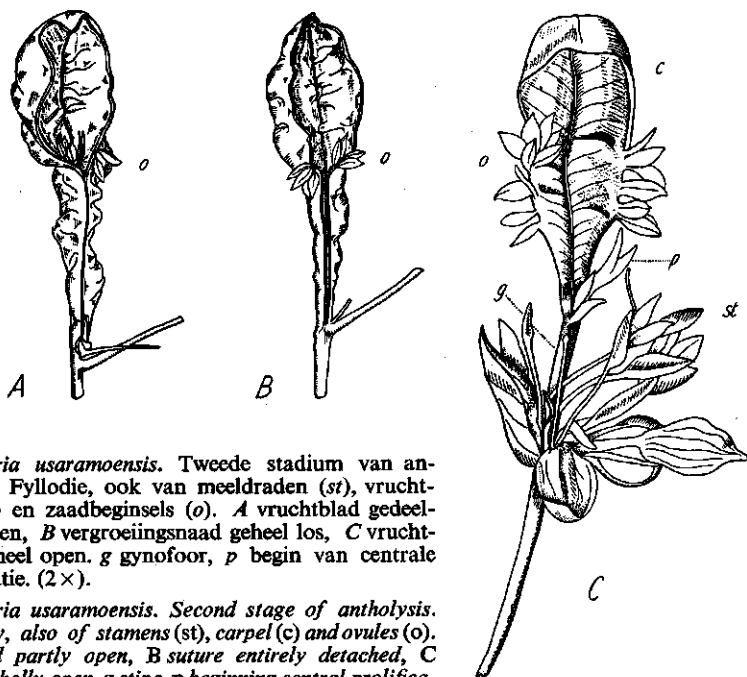


FIG. 2.

Crotalaria usaramoensis. Tweede stadium van antholyse. Fyllodie, ook van meeldraden (st), vruchtblad (c) en zaadbeginsels (o). A vruchtblad gedeeltelijk open, B vergroeiingsnaad geheel los, C vruchtblad geheel open. g gynofoor, p begin van centrale proliferatie. (2×).

Crotalaria usaramoensis. Second stage of antholysis. Phyllody, also of stamens (st), carpel (c) and ovules (o). A carpel partly open, B suture entirely detached, C carpel wholly open. g stipe, p beginning central proliferation.

3e stadium, fig. 3 (*C. usaramoensis*)

Bloemsteel, kelk, kroon en meeldraden: dezelfde afwijkingen als in 1e en 2e stadium; soms duidelijker fyllodie. *Stamper*: vruchtbeginsel hypertroof; vruchtblad geheel open, kort gesteel, aanwezig als groot ééntallig blad, vaak met een duidelijk gewricht en opvallende randnerven, schuin boven de andere bloemdelen uitstekend. Op p. 5 werd reeds beschreven hoe deze grote „peulbladen” op opmerkelijke wijze buiten het groene, heksenbezemachtige bloemgestel uitsteken (foto 4 C), opvallend door ééntalligheid, grote afmetingen en vaak duidelijk ontwikkelde randnerven. *Zaadbeginsels*: geheel ontbrekend. *Bloembodem*: gynofoor en begin van centrale proliferatie.

4e stadium, fig. 4 (*C. usaramoensis*)

Bloemsteel, kelk, kroon en meeldraden: als in voorgaande stadia. *Stamper*: als in voorgaand stadium; „peulblad” van afgebeeld exemplaar opvallend groot: 3,2 cm lang en 1,8 cm breed. *Bloembodem*: gynofoor; centrale proliferatie: tak met volkomen normaal gevormde, kleine, drietallige bladeren; begin van laterale proliferatie: in de oksel van bloemorganen vorming van kleine zijtakjes, in afgebeeld exemplaar reeds 9 in totaal, zelfs duidelijk in de oksel van het vruchtblad.

FIG. 3



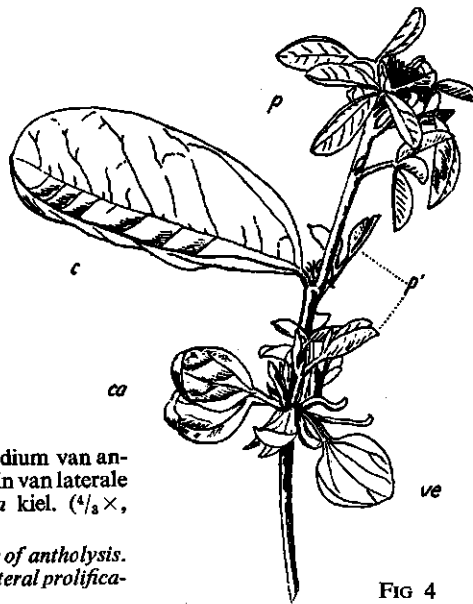
FIG. 3.

Crotalaria usaramoensis. Derde stadium van antholyse. c „éénvallig” open vruchtblad zonder zaadbeginsels. g gynofoor, p centrale proliferatie. (2×).

Crotalaria usaramoensis. Third stage of antholysis. c „unifoliate” open carpel without ovules. g stipe, p central proliferation.

FIG. 4. *Crotalaria usaramoensis*. Vierde stadium van antholyse. p centrale proliferatie, p' begin van laterale proliferatie, c carpellum, ve vlag, ca kiel. ($\frac{1}{3}\times$, tek. A.P.L. *)

Crotalaria usaramoensis. Fourth stage of antholysis. p central proliferation, p' beginning lateral proliferation, c carpel, ve standard, ca keel.



5e stadium, fig. 5 (*C. usaramoensis*)

Bloemsteel: als in voorgaande stadia; steelblaadjes iets lager dan de kelk geplaatst. **Kelk:** meestal nog duidelijk aanwezig. **Kroon en meeldraden:** klein, gedeeltelijk verschrompeld of geheel verdwenen. **Stamper:** „peulblad” meestal verdwenen. **Bloembodem:** meestal hoofdzakelijk centrale proliferatie: dun takje van soms 20 cm lengte, dan weinig op de voorgrond tredende laterale proliferatie; soms laterale proliferatie het duidelijkst (fig. 5 linker „bloem”); ontstane spruitjes bezet met zeer kleine bladeren en opvallend rechtopstaand.

*) Van de tekeningen van het Algemeen Proefstation voor de Landbouw te Bogor stonden slechts foto's ter beschikking.

Door de buitensporige ontwikkeling van spruiten zijn de bloemtrossen geworden tot dichte heksenbezems (foto 4 D, een gedeelte hiervan afgebeeld in fig. 5). Slechts doordat de profyllen duidelijk aanwezig zijn en de bloembodem nog als verdikte ring terug te vinden is, zijn de zijassen nog als „bloem” te herkennen.

FIG. 5.

Crotalaria usaramoensis. Vijfde stadium van antholyse (gedeelte van bloemgestel D uit foto 4). Massale proliferatie. *pr* profyllen, *k* kelk. ($\frac{1}{3} \times$, tek. A.P.L.)

Crotalaria usaramoensis. Fifth stage of antholysis (part of inflorescence D in photo 4). Excessive proliferation. *pr* prophylls, *k* calyx.



FIG. 5



FIG. 6

FIG. 6.

Crotalaria usaramoensis. Zesde stadium van antholyse (gedeelte uit bloemgestel als in foto 4 E). Bracteomanie en apostasie. (2 $\times$, tek. A.P.L.)

Crotalaria usaramoensis. Sixth stage of antholysis (part of inflorescence resembling that in photo 4 E). Bracteomania and apostasis.

6e stadium, fig. 6 (*C. usaramoensis*)

Bloemsteel: 2 tot 3 maal zo lang als normaal. **Steelblaadjes, kelk- en kroonbladen, meeldraden en vruchtblad:** slipvormig, alle gelijk van vorm en afmetingen, 1–4 mm lang (*bracteomanie*), in de oksel der schutbladvormige kelk- en kroonbladen en meeldraden steeds een duidelijke knop. **Bloembodem:** alle theoretisch aanwezige leden ontwikkeld (gestrekt), daardoor de bloemdelen niet meer geplaatst in kransen zoals normaal, maar in spiralen

(*apostasie*); totale lengte van de takjes die op deze wijze in plaats van bloemen zijn gevormd, 1–3,5 cm; laterale proliferatie: reeds genoemde zijknoppen ontwikkeld tot eveneens bracteomane takjes van enkele mm lengte, (soms in plaats hiervan zijassen met normale bladeren, assen 0,5–1,5 cm lang).

De takjes zijn nog slechts als „bloem” te herkennen door de aanwezigheid van de profyllen.

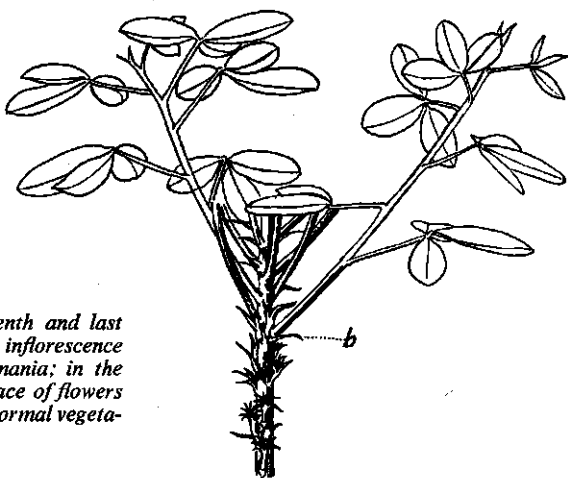
7e stadium, fig. 7 (*C. usaramoensis*)

Figuur 7 geeft een gedeelte van een bloemgestel met bracteomane bloemen weer. In het bovenste gedeelte van dit bloemgestel staan echter op de plaats van bloemen in de oksel der schutblaadjes, volkomen normale vegetatieve zijtakjes. In de bloemtros zijn de laagst geplaatste reeds 5 cm en de hoogst geplaatste 1 cm lang. Deze takjes kunnen uiteraard nog in lengte toenemen. Ze hebben kleine drietallige bladeren met een duidelijk verspreide bladstand. Nevenstaande afbeelding geeft een beeld van de overgang in genoemde bloemtros.

FIG. 7.

Crotalaria usaramoensis. Zevende en laatste stadium van antholyse. Gedeelte uit een bloemgestel met bracteomane bloemen; in het apicale deel van deze tros, op de plaats der bloemen, in de oksel van elk schutblad (*b*) een normaal vegetatief takje met bladeren. ($\frac{4}{3} \times$, tek. A.P.L.)

Crotalaria usaramoensis. Seventh and last stage of antholysis. Part of an inflorescence with flowers showing bracteomania; in the apical part of this raceme in place of flowers in the axil of each bract (*b*) a normal vegetative leafy branch.



3. ANDERE TROPISCHE SOORTEN

a. *Arachis hypogaea* L.

De tak van fig. 8 B is van een plant, waarin de ziekte zich pas laat openbaarde. Deze plant heeft daardoor een vrijwel normale habitus.

De gewoonlijk armbloemige, okselstandige en aarvormige *bloemgestellen* (zie b.v. van STEENIS, 1949) zijn doorgegroeid tot zijtakken met normale bladeren. In de bladoksels van het basale deel van deze doorgegroeiende bloemgestellen bevinden zich de bloemen, die vergroening, fyllodie en gedeeltelijk ook proliferatie vertonen.

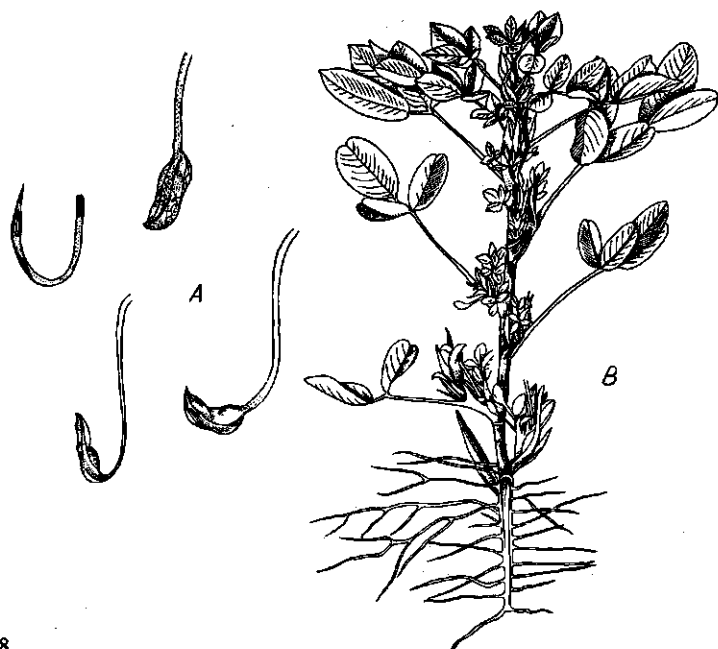


FIG. 8.

Arachis hypogaea. B Heksenbezemzieke tak van een in laat stadium van ontwikkeling aangetaste plant; in de bladoksels aren met bloemen welke antholyse vertonen. A Negatieve geotropie der gynoforen met reeds tot ontwikkeling komende peulen. (A 1x, B $\frac{1}{3}$ x).

Arachis hypogaea. B Witches' broom diseased branch of a plant affected at an advanced stage of development; in the axils of leaves spikes with flowers exhibiting antholysis. A Negative geotropism of stipes with developing pods.

De bloemen zijn niet of uiterst kort gesteeld. De steelblaadjes zijn duidelijk aanwezig. De kelkbuis, die in normale toestand draadvormig en tot 6 cm lang kan zijn (fig. 9 A), is in abnormale bloemen slechts kort (0,5–1 cm). De kelkbladen zijn, evenals in normale toestand, meestal zijdelings vergroeid ($4 + 1$), maar staan soms geheel los van elkaar (fig. 9 C), terwijl ze dan een duidelijke bladschijf hebben. De kroonbladen die bij gezonde planten op de keel van de buisvormige kelk ingeplant zijn, staan reeds vrij op de bloembodem en zijn duidelijk gesteeld. De twee stipulae zijn vaak reeds aanwezig als smalle slipjes. Soms is aan een loofbladachtig kroonblad het eerste paar blaadjes van het tweejukkige *Arachis*-blad al aanwezig. De bladachtige meeldraden zijn aan hun vorm vaak nog wel te herkennen. Het open vruchtblad is veelal aanwezig als een opvallend ééntallig blad (fig. 9 B).

De bloembodem vormt soms een kort gynofoor, daarbij de nauwe kelkbuis zijdelings opensplijtend (fig. 9 D, E). De eindknop van de bloemas (op de top van het gynofoor) groeit meestal uit (mediane proliferatie) en splijt daarbij de steel van het carpellum aan de basis open. De twee afgebeelde bloemen waren zelf nog gesloten, waardoor de ontstane spruit zich buiten de bloembuis ontwikkelde. Meestal echter groeit het vegetatieve spruitje centraal in de bloem onhoog (fig. 9 C).

Ten gevolge van het verder uitgroeien van de in de bloemen ontstane vege-



FIG. 9.

Arachis hypogaea. A normale bloem, lengtedoorsnede (naar TAUBERT, 1894). B-E abnormale bloemen. k kelk, c stamper (vruchtblad), g gynofoor, p centrale proliferatie. ($A \frac{1}{2} \times$, B-E $\frac{3}{2} \times$).

Arachis hypogaea. A normal flower in longitudinal section (after TAUBERT, 1894). B-E abnormal flowers. k calyx, c pistil (carpel), g stipe, p central proliferation.

tatieve spruiten en de ontwikkeling van een groot aantal zijtakken in de bladoksels, wat des te meer het geval is naarmate de plant vroeger ziek werd, wordt de plant tot een karakteristieke heksenbezem. Hiertoe draagt vooral bij, de duidelijk versterkte negatief geotrope groei van alle nieuwgevormde takken.

Zeer opvallend is bij *Arachis* tenslotte het verschijnsel, dat de neerhangende en met hun uiteinde in de grond dringende gynoforen (positieve geotropie) aan zieke planten met hun uiteinde weer loodrecht omhoog krommen. Dit is zelfs het geval wanneer daaraan de ondergrondse ontwikkeling van de vrucht reeds is begonnen (fig. 8 A). Dit is geheel in overeenstemming met de algemene tendens van heksenbezemzieke planten tot versterking van de negatieve geotropie.

b. *Phaseolus calcaratus* ROXB.

In de zieke planten treedt voornamelijk het uitlopen van een buitensporig aantal knoppen per bladoksel op de voorgrond. Dit aantal kan wel zes bedragen (zie ook p. 43). Hieruit ontwikkelen zich lange, dunne, rechtopstaande, met kleine lichtgroene bladeren bezette takjes, die de plant doen worden tot een dichte heksenbezem.

Ook de bloemgestellen en bloemen zijn in laat ziek geworden planten der-

mate doorgroeid, dat ze nauwelijks als zodanig te herkennen zijn. De bloemplossing is veel minder duidelijk dan bij *Crotalaria*, maar toch waren in het beschikbare materiaal opvallende stadia waar te nemen.

In nog geheel groene peulen, welke reeds waren gevormd voordat de plant werd aangetast, gaan zelfs de nog onrijpe zaden uitlopen. Ook de zaden van bijna rijpe peulen lopen uit, maar deze verdrogen gemakkelijk bij verdere rijping.

c. *Phaseolus lunatus* L.

De buitensporige okselknopontwikkeling is ook hier het belangrijkste symptoom van de ziekte. Bij laat optreden ontstaan daardoor aan de knopen van overigens normale planten, typische heksenbezems (foto 2).

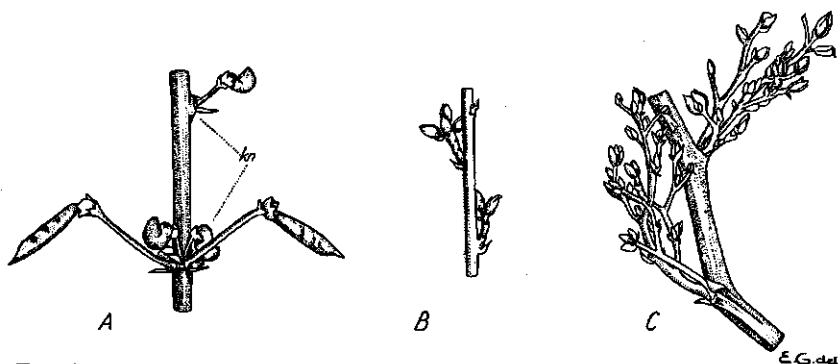


FIG. 10.

Phaseolus lunatus. Abnormale ontwikkeling van de „knobbels” (kn) der bloemgestellen ten gevolge van heksenbezemaantasting, A normaal, B, C heksenbezemziek. (A $1\times$, B, C $\frac{3}{2}\times$).

Phaseolus lunatus. Abnormal development of „tubercles” (kn) due to witches' broom affection, A normal, B, C witches' broom diseased.

Aan deze planten zijn de bloemgestellen vaak nog wel te herkennen. De „knobbels” waarop in normale toestand de bloemen zitten (fig. 10 A) (zie p. 42), zijn uitgegroeid tot 0,5–1 cm lange aartjes of bloemtrosjes (fig. 10 B); in het basale deel hiervan zijn dan meestal de bloemknoppen geaborteerd, terwijl de littekens duidelijk kruisgewijs zijn gerangschikt. In het apicale deel van deze uitgegroeide knobbels staan in de oksel van kleine schutblaadjes nog een aantal kortgesteelde knopjes. Meer naar de top van het uitgegroeide bloemgestel zijn aan de voet van de tot zijtakjes uitgegroeide knobbels de laagste zijknoppen nog aanwezig met hun schutblaadjes. Slechts deze knoppen ontwikkelen zich in normale toestand tot bloemen. Soms zijn de knobbels uitgegroeid tot pluimvormige takjes (fig. 10 C).

Gedeeltelijk opgeloste bloemen zijn in het beschikbare materiaal niet waargenomen.

d. *Phaseolus radiatus* L.

Zieke planten blijven, vooral wanneer ze vroeg zijn aangetast, kleiner dan normaal. Tussen normale planten vallen de afwijkende exemplaren hoofd-

zakelijk op door de lange, dunne, met lichtgroene bladeren bezette, rechtopstaande takjes in de bladoksels. Per bladoksel kunnen meer dan één knop tot ontwikkeling komen. In het basale deel van de plant zijn deze zijtakken op normale wijze vertakt. Hoger in de plant vormen ze normaliter aan hun uiteinde de bloemgestellen. Deze zijn aan zieke planten nog min of meer te herkennen als een gedrongen tros. De trossteel heeft dan de normale lengte van ongeveer 10 cm, terwijl het bloemdragende deel ongeveer 1 cm lang is. De „knobbels” van de trossen zijn uitgegroeid tot 2 à 3 en soms meer mm lange takjes met knoppen, welke alle in de oksel van een klein schutblaadje staan.

De bloemen zijn alle in uiteenlopende mate opgelost. Voor reconstructie van een volledige antholysereeks was echter te weinig materiaal voorhanden.

e. *Vigna sinensis* ENDL.

De verschijnselen trekken hier sterk de aandacht, doordat de heksenbezems als monstrueuse woekeringen de stengelknopen omgeven. De afgebeelde tak (foto 3 B) is van een plant die in een laat ontwikkelingsstadium ziek geworden is. De leden van de hoofdstengel zijn daardoor normaal van lengte, die van de zijtakken zijn korter gebleven. De leden blijven tenslotte aan de jongste spruiten dermate kort, dat de buitensporig vele nieuwe knoppen dicht opeen blijven zitten. Aan de knopen van oorspronkelijk min of meer normaal ontwikkelde takken zijn op deze wijze echte wratachtige woekeringen ontstaan. De bladeren zijn hierin sterk gereduceerd en onregelmatig van vorm.

Soms is per bladoksel een abnormaal aantal bloemgestellen ontstaan, maar in dat geval zijn aan de knobbels alle bloemknoppen geaborteerd of niet tot ontwikkeling gekomen. Dit laatste gebeurt meestal, maar soms zijn de knobbels min of meer als „bloem”-dragend orgaan tot ontwikkeling gekomen, terwijl het erbij behorende schutblad is uitgegroeid tot een normaal drietallig blad met grote stipulae.

Gedeeltelijk opgeloste bloemen zijn in het beschikbare materiaal niet gevonden.

4. SOORTEN WAARBIJ IN NEDERLAND IDENTIEKE VERSCHIJNSELEN ZIJN WAARGENOMEN

Overeenkomstige verschijnselen zijn hier reeds lang en zeer verspreid bekend van in het wild groeiende *Rubus*-soorten, onder andere framboos en braam. Sinds 1945 treden de heksenbezemverschijnselen epidemisch op in gekweekte frambozen in het oude teeltcentrum in de omgeving van Breda. Daarna treft men deze afwijkingen in de Nederlandse literatuur hoofdzakelijk aan onder de naam „dwergziekte”. Een enkele maal wordt van heksenbezemziekte gesproken. De ziekte heeft in Westelijk Noord-Brabant zelfs catastrofale vormen aangenomen.

In het najaar van 1955 werden in het Arboretum van de Landbouwhogeschool te Wageningen enkele exemplaren gevonden van Oostindische kers (*Tropaeolum majus* L.), welke bloemafwijkingen en eveneens de groeiwijze van heksenbezems vertoonden. Een aantal andere in de buurt staande kruidachtige sierplanten, onder andere *Nemesia*-soorten, vertoonde later gelijksoortige afwijkingen. Hiervan was echter niet voldoende materiaal voorhanden om met zekerheid overeenkomst vast te kunnen stellen.

a. *Rubus idaeus* L.

De afwijkingen bij framboos (en braam) zijn reeds eerder in de literatuur beschreven (zie p. 31; DE FLUITER (1950), THUNG (1950) en DE FLUITER en THUNG (1951)). Ter vergelijking met de verschijnselen in andere geslachten volgt hier een overzicht van de morfologische afwijkingen gebaseerd op eigen waarnemingen en aangevuld met enkele feiten ontleend aan genoemde literatuur.

Een eerste symptoom van de heksenbezemziekte aan een ogenschijnlijk nog normale plant is het niet gemakkelijk meer loslaten van de rijpe vruchten van de bloembodem.

Later komt aan de zieke planten een buitensporige hoeveelheid okselknoppen tot ontwikkeling. Daardoor ontstaan aan de knopen dichte heksenbezems. De bladeren hiervan zijn kleiner en lichter groen van kleur dan normaal. Bovendien ontwikkelt zich door het uitlopen van wortelknoppen (foto 5) een grote hoeveelheid zeer dunne, dicht opeen geplaatste, rechtopstaande wortelopslag. Hierdoor krijgen de planten vooral aan de basis een heksenbezemachtig uiterlijk.

De bloemen vertonen uiteenlopende afwijkingen. Het doorgroeien van de bloembodem van overigens normale bloemen tot een nieuwe bloemknop of korte tros met bloemen boven de oorspronkelijke bloem, komt veel voor (fig. 11 C).

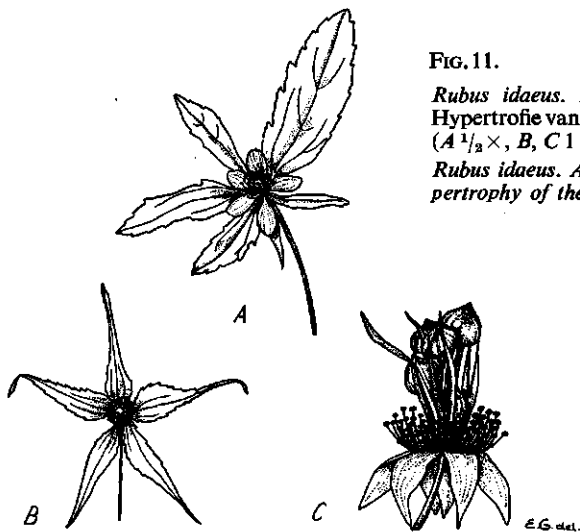


FIG. 11.

Rubus idaeus. Abnormale bloemen. A en B Hypertrofie van de kelk, C Centrale proliferatie. (A $\frac{1}{2}\times$, B, C $1\times$)

Rubus idaeus. Abnormal flowers. A and B Hypertrophy of the calyx, C Central proliferation.

Vaak lijken de bloemen vrijwel normaal en vertoont alleen de kelk een opvallende hypertrofie (fig. 11 A, B). Deze vergrote *kelkbladen* zijn soms slipvormig, maar nemen veelal de vorm aan van normale loofbladen; zelfs krijgen ze een gezaagde bladrand. Ze vertonen vaak duidelijk doorzichtige nerven („vein clearing”).

De *kroonbladen* en *meeldraden* zijn vrijwel nooit zichtbaar veranderd. Slechts éénmaal werd waargenomen dat alle meeldraden van een bloem van *Rubus* sp. aanwezig waren als een groot aantal kleine, duidelijk gesteelde,

groene bladeren (bladsteel ± 5 mm, bladschijf ± 5 bij 4 mm). Deze bladachtige meeldraden waren alle op normale wijze op de bloembodem gerangschikt. In een andere bloem aan dezelfde tak vertoonden de „meeldraden” geleidelijke overgangsvormen tussen meeldraden en genoemde kleine loofbladen.

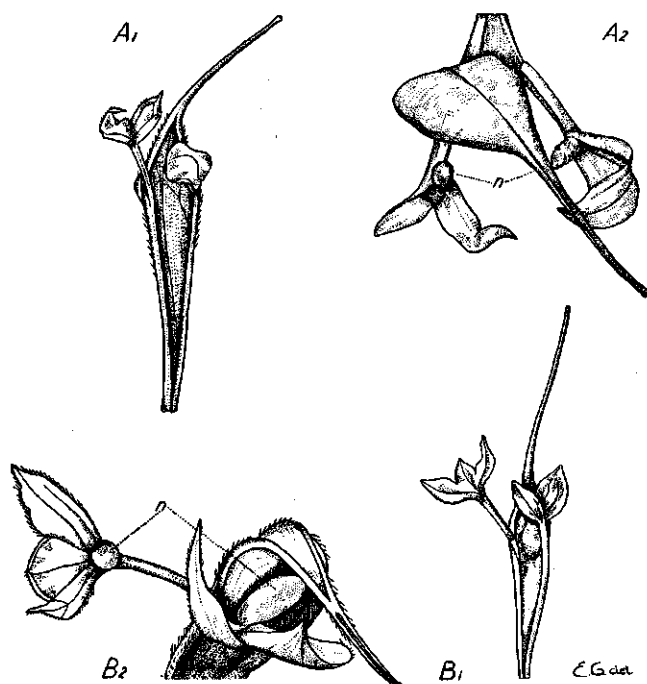


FIG. 12.

Rubus idaeus. Fyllodie van vruchtbladen en zaadbeginsels (detail uit foto 6). A1 en B1 vooraanzicht, A2 en B2 bovenaanzicht. n nucellus. (A1, B1 5 $\times$, A2, B2 10 $\times$).

Rubus idaeus. Phyllody of carpels and ovules (detail of photo 6). A1 and B1 front view, A2 and B2 seen from the top. n nucellus.

De vruchtbladen zijn op een enigszins verdikte en verlengde bloembodem vaak aanwezig in de vorm van een aantal korte, slipvormige, grijsviltig behaarde, bladachtige organen. Soms vertoont de bloembodem boven de inplanting van de meeldraden apostasie. In het voorbeeld van foto 6 is het gynofoor uitgegroeid tot een lengte van $\pm 1,5$ –2 cm. De fyllode vruchtbladen staan verspreid op deze as. De lengte van de steel der vruchtbladen varieert in dit geval van 1–1,5 cm. De vruchtbladen zijn hier geheel open. Aan de beide randnerven bevindt zich één bladachtig ovulum (zie ook fig. 12). De oölyse („oplossing” van het ovulum) neemt van de laagst geplaatste vruchtbladen naar de hogere geleidelijk toe. De nucellus is op de bladachtige ovula soms nog duidelijk aanwezig als een bolvormig, soms iets verschrompeld, wit orgaanje (fig. 12). In foto 7 doen de „vruchtbladen” wel heel sterk aan loofbladen denken.

Opgemerkt moge worden dat extreme afwijkingen, zoals de fyllodie van meeldraden en van carpellen met ovula, slechts zijn waargenomen aan planten

welke in de kas gekweekt werden. Vermoedelijk manifesteert de versterking van de vegetatieve activiteit, zoals deze voor heksenbezemziekten karakteristiek is, zich daar het duidelijkst door de snelle groei van de planten.

Eigenaardig is het verschijnsel, dat zieke planten na verloop van tijd weer een min of meer normale habitus kunnen gaan vertonen. Ze kunnen zelfs weer bloeien en vruchtzetten. Wel blijven de planten kleiner dan normaal. (Takjes hiervan geënt op gezonde planten, doen in de laatste echter weer ernstige ziekteverschijnselen ontstaan. Dit toont aan dat genoemde planten het virus nog in zich dragen.)

b. *Tropaeolum majus* L.

Alle exemplaren van een aantal dicht opeenstaande en door elkaar groeiende planten van Oostindische kers hadden zich aanvankelijk normaal ontwikkeld en hadden op normale wijze vruchten gevormd. Op 10 september 1955 werden voor het eerst afwijkingen waargenomen.

Van enkele exemplaren waren de stengeluiteinden gedrongen en dicht bezet met een groot aantal kleine bladeren (foto 8). Ze wekten min of meer de indruk van heksenbezems. Bij nader onderzoek bleken deze te bestaan uit dicht opeenstaande bloemen, die in uiteenlopende graad antholyse vertoonden.

Half oktober 1955 gingen enkele planten, in een veldje 10 m van eerstgenoemde zieke planten verwijderd, dezelfde afwijkingen vertonen.

Bij het verwijderen van de eerste planten op 18 oktober wegens het invallen van nachtvorsten, bleken van de vier planten van het rijtje, twee geheel normaal en twee abnormaal te zijn. De afwijkingen hadden in de zieke planten betrekking op alle stengels.

De figuren 14 en 15 (kleurenplaat), 16, 17 en foto 9 geven achtereenvolgens de belangrijkste stadia van bloemoplossing weer.

De afwijkingen welke de bloemorganen vertoonden, kunnen als volgt worden samengevat:

De *bloemsteel* is veel korter dan normaal, in het algemeen korter naarmate de bloem meer abnormaal is.

In normale toestand (fig. 13, kleurenplaat) zijn de vijf *kelkbladen* met elkaar vergroeid. In dit materiaal zijn de voorste twee doorgaans geheel vrij en de achterste drie aan de basis meestal een eindweegs vergroeid. Van deze laatste drie draagt de middelste de spoor, welke bij antholyse echter spoedig verdwijnt (fig. 14). De kelkbladen vertonen doorgaans fylloëdie: zijn dan onregelmatig spatelvormig; ze zijn meestal dik en hebben een afgeplatte vlezige steel.

De *kroonbladen* zijn vergroend (fig. 14, 15) en vertonen fylloëdie. De achterste twee wijken steeds in vorm en afmetingen af van de voorste drie. De achterste twee staan steeds ingeplant op de basis van de drie gedeeltelijk vergroeide kelkbladen. De voorste drie zijn steeds vrij op de bloembodem geplaatst en vaak lang gesteeld (fig. 15, 16); de franje verdwijnt spoedig. De bladschijf is in het begin der antholyse spatelvormig en gaat bij verdergaande bloemoplossing over in normaal schildvormig. De bladsteel gaat daarbij van afgeplat over in rond.

De *meeldraden* vertonen pas in een laat stadium van antholyse vormafwijkingen. Wel zijn ze steeds steriel en vaak min of meer verschrompeld.

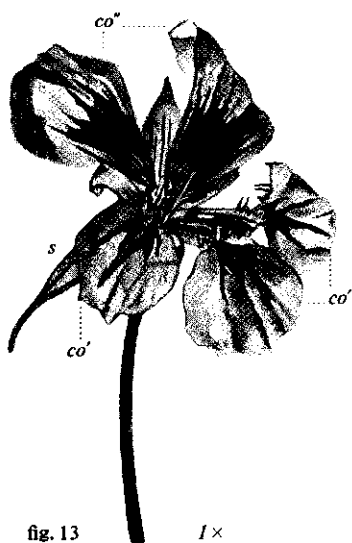


fig. 13

1x

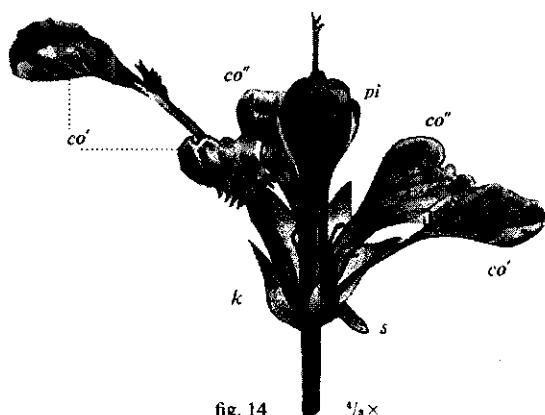


fig. 14

$\frac{1}{3} \times$

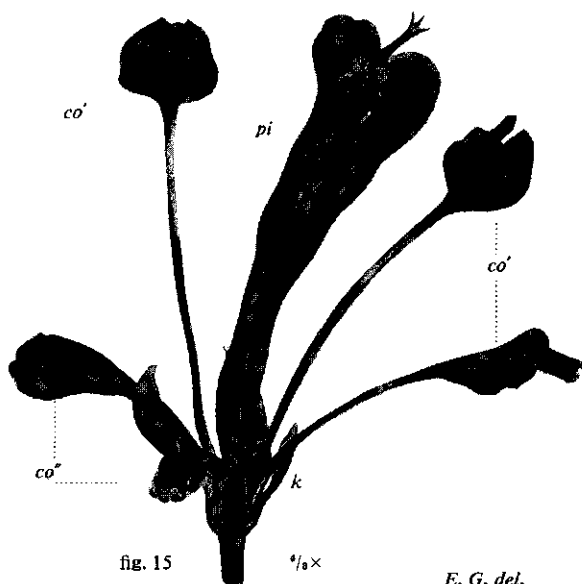


fig. 15

$\frac{1}{3} \times$

E. G. del.

FIG. 13–15. *Tropaeolum majus*. 13. Normale bloem. 14 en 15. Beginstadia van antholyse. Vergroening en fyllodie. *k* kelk, *s* spoor, *co* kroonbladen (*co'* voorste drie, *co''* achterste twee), *pi* stamper.

Tropaeolum majus. 13. Normal flower. 14 and 15. Beginning stages of antholysis. Virescence and phyllody. *k* calyx, *s* spur, *co* petals (*co'* lower three, *co''* upper two), *pi* pistil.

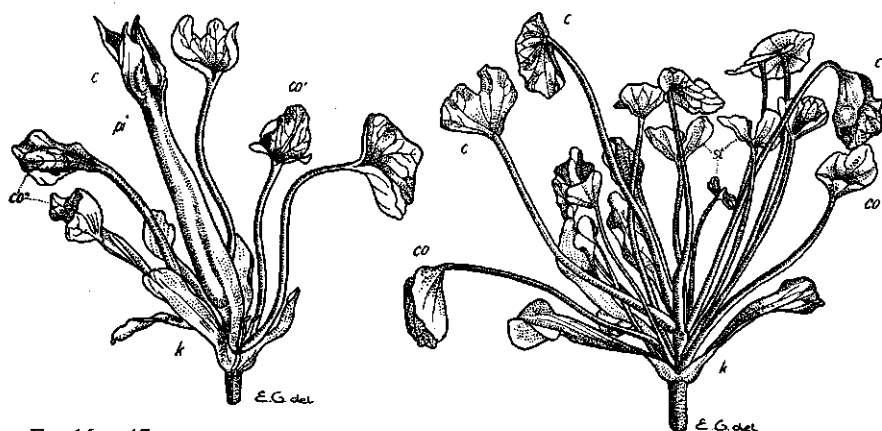


FIG. 16 en 17.

Tropaeolum majus. Antholyse. Vergroening en fyllodie (in fig. 17 eveneens van de meeldraden). *k* kelk, *co* kroonbladen (*co'* voorste drie, *co''* achterste twee), *st* meeldraden, *pi* stamper, *c* vruchtbladen. (1×).

Tropaeolum majus. Antholysis. Virescence and phyllody (in fig. 17 also of the stamens) *k* calyx *co* petals (*co'* lower three, *co''* upper two), *st* stamens, *pi* pistil, *c* carpel.

De fyllodie is zeer opvallend (fig. 17 en 18) en begint met het uitgroeien van een min of meer komvormig bladschijfje onder aan beide helmhokjes. Deze helmhokjes vergroenen en groeien aan de randen soms ook enigszins uit. Tenslotte ontstaan twee min of meer regelmatige schild- tot komvormige bladschijfjes die zijdelings gedeeltelijk zijn vergroeid. Via onregelmatig gevormde bladeren, met op de hoofdnerf een bekervormig orgaantje, gaan deze over in vrijwel normale bladeren met één schildvormige schijf. De acht bladachtige meeldraden staan steeds op normale wijze op de bloembodem ingeplant.

De *stamper* staat meestal op een kort gynofoor. Reeds in het begin der antholyse is het vruchtbeginsel sterk verlengd (fig. 14). Van de drie carpellen, die samen de stamper vormen, is al spoedig de steel vrij duidelijk van de schijf te onderscheiden. Het schijfgedeelte is onregelmatig gerimpeld. Stijl en stigma zijn dan nog aanwezig. Het vruchtbeginsel kan op deze wijze tot een opvallend groot knotsvormig orgaan zijn uitgegroeid (fig. 15, ± 4 cm lang). Bij verdergaande antholyse wijken de vruchtbladen uiteen, beginnend aan de top. De schijf wordt duidelijk bladachtig (fig. 16). De stelen der vruchtbladen kunnen dan nog met elkaar vergroeid zijn, maar ook bijna of geheel los zijn. Tenslotte zijn de vruchtbladen aanwezig als langgesteelde, geheel normale, schildvormige bladen. Meestal staan ze in een krans op de top van het gynofoor, of in geval van proliferatie van de bloembodem, iets boven elkaar (fig. 17, foto 9).

Het gedrag van *placenta* en *ovula* is bij antholyse minder duidelijk (fig. 19). In het driehokkige vruchtbeginsel bevindt zich in normale toestand in de binnenste hoek van ieder hok slechts één hangend anatroop zaadbeginsel (A) (FARENHOLZ, 1931). Dit ovulum vertoont in de abnormale bloemen oölyse. In afwijkende ovaria is het ovulum steeds opstijgend in plaats van hangend (B,C). Naarmate het vruchtbeginsel meer abnormaal is, is de funiculus duidelijker en langer, terwijl deze lager te voorschijn komt uit de vergroeiings-

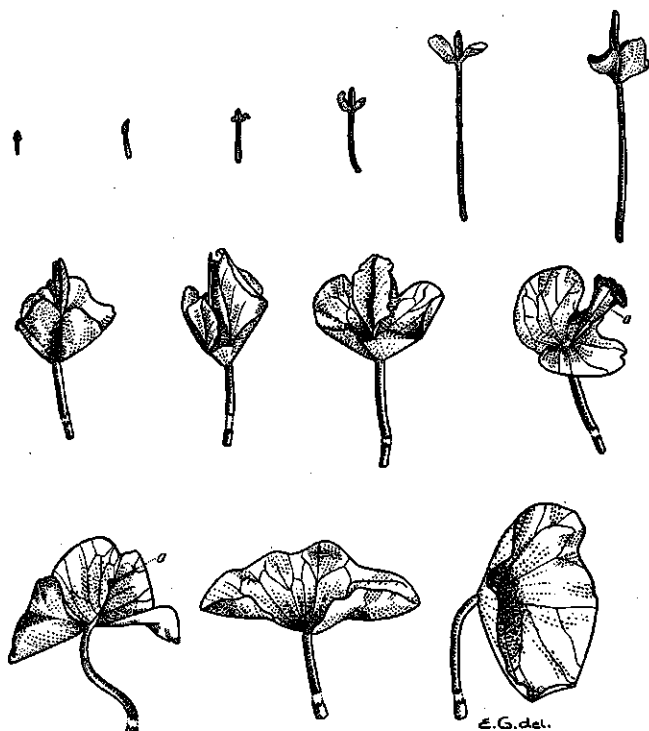


FIG. 18.

Tropaeolum majus. Fyllodie der meeldraden. a bekervormig orgaantje. (1 ×).

Tropaeolum majus. Phyllody of the stamens. a cup-shaped organ.

naad van de carpellumranden. Het ovulum is bladachtig en kan sterk ontwikkeld zijn. De funiculus wringt zich dan vanwege de geringe ruimte binnen het nog gesloten vruchtbeginsel in vele bochten. Het vruchtbeginsel is in het apicale deel meestal reeds éénhokkig. Een placenta is niet te onderscheiden. Waar de steel van het bladachtige zaadbeginsel uit de vergroeiingsnaad te voorschijn komt, ontwikkelt zich aan de kant van de vergroeiingsnaad vaak een klein spruitje (C, D). Zijn de carpellen geheel vrij (F), dan bevindt zich tenslotte in de oksel van deze bladorganen een klein spruitje (p'). Vermoedelijk is het eerste blad hiervan het fylloide ovulum. Dit is echter op grond van het beschikbare materiaal niet met voldoende zekerheid te zeggen.

De bloembodem is boven de inplanting der meeldraden bijna steeds verlengd. Soms is slechts sprake van de vorming van een kort gynofoor. Laterale proliferatie treedt uitsluitend op in de oksel der carpellen, ook al zijn deze nog gedeeltelijk met elkaar vergroeid. Vermoedelijk vervult het laagste blad van deze zijspruiten in normale toestand de functie van ovulum (zie boven). De zijtak is dan zelf niet tot ontwikkeling gekomen. De zijspruit in de oksel van het laagst geplaatste vruchtblad ontbreekt vaak. Centrale proliferatie treedt doorgaans slechts op wanneer de carpellen geheel vrij, als normaal blad aanwezig zijn. De spruit die op deze wijze bij het doorgroeien van de bloembodem wordt gevormd, kan vrij groot zijn (b.v. in het exemplaar van foto 9: 10 cm). Hieraan vindt een buitensporig snel uitlopen van alle oksel-

knoppen plaats, terwijl aan de zijtakken hetzelfde zich herhaalt. Uit een dergelijke abnormale „bloem” kan na verloop van tijd een ware heksenbezem ontstaan.

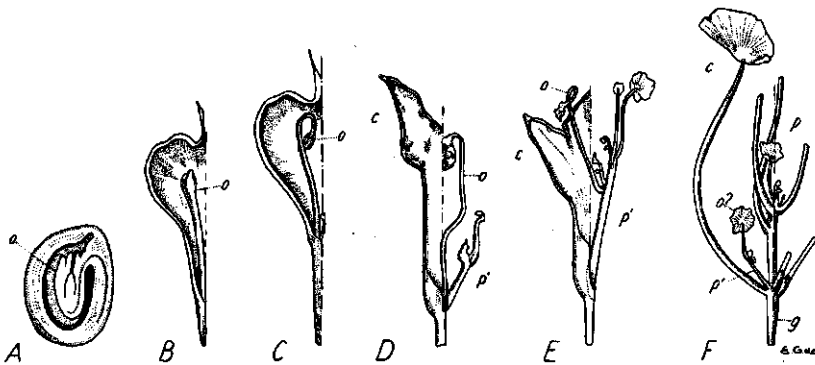


FIG. 19.

Tropaeolum majus. Fyllodie van vruchtblad (c) en zaadbeginsel (o). p centrale proliferatie, p' laterale proliferatie (zie de tekst), g gynofoor. (A naar FARENHOLZ, 1931; A 8×, B-F $2\frac{1}{3}$ ×).

Tropaeolum majus. Phyllody of carpel (c) and ovule (o). p central proliferation, p' lateral proliferation (see the text), g stipe. (A after FARENHOLZ, 1931).

Aan het uiteinde van de takken staat tenslotte op de plaats van elke bloem een takje, dat naar vorm en rangschikking van de bladeren in het geheel niet meer aan een bloem doet denken. Ook aan deze takjes lopen de knoppen direct na aanleg uit. Hierdoor ontwikkelen vooral de uiteinden van de takken zich tot enorme en dichte heksenbezems (foto 8 geeft hiervan een niet geheel juist beeld, omdat ze reeds werd gemaakt op 12 september).

De jonge bladeren van aangetaste planten waren geheel normaal groen gekleurd. De afwijkende planten wekken daardoor een volkomen frisse indruk. Wel zijn de bladeren veel kleiner dan normaal; ze werden in abnormale hoeveelheid gevormd; ze zijn soms enigszins komvormig.

De nieuwgevormde stengels groeien rechtop en zijn soms min of meer opgezwollen.

Een tweetal abnormale planten werd in het najaar van 1955 bij het invallen van nachtvorsten overgebracht naar de warme kas. Ze stierven daar spoedig af. Wel bleek het echter mogelijk takjes van deze planten te stekken. Deze zieke stekken bewortelden evenals de gezonde stekken vlot. Op deze wijze bleek het mogelijk ziek materiaal in leven te houden en te vermeerderen. Reeds tijdens de winter vond bij kunstmatige belichting een goede ontwikkeling plaats. Vooral na het uitplanten in de volle grond in het voorjaar van 1956 werd de ontwikkeling zeer sterk.

De groeiwijze bleef steeds die van heksenbezems. Buiten vormden al spoedig enkele planten een aantal min of meer normaal uitziende, lange uitlopers. Een aantal planten vormde eveneens normale bloemen, terwijl het merendeel der planten „bloemen” ging vormen met dezelfde afwijkingen als in vorig jaar. Wel hadden deze bloemen een meer vegetatief karakter en waren de afwijkingen onregelmatiger. De bladeren hadden vrijwel algemeen een normaal groene kleur. Ze hadden echter vaak zeer afwijkende vormen. De bladrand was daarbij diep

en zeer onregelmatig ingesneden, terwijl tevens de nervatuur onregelmatig was.

Het lijkt alsof de zieke planten, evenals dit met de heksenbezemzieke *Rubus*-planten het geval is, zich na verloop van tijd min of meer kunnen herstellen.

5. SAMENVATTING

De hier besproken heksenbezemziekten blijken te zijn gekenmerkt door de *groeiwijze van heksenbezems* en door *bloemabnormaliteiten*. De bezemachtige groeiwijze is steeds het meest karakteristiek. De bloemafwijkingen treden echter vaak het eerst op en zijn, althans in morfologisch opzicht, het meest opvallend.

De bloemafwijkingen bestaan niet uit toevallige abnormaliteiten, maar uit samenhangende „bloemoplossingsverschijnselen”. Uit de wijze van optreden blijkt dat de bloemaanleg plotseling is stilgezet. Zieke planten zijn geheel steriel. In planten welke in een vroeg ontwikkelingsstadium zijn aangetast, blijven bloemaanleg en bloei zelfs geheel achterwege: *de generatieve activiteit is opgeheven*.

Aan het ontstaan van heksenbezems ligt het uitlopen van alle potentieel aanwezige knoppen ten grondslag. Daarbij strekken alle internodiën zich, zij het in uiteenlopende mate. Dit vindt echter niet alleen plaats in de vegetatieve delen, maar zelfs in bloemgestellen en bloemen. Uit de heksenbezemachtige groeiwijze en de sterk vegetatieve ontwikkeling van datgene wat reeds gedeeltelijk generatief was aangelegd, volgt dat *de vegetatieve activiteit abnormaal is versterkt*.

De ogenschijnlijk op zichzelf staande verschijnselen van bloemoplossing en heksenbezemgroei blijken bij nadere beschouwing dus wel zeer nauw met elkaar verweven te zijn.

De heksenbezems hebben de karakteristieke eigenschap, dat de in buitensporige hoeveelheid gevormde spruiten rechttop groeien. Dit toont een *abnormale versterking van de negatieve geotropie* aan. Deze is vooral zeer opvallend bij *Arachis hypogaea*, waar zelfs de neerhangende en met hun uiteinde in de grond dringende gynoforen aan zieke planten met dat uiteinde weer loodrecht omhoog krommen.

De takjes van een heksenbezem staan dicht opeen; ze zijn veelal dun en langgerekt (geëtioloerd); hetzelfde geldt van de bladstelen. Door de sterke en herhaalde vertakking blijven de bladeren vaak klein. Omdat de zieke planten snel en onophoudelijk jong blad vormen, wekken ze soms een zwak chlorotische indruk.

Bij *Phaseolus calcaratus* is waargenomen dat de onrijpe zaden reeds aan de zieke plant uitlopen. (THUNG constateerde volgens een schriftelijke mededeling (1956) hetzelfde bij *Arachis*).

Door de nauwe samenhang van bloemoplossing en heksenbezemgroei en door het uiteindelijk overheersen van de laatste, kan het complex van afwijkingen met recht worden samengevat onder de naam *heksenbezemverschijnselen*.

Bij *Rubus idaeus* kunnen heksenbezemzieke planten zich na verloop van tijd min of meer herstellen, weer normaal uitziende takken, bloemen en zelfs vruchten vormen. Hetzelfde werd waargenomen aan een aantal in de kas overwinterde stekken van heksenbezemzieke *Tropaeolum*-planten.

HOOFDSTUK III

BLOEMOPLOSSINGSVERSCHIJSSELEN WAARVAN HET OPTREDEN
NIET GEPAARD GAAT MET HEKSENBEZEMVORMING

1. INLEIDING

Bij de beschrijving van heksenbezemverschijnselen in hoofdstuk II is gebleken, dat bloemoplossing hier duidelijk samengaat met heksenbezemvorming en dat beide niet scherp van elkaar te scheiden zijn. De antholyseverschijnselen treden echter vaak het eerst op of trekken het meest de aandacht. Zoals nog nader zal blijken, is heksenbezemvorming dan ook wel eens over het hoofd gezien, b.v. bij „phyllody” van *Sesamum* en *Crotalaria* (p. 29).

In de teratologische literatuur zijn vele bloemoplossingsverschijnselen beschreven. Deze beschrijvingen hebben betrekking op afwijkingen, welke afzonderlijk, maar soms ook op min of meer grote schaal voorkomen. Bij de vermelding wordt evenwel niet gerept over heksenbezemvorming.

We dienen na te gaan of misschien in een aantal gevallen de bloemoplossingsverschijnselen toch betrekking hebben op heksenbezemziekten, of dat we met twee verschillende groepen bloemoplossingsverschijnselen te maken hebben. Het gaat hier dus om het verband tussen bloemoplossing en heksenbezemvorming.

2. RELATIE BLOEMOPLOSSING – HEKSENBEZEMVORMING

Veel gevallen van vergroening, fylloëdie, proliferatie en dergelijke bloemafwijkingen zijn in de loop der tijden in de omvangrijke teratologische literatuur beschreven. Een gedeelte blijkt slechts betrekking te hebben op afzonderlijk voorkomende afwijkingen. Soms wordt echter terloops vermeld dat meer bloemen of planten dezelfde afwijking vertoonden. De beschrijvingen zijn veelal onvolledig en hebben vaak betrekking op één of enkele los verzamelde of van anderen ontvangen bloemen. Veel teratologische gegevens zijn in dit verband dan ook van weinig of geen betekenis.

Enkele auteurs vermelden het epidemisch optreden van „vergroeningsverschijnselen”. De onderzoekingen van PEYRITSCH (1882) en van HUGO DE VRIES (1896) leveren aanwijzingen voor de mogelijkheid dat de door hen bestudeerde bloemafwijkingen zijn veroorzaakt door een virus, dat door insecten werd overgebracht.

PEYRITSCH slaagde erin kunstmatig „bloemvergroeningen” op te wekken in verschillende *Arabis*-soorten met behulp van een bladluisoort (*Aphis* sp.). De bladluizen werden echter gehaald van „vergroende” *Arabis arcuata*-planten, volgens een terloopse opmerking van PEYRITSCH. Het is daarom mogelijk dat de insecten hier slechts hebben gefungeerd als overbrengers van een virus.

In de jaren 1893 en 1894 kwamen in de tuin van DE VRIES bij uiteenlopende plantesoorten op grote schaal „vergroeningen” voor. Hij bestudeerde nauwkeurig het optreden en de verspreiding van de verschijnselen: „Het schijnt dat de groei en de ontwikkeling van de vergroende bloemen nog geruime tijd onder dezelfde misvormingen kan doorgaan, nadat ze reeds door de parasieten verlaten zijn”. Hij twijfelt tenslotte niet meer aan de besmettelijkheid van de verschijnselen: „Al deze feiten wijzen m.i. op een transport van de smetstof door vliegende insecten”, aldus DE VRIES.

Dit wil echter nog in het geheel niet zeggen, dat hier nu ook sprake moet zijn

geweest van heksenbezemvorming. Genoemde onderzoekers vermelden geen feiten en geven geen afbeeldingen die daarop kunnen wijzen. Ze geven zelfs geen morfologische beschrijving van de door hen geconstateerde verschijnselen. Vermoedelijk betrof het alleen vergroening, fyllodie en dergelijke bloemoplossingsverschijnselen, die toen veelal werden samengevat onder de naam „vergroening” (zie p. 7).

Een nauwkeurige morfologische beschrijving van soortgelijke afwijkingen, gebaseerd op veel materiaal, vinden we bij VENEMA (1930). Hij bestudeerde uitvoerig de bloemoplossingsverschijnselen van *Alliaria officinalis* ANDRZJ. (*Sisymbrium alliaria* SCOP.), zoals die reeds vaak in de literatuur zijn genoemd. Die beschrijvingen hebben gedeeltelijk betrekking op hetzelfde, later door VENEMA bestudeerde materiaal. Dit materiaal was reeds in 1882 door SURINGAR verzameld van wilde exemplaren in de Leidse Hortus. VENEMA maakte de gevolgtrekking dat hij waarschijnlijk te doen had met „een massaal optreden van eenzelfde monstruositeit bij een vrij groot aantal op een klein bestek bijengroeiende wilde planten”. Dit doet wel enigszins denken aan het optreden van de beschreven heksenbezemziekten.

Ook de antholyse van *Alliaria* vertoonde veel overeenkomst met die van *Crotalaria* en dergelijke. Toch bestaat er naar alle waarschijnlijkheid een principieel verschil. De abnormale bloemen van *Alliaria* vertoonden b.v. fyllodie en apostasie. Bijzonder fraai was de fyllodie van de carpellen (zie ook p. 36). De prolificatie trad echter veel minder op de voorgrond. De mediane prolificatie was steeds floraal, dat wil zeggen dat een kort bloemgestel werd gevormd. De bloemen daarvan brachten het meestal niet verder dan de knoptoestand en waren voor de rest alle afwijkend. Laterale prolificatie trad lang niet altijd op en dan nog slechts in de oksels van kelk- en vruchtbladen. In de oksels der kelkbladen was het meestal beperkt tot de vorming van een niet opengaande bloemknop. Soms werd een volwassen bloem gevormd en in enkele gevallen zelfs een klein abnormaal bloemgestel. In de oksel van de vruchtbladen werd slechts een klein, eveneens abnormaal bloemgestel gevormd. Uit deze afwijkingen blijkt wel een verzwakking van de generatieve activiteit, maar deze was niet geheel opgeheven. Ook was van een versterkte vegetatieve activiteit, zoals deze voor de heksenbezemziekte karakteristiek is, geen sprake. Deze uit zich immers in een overdadige vegetatieve (z.g. foliaire) prolificatie van de bloemen en bloemgestellen en in de heksenbezemachtige groeiwijze, ook van de vegetatieve delen van de plant. VENEMA schrijft van het hem ter beschikking staande materiaal: „Het materiaal bestond uitsluitend uit de monstrueuse bloeiwijzen. Of andere delen der plant eveneens monstrueus waren kan dus niet worden nagegaan, maar dit is zeker onwaarschijnlijk...”. Van heksenbezemvorming was daar dus vermoedelijk geen sprake. Bovendien wordt niets vermeld van een versterking van de negatieve geotropie. Ook het thans nog aanwezige materiaal geeft hieromtrent geen uitsluitsel.

Naar aanleiding van de vergelijking van de afwijkingen van *Alliaria* met die van *Crotalaria* e.d. kunnen we het volgende concluderen:

Bij Alliaria vond naar alle waarschijnlijkheid uitsluitend bloemoplossing plaats. De heksenbezemziekten zijn daarentegen hoofdzakelijk gekenmerkt door de bezemachtige groeiwijze; de bloemoplossing vormt daarvan slechts een onderdeel of voorstadium. In het begin van heksenbezemaantasting kan daarom de bloemoplossing soms het meest op de voorgrond treden.

Bij *Alliaria* is dus alleen de generatieve activiteit opgeheven of verzwakt. In de heksenbezemzieke planten is tevens de vegetatieve activiteit duidelijk en abnormaal versterkt.

Waarschijnlijk kunnen bloemoplossingsverschijnselen zelfstandig optreden als gevolg van de opheffing van de generatieve activiteit. Bij de heksenbezemziekten overheerst het uitlopen van knoppen (heksenbezemvorming). Dit treedt ook op wanneer nog geen bloemen zijn aangelegd. Dan is dus in de eerste plaats de vegetatieve activiteit abnormaal versterkt. Dit doet vermoeden *dat in heksenbezemzieke planten de versterking van de vegetatieve activiteit tevens de opheffing van de generatieve activiteit inhoudt* (zie ook p. 45).

3. SAMENVATTING

De bloemoplossingsverschijnselen kunnen in twee groepen worden verdeeld. De eerste groep omvat de bloemafwijkingen welke zelfstandig optreden en ook epidemisch kunnen voorkomen. Hiertoe behoren vermoedelijk de meeste in de teratologische literatuur beschreven gevallen. De afwijkingen van de tweede groep gaan steeds samen met een heksenbezemachtige groeiwijze. In dat geval gaat bloemoplossing tenslotte over in heksenbezemvorming.

Het verschil tussen deze twee groepen is vaak duidelijk, soms echter minder scherp. Dit is vermoedelijk een gevolg van het feit, dat het verschil tussen opheffing van de generatieve activiteit en versterking van de vegetatieve activiteit soms slechts van graduele aard is (zie ook p. 63).

HOOFDSTUK IV

LITERATUUR MET BETREKKING TOT DE HEKSENBEZEMVERSCIJNSELEN

1. INLEIDING

Epidemische heksenbezemverschijnselen, zoals ze in hoofdstuk II zijn beschreven, zijn volgens de literatuur in Indonesië reeds lang bekend. Met betrekking tot Nederland is de literatuur veel beperkter.

Om een indruk te geven van de economische betekenis van deze heksenbezemziekten volgt hier een overzicht van de beschikbare literatuurgegevens. In het vorige hoofdstuk is reeds gebleken dat de teratologische publikaties in dit verband van weinig betekenis zijn, dit in tegenstelling met de fytopathologische literatuur.

Dit overzicht is hoofdzakelijk beperkt tot die soorten (gewassen), waarbij in Indonesië en in Nederland genoemde heksenbezemziekten zijn waargenomen.

2. SOORTEN WAARBIJ IN INDONESIË HEKSENBEZEMVERSCIJNSELEN EPIDEMISCH OPTREDEN

Of de door MASTERS (1886) terloops genoemde bracteomanie bij *Crotalaria* sp. overeenkomt met het in hoofdstuk II beschrevene, is niet vast te stellen.

Het op grote schaal optreden van heksenbezemverschijnselen in Indonesië wordt voor het eerst in de literatuur vermeld door RUTGERS (1913), voor

Arachis en een aantal andere tropische plantesoorten. Hij heeft echter een onjuiste naam voor de ziekte ingevoerd. Daardoor is veel verwarring ontstaan.

RUTGERS baseert zijn mededelingen op de publikaties van ZIMMERMANN (1907, 1913) betreffende een in het toenmalige Duits Oost-Afrika optredende ernstige ziekte bij *Arachis*. Door het overheersen van ziektesymptomen aan de bladeren, zoals de gele kleur, maar voornamelijk de gekrulde en gegolfde bladranden, werd die ziekte daar „Kräuselkrankheit” genoemd. RUTGERS meent dat de op Java opgedane ervaringen geheel overeenstemmen met de mededelingen van ZIMMERMANN. Hij geeft de ziekte dan ook de naam *krulziekte van de aardnoot*. Wel vermeldt hij van de Javaanse ziekte, met het oog op de krullingsverschijnselen in Oost-Afrika: „Het ziektebeeld verschilt alleen in zoverre, dat de bladeren hoogst zelden gekruld zijn en dan nog in geringe mate”. Toch voegt hij eraan toe: „Overigens stemt het volkomen overeen”.

STOREY en BOTTOMLEY (1928) beschrijven later in Zuid-Afrika de „rosette disease of peanuts”. Ze aarzelen niet de ziekte te identificeren met de „Kräuselkrankheit” van ZIMMERMANN. Deze overeenkomst blijkt al duidelijk uit hun afbeeldingen en die van ZIMMERMANN. Ze betwijfelen echter reeds de overeenkomst van de „rosette”-ziekte met de *krulziekte* van RUTGERS. THUNG (1947 b) doet later hetzelfde wat betreft de overeenkomst tussen de „rosette”-ziekte en de heksenbezemziekte van *Arachis*.

De beschrijvingen en afbeeldingen van ZIMMERMANN zijn niet duidelijk. Wel blijkt daaruit dat de takuiteinden van de zieke planten gedrongen zijn en de onregelmatig gevormde bladeren dicht opeen zitten (rozetverschijnselen). Van bloemoplossingsverschijnselen, okselknopontwikkeling en versterkte negatieve geotropie, zoals die karakteristiek zijn voor de heksenbezemziekte, valt in de gegevens van ZIMMERMANN niets op te merken. Dit blijkt daarentegen wel uit de afbeeldingen welke RUTGERS geeft van *krulzieke* planten.

De beschrijvingen van RUTGERS zijn ook niet duidelijk. Uit zijn afbeeldingen blijkt echter, dat er geen wezenlijk verschil bestaat tussen de door hem beschreven *krulziekte* en wat hier als heksenbezemziekte beschreven is en dat weinig of niets merkbaar is van krullingsverschijnselen.

Reeds vanaf 1908 is de ziekte geconstateerd bij *Arachis* in een demonstratieveld te Kertoredjo in de residentie Soerabaja en sinds 1912 in de bevolkingsaanplantingen. Verder komen volgens RUTGERS dezelfde ziekteverschijnselen voor bij kratok (*Phaseolus mungo* L.), *Crotalaria verrucosa* L., *Dolichos biflorus* en poeloetan (*Triumfetta rhomboidea* JACQ.?) terwijl bovendien *Solanum melongena* schijnt te worden aangetast.

Kratok is volgens HEYNE (1927): *Phaseolus lunatus* L.. Of RUTGERS nu kratok, dus *P. lunatus* dan wel *P. mungo* heeft bedoeld, is niet met zekerheid te zeggen.

Het Javaanse „poeloetan” is volgens HEYNE: *Urena lobata* L. In het Soendanees heet *Triumfetta rhomboidea* echter „poengpoeroetan”.

In „Ziekten en plagen der cultuurgewassen in Nederlandsch Indië”, de jaaroverzichten van het Instituut voor Plantenziekten te Buitenzorg, wordt in 1914 (Med. no. 9) voor het eerst melding gemaakt van het optreden van „*krulziekte*” door te verwijzen naar genoemde publikatie van RUTGERS (Med. no. 6, 1913). Sindsdien rapporteert deze instelling herhaaldelijk de ziekte in uiteenlopende gewassen, steeds onder dezelfde naam, zonder nadere omschrijving van de verschijnselen. Tabel 1 geeft hiervan een overzicht. Daaruit blijkt duidelijk dat we te maken hebben met een reeds lang zeer verspreid optredende ziekte.

TABEL 1. Overzicht van het optreden van „krulziekte” in tropische gewassen, volgens de jaarlijkse Mededelingen van het Instituut voor Plantenziekten te Buitenzorg („Ziekten en plagen der cultuurgewassen in Nederlandsch Indië”).

TABLE 1. Survey of the occurrence of „krulziekte” (curl disease) in tropical crops in Indonesia, according to „Meded. Inst. Plantenz. Buitenzorg” (1914 to 1932).

1. *Arachis hypogaea*
 1913 (Meded. no. 9; RUTGERS, 1914): zie RUTGERS (1913) res. Soerabaja.
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Malang, hier en daar op kleine schaal, ook op Madoera (afd. Bangkalan).
 1920 (46; VAN HALL, 1921): res. Kediri, hevig op lahargronden op leeftijd van ca. 2 mnd., bevolkingsnaam „omo brintik”.
 1921 (53; VAN HALL, 1922): res. Kediri, in verscheidene aanplantingen (vooral na zware regen volgend op lange droogteperiode).
 1922 (58; VAN HALL, 1923): res. Kediri, bij het doorbreken van de regens; res. Madioen, slechts sporadisch.
 1923 (64; VAN HALL, 1924): res. Madioen, hier en daar op kleine complexen.
 1924 (67; VAN HALL, 1925): res. Cheribon, op verscheidene complexen hier en daar; res. Soerabaja (Modjokerto), veel.
 1925 (70; VAN HALL, 1926): res. Cheribon en Indramajoe, op meerdere complexen zeer verspreid waargenomen.
 1926 (73; LEEFMANS, 1927): res. Cheribon, sporadisch; res. Rembang, plaatselijk.
 1927 (74; VAN DER GOOT, 1928): res. Soerabaja (Modjokerto), vrij sterk voorkomend, maar schade gering.
 1928 (75; LEEFMANS, 1929): res. Soerabaja, hier en daar zonder grote schade.
 1929 (79; LEEFMANS, 1930): res. Soerabaja (Modjokerto), veel last van krulziekte.
2. *Canavalia ensiformis*:
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
3. *Capsicum annum*:
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
4. *Crotalaria*:
 1927 (74; VAN DER GOOT, 1928): in Malang voorkomend op *Crotalaria*.
 a. *C. anagyroides*:
 1926 (73; LEEFMANS, 1927): res. Cheribon, sporadisch.
 1931 (82; LEEFMANS, 1934): res. Bali en Lombok, reeds hier en daar.
 b. *C. juncea*:
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
 1915 (20; VAN HALL, 1916): res. Soerabaja en Madoera, duidelijke verschijnselen.
 1925 (70; VAN HALL, 1926): res. Cheribon en Indramajoe, veel.
 1926 (73; LEEFMANS, 1927): res. Cheribon, sporadisch.
 1928 (75; LEEFMANS, 1929): res. Cheribon, in toenemende mate „bezemvorming”.
 c. *C. verrucosa*:
 1913 (9; RUTGERS, 1914): zie RUTGERS (1913) res. Soerabaja.
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
5. *Dolichos biflorus*:
 1913 (9; RUTGERS, 1914): zie RUTGERS (1913) res. Soerabaja.
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
 1915 (20; VAN HALL, 1916): res. Soerabaja en Madoera, duidelijke verschijnselen.
6. *Glycine soja*:
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
7. (*Indigofera* sp.) indigo:
 1920 (46; VAN HALL, 1921): res. Kediri, krulziekte geconstateerd.
8. *Ipomoea batatas*:
 1921 (53; VAN HALL, 1922): res. Kediri (afd. Blitar), op lahargronden veelal krulziekte, in sterker mate dan vorig jaar.
9. (*Phaseolus lunatus* =) kratok, of *P. mungo* (zie p. 26):
 1913 (9; RUTGERS, 1914): zie RUTGERS (1913), Tjiandjoer.
10. *Phaseolus radiatus* (katjang idjo):
 1920 (46; VAN HALL, 1921): res. Kediri, zeer sterke aantasting op leeftijd van ca. 2 mnd in de laharstreek.
 1921 (53; VAN HALL, 1922): res. Kediri, enkele aanplantingen mislukten door krulziekte.
11. *Sesamum indicum*:
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
 1921 (53; VAN HALL, 1922): res. Kediri, sporadisch.
12. *Solanum melongena*:
 1913 (9; RUTGERS, 1914): zie RUTGERS (1913), res. Soerabaja.
 1914 (15; RUTGERS, 1915): res. Soerabaja (Modjokerto), hierop voorkomend volgens de landbouwleraar.
13. (*Urena lobata* =) poeloetan, of *Triumfetta rhomboidea* (zie p. 26):
 1913 (9; RUTGERS, 1914): zie RUTGERS (1913), res. Soerabaja.
14. *Vigna sinensis*:
 1920 (46; VAN HALL, 1921): res. Kediri, in hevige mate op recente lahargronden.
 1921 (53; VAN HALL, 1922): res. Kediri, sterker optreden van de ziekte dan in 1920, heel veel mislukt in die streek tengevolge van aantasting.
 1922 (58; VAN HALL, 1923): res. Kediri, een krulziekte veel voorkomend.
15. Vlinderbloemige gewassen:
 1915 (20; VAN HALL, 1916): res. Soerabaja en Madoera, minder dan vorige jaren.

Ook op andere plaatsen in de literatuur wordt terloops het optreden van heksenbezemverschijnselen in Indonesië vermeld.

COSTERUS en SMITH wijden in hun serie „Studies in tropical Teratology” onder meer aandacht aan deze verschijnselen. In 1923 geven ze een korte beschrijving van een paar heksenbezemzieke takken van enkele vlinderbloemige soorten. Van het materiaal van *Crotalaria striata* DC., dat verzameld was door J. C. VAN DER MEER MOHR in oktober 1920 te Tjiwaringin in de residentie Cheribon, was „an abundant quantity” beschikbaar. Ook noemen ze een „vergroend” en geprolificeerd exemplaar van *C. usaramoensis* BAK. F., eveneens verzameld door VAN DER MEER MOHR en wel in november 1920 te Madja (res. Cheribon). Verder beschrijven ze gelijksoortige verschijnselen van een exemplaar van *Glycine soja* BENTH. en van *Indigofera suffruticosa* MILL., beide door VAN DER MEER MOHR gevonden te Palimanan (res. Cheribon) respectievelijk in juli en november 1920.

De teratologische verzameling van COSTERUS en SMITH wordt bewaard in het Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie van de Landbouwhogeschool te Wageningen. Hierin is alcoholmateriaal aanwezig van *Crotalaria striata*. De reeds genoemde beschrijving (1923) had vermoedelijk betrekking op dit materiaal. De door deze teratologen beschreven exemplaren van *Crotalaria usaramoensis* en *Indigofera suffruticosa* zijn nog aanwezig als herbariummateriaal. Behalve de reeds vermelde en in de literatuur beschreven exemplaren, is in genoemde verzameling nog niet beschreven herbariummateriaal uit die tijd aanwezig van *Crotalaria juncea* L. (leg. A. VAN RIJN, Java, Cheribon, 1926) en van *C. usaramoensis* (leg. Dr. W. BALLY, Java, Madioen, 1926).

SCHWARZ (1927) spreekt voor het eerst van heksenbezems, als ze een beknopte beschrijving geeft van de „krulziekte of heksenbezems” bij *Crotalaria*-soorten. Ze vermoedt reeds dat de ziekte virusachtig van aard is. De heksenbezems van *C. anagyroides* H.B.K. kwamen volgens haar sporadisch voor, maar waren in de omgeving van Buitenzorg toen bijna geregeld te vinden. Bij *C. juncea* L. kwam de ziekte volgens haar voor in verschillende delen van Java, onder andere in Buitenzorg en Cheribon. Soms was de aantasting zo ernstig, dat het één van de redenen werd de verbouw van dit gewas in bepaalde streken te staken. De schrijfster vergelijkt de verschijnselen met die van *Arachis hypogaea* en vindt een duidelijke overeenkomst bij beide gewassen. Ze deelt nog mee, dat de ziekte de produktie van aardnoot tot op een derde kan doen verminderen.

Het door SCHWARZ in haar publikatie als *C. anagyroides* afgebeelde exemplaar blijkt precies hetzelfde te zijn als het reeds genoemde, door COSTERUS en SMITH (1923) beschreven, nog in Wageningen aanwezige exemplaar van *C. usaramoensis* (leg. J. C. VAN DER MEER MOHR, Madja, Cheribon, november 1920). Bij controle blijkt dat de determinatie, die oorspronkelijk door C. A. BACKER is uitgevoerd, juist was. Misschien heeft daarom de mededeling van SCHWARZ alleen betrekking op *C. usaramoensis*.

HARTLEY en HAASIS (1929) vermelden bij de beschrijving van een heksenbezemziekte van *Robinia pseudacacia* in Virginia (U.S.A.), dat één hunner in 1922 veel krulziek materiaal van *Crotalaria juncea* met overeenkomstige verschijnselen ontving van Terisi op Java. Op die plaats zou 18% van een aanplanting ziek zijn geweest. Deze auteurs vermoeden dat de heksenbezemziekte van *Robinia* (en dus ook de krulziekte van *Crotalaria juncea*) wordt veroorzaakt door „een systemisch werkende factor”.

In 1947 maakt THUNG (1947, a) melding van heksenbezemverschijnselen in

Ipomoea batatas in de omgeving van Buitenzorg. Hij slaagt erin de ziekte bij dit gewas door middel van enting over te brengen op gezonde planten. Hiermee werd voor het eerst bewezen dat in Indonesië de heksenbezemziekte, althans in dit gewas, door een virus wordt veroorzaakt. Waarschijnlijk rapporteerde VAN HALL (1922) reeds dezelfde ziekte voor 1921 en voorafgaande jaren in Blitar (res. Kediri) (zie tabel 1). SUMMERS (1951) vermeldt later het epidemisch en catastrofaal optreden van een heksenbezemziekte in bataten, onder de naam „Ishuku-byo” of „dwarf or witches' broom of sweet potatoes”, op de Ryukyu-eilanden van Japan.

We vinden nogmaals een korte beschrijving van de verschijnselen bij *Arachis hypogaea* in de omgeving van Buitenzorg bij THUNG (1947, b). Hij toont door entproeven aan dat de verschijnselen ook bij dit gewas door een virus worden veroorzaakt. Het gelukt hem zelfs de ziekte door enting over te brengen van *Arachis* op *Vigna sinensis*. THUNG bewijst tevens dat bij *Arachis* de mozaïekverschijnselen niet direct samenhangen met de heksenbezemverschijnselen. Volgens deze publikatie komt de krul- of heksenbezemziekte tevens voor bij *Crotalaria*-soorten en *Canavalia ensiformis*.

De ziekte breidt zich volgens THUNG en HADIWIDJAJA (1951) gedurende de laatste jaren in *Arachis* sterk uit. Soms zijn aanplantingen voor 60–80% ziek. Deze auteurs maken voor het eerst melding van de negatieve geotropie van de gynoforen van zieke *Arachis*-planten, zoals hierop ook reeds in 1950 mijn aandacht viel (p. 13).

De heksenbezemziekte van *Crotalaria usaramoensis* wordt door THUNG en HADIWIDJAJA (1950) met behulp van het warkruid *Cuscuta australis* R. BR. overgebracht op *C. usaramoensis* en *C. anagyroides*. Volgens HADIWIDJAJA (1952) komt de ziekte gedurende 1949 en 1950 in de omgeving van Bogor vaak voor in aanplantingen van *C. anagyroides*, *C. juncea*, *C. striata* en *C. usaramoensis*, echter zonder noemenswaardige schade aan te richten. Hij toont door middel van enting en oculatie aan, dat de heksenbezemverschijnselen in deze vier soorten waarschijnlijk worden veroorzaakt door hetzelfde virus of viruscomplex.

Proeven van BERGMAN (1955, 1956) geven tenslotte aanwijzingen, dat de heksenbezemziekte van *Arachis* vermoedelijk wordt overgebracht door de cicade *Orosius argentatus* (EVANS) (zie ook p. 49).

Inmiddels zijn sinds 1923 overeenkomstige, op grote schaal optredende ziekteverschijnselen signaleerd in enkele cultuurgewassen in India en Birma. In de literatuur hierover wordt vrijwel uitsluitend aandacht geschonken aan de bloemafwijkingen. Deze zijn voornamelijk gekenmerkt door fylloïdie, soms samengaand met proliferatie. Daarom werd de ziekte hiernaar genoemd en ontstonden namen als „green flowering disease” (ROBERTSON, 1928) en „sepaloidy and sterility” (ROY, 1931) van *Sesamum* en „phyllody” van *Sesamum* (PAL en NATH, 1935) en *Crotalaria* (BOSE en MISRA, 1938). Slechts de hier genoemde auteurs, behalve ROY, merken terloops op dat met genoemde bloemabnormaliteiten gewoonlijk een „abnormally abundant branching” samengaat.

Volgens RHIND e.a. (1937) zijn de ziekteverschijnselen van sesam in 1924 voor het eerst beschreven en wel door MCGIBBON in Birma. ROBERTSON (1928) schrijft, dat in bepaalde districten 90% van het gewas werd aangetast. ROY (1931) en PAL en NATH (1935) geven in India voor het eerst een morfologische beschrijving. Vooral laatstgenoemden geven een uitvoerige beschrijving en duidelijke afbeeldingen. Volgens hen kwamen in Pusa de verschijnselen toen ieder jaar

meer of minder sterk voor; soms was 15 % van het gewas aangetast.

RHIND e.a. (1937) geven een overzicht van de vele onderzoeken, welke door het Departement van Landbouw in Birma reeds vanaf 1923 naar deze ziekte van sesam werden ingesteld. Volgens hen varieerde het percentage zieke planten. Het bedroeg b.v. in 1929 voor vier rassen gemiddeld 26%. Met een enkel woord noemen ze de opheffing van de kiemremming in normaal gevormde zaden van pas laat aangetaste planten. Het bleek genoemde auteurs niet mogelijk uit aangetaste planten een schimmel of bacterie te isoleren. PAL en NATH (1935) toonden inmiddels aan, dat de oorzaak der afwijkingen niet lag in vroeg zaaien, overmatige bemesting of abnormale vochtigheid. Wel slaagden zij erin, de ziekte door middel van enting over te brengen.

Naar alle waarschijnlijkheid is de „krulziekte” in sesam, gerapporteerd door RUTGERS in 1914 in Soerabaja en door VAN HALL in 1921 in Kediri (tabel 1), dus identiek met de „phyllody” in India en Birma.

BOSE en MISRA (1938) beschrijven de fyllodieverschijnselen van *Crotalaria juncea* en constateren een duidelijke overeenkomst met bovengenoemde afwijkingen van sesam. (In 1935 varieerde het aantal aangetaste planten in aanplantingen in Pusa van 0,05–6,61%.) In 1936 slaagden ze erin, de ziekte bij dit gewas over te brengen door middel van enting.

Justicia gendarussa werd in Birma eveneens aangetast door een overeenkomstige ziekte. SU (1933) beschrijft deze. Hij bracht de verwekker over door middel van enting.

De door THOMAS en KRISHNASWAMI (1939) bestudeerde „little leaf disease” van *Solanum melongena* en *Datura fastuosa*, vertoont eveneens veel overeenkomst met bovengenoemde afwijkingen (fyllodie en okselknopontwikkeling). De ziekte bleek over te brengen door enting en met twee soorten insecten: *Empoasca devastans* DIST. en *Eutettix phycitis* DIST..

Ongetwijfeld komen de verschijnselen bij al deze soorten overeen met de afwijkingen, welke in Indonesië door de heksenbezemziekte worden veroorzaakt. Van deze grote groep van heksenbezemverschijnselen is door SU (1933) voor het eerst aangetoond, dat hier sprake is van (een) virusziekte(n).

STOREY (1933) noemt slechts terloops het optreden van een „green flower disease” van *Sesamum* in Oeganda en Tanganyika. Van deze ziekte werd vermoed dat het een virusziekte zou zijn, maar hij geeft geen beschrijving of afbeeldingen.

Ook in de Verenigde Staten van Noord-Amerika worden heksenbezemverschijnselen in *Crotalaria* gerapporteerd. Zo vermelden JOHNSON en LEFEBVRE (1938) het optreden van een mozaïekziekte in dit gewas in Arlington (Virginia), gepaard gaande met heksenbezemvorming. De ziekte werd geconstateerd in *C. incana*, *C. intermedia*, *C. lanceolata*, *C. maxillaris*, *C. spectabilis*, *C. striata* en *C. usaramoensis*. JENSEN (1950) geeft van deze mozaïekziekte een korte beschrijving en enkele afbeeldingen. Deze doen vermoeden dat genoemde ziekte niet geheel overeenkomt met de in Indonesië voorkomende heksenbezemziekte.

Tenslotte moet nog worden genoemd het optreden van de heksenbezemziekte van *Arachis* in Queensland (Noordoost-Australië), onder de naam „bunchy plant”. Volgens MORWOOD (1954), die een korte samenvatting van de ziekteverschijnselen geeft, heeft de ziekte daar een grote verspreiding, maar vindt geen aantasting op grote schaal plaats.

Bij het ter perse gaan van het manuscript verscheen: HUTTON, E. M. and GRYLLS, N. E.: Legume „little leaf”, a virus disease of subtropical pasture species. (Austral. J. Agric.

Res. 7 (2), 1956: 85-97). Hierin wordt beschreven een heksenbezemvirusziekte, welke in Queensland optreedt bij een groot aantal Leguminosen (15 verschillende geslachten), waaronder *Crotalaria* en *Indigofera*. Vector van het virus is de cicade *Orosius argentatus* (EVANS). Of deze ziekte identiek is met de in Indonesië voorkomende heksenbezemziekte kan niet met zekerheid worden gezegd. In Australië zijn door deze auteurs geen „groene bloemen” waargenomen.

3. SOORTEN WAARBIJ IN NEDERLAND HEKSENBEZEMVERSCIJNSELN EPIDEMISCH OPTREDEN

Bloemoplossingsverschijnselen van *Rubus*-soorten zijn reeds bekend sinds het begin van de vorige eeuw. PENZIG (1921) geeft een overzicht tot 1921. CONWENTZ (1878) heeft bijzonder fraaie afbeeldingen van de bloemafwijkingen gepubliceerd. Vermoedelijk ging in deze gevallen de antholyse niet samen met heksenbezemgroei. Zo schrijft CONWENTZ: „...Uebrigens ist die Metamorphose ohne jeden Einfluss auf die übrigen (vegetativen) Theile der Pflanze geblieben”.

Toch zijn ook de heksenbezemverschijnselen van framboos en braam in Nederland al vrij lang bekend. Volgens RIETSEMA (DE FLUITER en VAN DER MEER, 1955) komen ze reeds 25 à 30 jaar voor in de omgeving van Breda. Na 1945 zijn de verschijnselen in dat gebied epidemisch gaan optreden in de gekweekte frambozen. In de praktijk wordt gesproken van „heksevenbezem” of „heksevenbezemziekte”. DE FLUITER (1950), THUNG (1950) en DE FLUITER en THUNG (1951) beschrijven de ziekteverschijnselen onder de naam „dwergziekte”. Sindsdien staat de ziekte in de literatuur hoofdzakelijk onder die naam bekend.

De „*Rubus stunt disease*”, in Engeland optredend en onder deze naam beschreven door PRENTICE (1950), is vermoedelijk identiek met de „dwergziekte” van framboos in Nederland. Deze ziekte is in Zuid-Engeland sinds 1931 bekend van verschillende *Rubus*-soorten. Na 1944 werd ook framboos aangetast. PRENTICE kon geen zichtbare ziekteverwekker aantonen, maar de ziekte wel door middel van enting overbrengen. Daardoor toonde hij aan dat de „*Rubus stunt*”-ziekte door een virus wordt veroorzaakt.

Volgens THUNG (1950) heeft RIETSEMA reeds enkele jaren voor 1950 door enting bewezen, dat de „dwergziekte” door een virus wordt veroorzaakt. DE FLUITER en VAN DER MEER (1953) toonden aan, dat het virus wordt overgebracht door de cicade *Macropsis fuscata* ZETT., waarvan vermoedelijk op framboos en braam twee verschillende rassen voorkomen (1955).

De heksenbezemziekte van de framboos breidt zich nog steeds uit. Volgens het „Overzicht ziekten en plagen in tuinbouwgewassen” van de Plantenziektenkundige Dienst (1955) kwam de ziekte in het najaar van 1955, behalve in West-Brabant reeds voor in Noordwest-Overijssel, de Lijmers, het Land van Maas en Waal en Midden-Limburg.

Voor al in de omgeving van Breda heeft deze heksenbezemziekte zeer veel schade veroorzaakt. Door THUNG (1950, 1952 a, b) is de mogelijkheid van directe bestrijding van het virus in zieke planten, door middel van warmtebehandeling, onderzocht. DE FLUITER en VAN DER MEER (1953, 1955) bestudeerden de levenswijze en de bestrijdingsmogelijkheid van de vector.

De bloemoplossingsverschijnselen van *Tropaeolum*-soorten zijn, evenals die van *Rubus*, reeds lang bekend. PENZIG (1921) geeft een samenvatting van de literatuur. De afwijkingen kwamen zelfs vaak op grote schaal voor. Van heksen-

bezemvorming bij dit geslacht wordt echter in de teratologische literatuur niet gesproken.

Volgens HILL (1943) behoort *T. majus* L. in Australië tot de waardplanten van het heksenbezemvirus van tomaat („tomato big bud-virus”, „tomato virescence virus”, zie p. 54). Zelfs gelukte het hem dit virus kunstmatig op *Tropaeolum* over te brengen met behulp van de cicade *Orosius argentatus* (EVANS). Vermoedelijk vertoont *Tropaeolum* dus in Australië epidemische heksenbezemverschijnselen. HILL geeft voor deze soort echter geen beschrijving van de ziektesymptomen.

In Amerika wordt *T. majus* L. aangetast door de westelijke stam van het heksenbezemvirus van asters („aster yellows virus”, zie p. 52) (SEVERIN en FREITAG, 1945). Ook daar komen bij deze soort dus waarschijnlijk identieke heksenbezemverschijnselen voor.

HAHMANN en MÜLLER (1952) noemen terloops het optreden van „bloemvergroeningen” in *Tropaeolum* en vermoeden dat deze verschijnselen samenhangen met bepaalde virusziekten. Ze geven echter geen beschrijving.

4. SAMENVATTING

De heksenbezemverschijnselen zijn in Indonesië reeds bekend sinds 1913 onder de onjuiste en verwarring wekkende naam „krulziekte”. De verschijnselen zijn geconstateerd in verschillende gewassen.

In India en Birma treden in een aantal gewassen overeenkomstige afwijkingen op. Ongetwijfeld is hier sprake van een identieke heksenbezemziekte. Door SU (1933) werd bij *Justicia gendarussa* voor het eerst aangetoond, dat de verschijnselen door een virus worden veroorzaakt. (THUNG (1947 a) deed dit voor Indonesië voor het eerst bij *Ipomoea batatas*).

De heksenbezemverschijnselen van *Rubus* zijn in Nederland reeds een 30-tal jaren bekend. Onder de namen „dwergziekte” en „heksenbezemziekte” treden ze in zeer ernstige mate op in frambozenaanplantingen, vooral in de omgeving van Breda. RIETSEMA bewees enkele jaren vóór 1950 dat de oorzaak een virus is.

Overeenkomst van de afwijkingen bij *Tropaeolum majus* met de ook bij deze soort optredende heksenbezemziekten in Australië en Amerika, kon nog niet worden vastgesteld.

Dit overzicht toont aan dat de afwijkingen, welke in deze studie zijn beschreven, niet optreden als incidentele abnormaliteiten, zoals deze in de teratologische literatuur worden opgesomd. Vooral bij de vermelde tropische gewassen en bij *Rubus* hebben we te doen met zeer verspreid en op grote schaal optredende heksenbezemziekten.

Deze ziekten hebben niet alleen zo nu en dan grote schade aangericht, maar doen dit nog steeds.

HOOFDSTUK V

MORFOLOGISCHE BESCHOUWINGEN

1. INLEIDING

Heksenbezemverschijnselen zijn vormafwijkingen. Over de betekenis van vormafwijkingen voor de morfologie lopen de meningen uiteen. Talrijke morfologen hechten veel waarde aan de abnormaliteiten (BRONGNIART, 1834-1844; AL. BRAUN, 1860; ČELAKOVSKÝ, 1874, 1875, 1882; VELENOVSKÝ, 1905-1913). Volgens hen zijn normale en afwijkende organen aan dezelfde morfologische wetten onderworpen. Anderen daarentegen, zoals GOEBEL (1913), ontkennen deze betekenis en vatten de afwijkingen op als ware misvormingen. Het is daarom niet mogelijk, uit heksenbezemverschijnselen a priori conclusies te trekken aangaande de morfologie.

In dit hoofdstuk zal getracht worden aan de hand van een morfologische beschouwing van de heksenbezemverschijnselen de betekenis van deze afwijkingen voor de morfologie nader te toetsen.

Naar aanleiding van de heksenbezemachtige groeiwijze van bloemgestellen en van vegetatieve delen, zal worden gelet op de bouw van enkele bloemgestellen en op de vertakkingswijze van de plant.

De bloemafwijkingen vestigen de aandacht op de morfologische waarde van de bloem. Bij de bestudering hiervan zal, mede aan de hand van gegevens uit de literatuur, vooral aandacht worden besteed aan het gynaecium.

Daar de bloemafwijkingen een zeer belangrijk onderdeel der heksenbezemverschijnselen vormen en in morfologisch opzicht het meest opvallen, zullen deze hier het eerst worden behandeld.

2. BLOEMPLOSSING – MORFOLOGISCHE WAARDE VAN DE BLOEM

a. Algemeen; de bloem

In de plantkunde bestaat reeds lang het probleem betreffende de verklaring van de bloemen daarmee samenhangend, de morfologische betrekking tussen de generatieve en de vegetatieve delen van de plant.

Het feit, dat eenzelfde vegetatiepunt al naar omstandigheden een vegetatieve spruit of een bloem kan vormen, doet reeds direct vermoeden, dat tussen die twee levensuitingen een nauwe overeenkomst bestaat.

In de botanische literatuur vinden we al vroeg aanduidingen in die richting, onder anderen bij CAESALPINIUS (1519-1603), LINNAEUS (1707-1778) en FORSKAL (1736-1763). Zo schrijft LINNAEUS in 1755: „*Principium florum et foliorum idem est*” (zie POTONIÉ, 1912).

GOETHE (1749-1832) heeft deze spruithypothese (zie beneden) uitgewerkt en daaraan grote bekendheid gegeven (1790: „Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären”).

Voor meer historische gegevens moge worden verwezen naar SACHS (1875), POTONIÉ (1912) en ARBER (1950).

Zo meende men al spoedig de bloem te moeten zien als „een andere uitvoering” van een tak met bladeren. Verschillende voorbeelden van fyllodie der bloemorganen en van proliferatie der bloembodem, moesten deze *spruithypothese* ondersteunen. Ook nu nog illustreren deze afzonderlijk voorkomende abnormaliteiten in de leerboeken de beschouwingen over de bouw van de bloem.

Vooral de doorgegroeiide roos is in dit opzicht geliefd. GOETHE schrijft daarvan reeds: „Alles was wir bisher nur mit der Einbildungskraft und dem Verstande zu ergreifen gesucht (haben), zeigt uns das Beispiel einer durchgewachsenen Rose auf das deutlichste" (1790, § 103).

Over de juistheid van deze „klassieke" opvatting bestaat op verschillende gronden nog steeds veel verschil van mening (GRÉGOIRE (1938), WILSON en JUST (1939), PLANTEFOL (1949) en PURI (1951) geven overzichten van de literatuur).

Vooral recente onderzoeken met betrekking tot de anatomie en de histogenie van bloemen en vegetatiepunten, verschaffen argumenten ter ondersteuning van de opvatting, dat de bloem een afgeleide vorm is (KAUSSMANN, 1931; PHILIPSON, 1947; GIFFORD, 1954).

Bij de beoordeling van de morfologische waarde van de bloem hebben vormafwijkingen steeds een belangrijke rol gespeeld. Hierbij is tevens veel gestreden over de betekenis, welke aan de teratologie mag worden toegekend.

Bezien we nu de bloemoplossingsverschijnselen in dit verband nader.

Uit de analyse der heksenbezemverschijnselen (hoofdstuk II) bleek, dat in de aangetaste planten op een bepaald moment de generatieve activiteit plotseling geheel is opgeheven, de vegetatieve activiteit daarentegen is versterkt.

Hiervan uitgaande kan nu het volgende worden gezegd: De bloemaanleg, die in een bepaalde stengeltop reeds gedeeltelijk plaats vond, wordt plotseling geheel stopgezet. Daarna vindt de aanleg en ontwikkeling van deze reeds gedeeltelijk gedifferentieerde bloemknop uitsluitend in vegetatieve richting plaats. De organen van die knop hebben dan al gedeeltelijk de eigenschappen van het bloemdeel, waartoe elk van hen had moeten uitgroeien, maar ze krijgen vervolgens in meerdere of mindere mate het karakter van een loofblad. Het uiteindelijke resultaat is afhankelijk van het primordiale stadium, waarin de bloemknop zich bevond op het moment van de opheffing van de generatieve activiteit. Die toestand, dat stadium van bloemaanleg, wordt dan later macroscopisch waarneembaar.

Naarmate bloemknoppen op het moment van aantasting jonger zijn, later zijn aangelegd, worden de bloemen meer abnormaal, gaan ze meer vegetatieve eigenschappen vertonen. Bij de heksenbezemziekten, welke worden veroorzaakt door virussen, wordt tengevolge van de „systemische" werking van de virussen in de gehele plant de generatieve activiteit opgeheven. Dit heeft tot gevolg dat successievelijk aangelegde bloemen, b.v. in een bloemgestel, een fraaie „bloemoplossingsreeks" vormen (p. 7 e.v.). Daarin zijn de opeenvolgende stadia van bloemaanleg als het ware gefixeerd. De aldus gevormde antholysereeks geeft nu in omgekeerde volgorde een duidelijk *macroscopisch waarneembaar beeld van de organogenie van de bloem* (de bloemaanleg) bij de betreffende plantensoort.

Het complex van bloemoplossingsverschijnselen bij Crotalaria en dergelijke, levert nu zeer opvallend en duidelijk feitenmateriaal ter ondersteuning van de spruiythypothese. Alle organen van de bloem krijgen bij dit proces van bloemoplossing kleur (chloranthie) en vorm (fyllodie) van gewone loofbladen. De kransen, waarin de bloemdelen zijn geplaatst, gaan over in een spiraal als gevolg van het uitgroeien (strekken) van de leden der bloembodem (apostasie). De eindknop, waarmede een vegetatieve tak wordt afgesloten, blijkt in de nog niet volledig aangelegde bloem eveneens aanwezig te zijn en te kunnen uitgroeien tot een

vegetatieve spruit (mediane of centrale proliferatie). Op dezelfde wijze kunnen okselknoppen van alle bloemorganen tot ontwikkeling komen (axillaire of laterale proliferatie). Dit materiaal vertoont alle denkbare overgangsstadia van bloemoplossing, waarbij tenslotte een geheel normaal vegetatief takje met bladeren staat op de plaats van de bloem.

De bloem en de vegetatieve spruit hebben dus in hun organogenie onmiskenbaar eenzelfde beginpunt, eenzelfde gemeenschappelijke oorsprong. Uit de antholysereeksen blijkt, dat tijdens de bloemaanleg een geleidelijke overgang plaats vindt van vegetatief naar generatief. Met andere woorden: *tijdens de bloemaanleg verandert het vegetatiepunt geleidelijk in een bloemknop*.

Tussen de organen van de bloem en de loofbladen bestaat dus een zeer nauwe betrekking. Op grond van de vergelijkende morfologie werd deze relatie reeds lang *homologie* genoemd. De resultaten van het onderzoek der hier beschreven afwijkingen sluiten geheel aan bij deze opvatting. Dit rechtvaardigt tevens het gebruik van deze heksenbezemverschijnselen voor de morfologie.

In het voorgaande bleek zelfs een direct verband te bestaan tussen de ontstaanswijze van een antholysereeks en de organogenie van de bloem. Ter bepaling van de morfologische waarde van de organen van een plant wordt sinds PAYER (1857) juist veel betekenis toegekend aan de organogenie. Dit ondersteunt nogmaals de waarde van deze afwijkingen voor de morfologie.

Een aantal bestrijders van de betekenis van de teratologie voor de morfologie, kent daarentegen wel veel waarde toe aan de organogenie, b.v. SCHLEIDEN (1846) en HAGERUP (1936). Uit het bovenstaande blijkt dat teratologie en organogenie, althans hier, geen tegenstrijdige resultaten opleveren.

Bloemoplossingsverschijnselen wijzen dus op de spruitnatuur van de bloem.

In de literatuur blijkt vooral veel meningsverschil te bestaan ten aanzien van de morfologische waarde van het carpellum met de ovula. Daarom zal hieraan in het volgende nader aandacht worden besteed.

b. *Carpellum en ovula*

α. Morfologische waarde van het carpellum

Over de morfologische waarde van het carpellum is veel gestreden (zie o.a. WILSON en JUST (1939) en PURI (1951, 1952)). Hierbij staan een *blad-* en een *as-theorie* tegenover elkaar. Deze theorieën hebben bij sommige auteurs alleen betrekking op de placenta, bij anderen op het gehele carpellum.

De as-opvatting vindt haar oorsprong in de vermeende knopnatuur van het zaadbeginseel (o.a. bij AUG. DE ST HILAIRE (1816, 1847) en SCHLEIDEN (1839)).

Deze mening herleeft bij onder anderen THOMAS (1931), McLEAN THOMPSON (1934, 1935) die zelfs de bladnatuur van de andere delen der bloem ontkent, en HAGERUP (1934, 1936, 1938). Deze auteurs nemen aan, dat de bloemas na de vorming van de carpellen doorgroeit en de placenta vormt.

Sinds BRONGNIART (1834, 1844) blijkt de vrije centrale placenta der Primulaceae het belangrijkste argument te vormen ter ondersteuning van de as-theorie.

Zo trekt ook PAYER (1857) in zijn „Organogénie” zonder nadere motivering de conclusie, dat de vrije centrale placenta een directe voortzetting van de bloemas zou zijn. Vervolgens leidt hij op grond van het bestaan van tussenvormen, de axillaire- en via deze de pariëtale placenta af van de vrije centrale placenta der Primulaceae: „...par conséquent dans les uns comme dans les autres, les placenta's appartiennent au système axile”.

HAGERUP waarschuwt in één van zijn eerste publikaties (1936) nog tegen de opvatting, als zou het gynaeceum van andere Angiospermen op dezelfde wijze zijn opgebouwd als bij de Centropsemae. In 1938 komt hij daarop terug en beweert, dat voor de rest van de gynae-

ciumvormen de klassieke theorie ook al niet meer opgaat, zelfs niet voor de Leguminosae.

De vrije centrale placenta speelt dus bij de bepaling van de morfologische waarde van het carpellum wel een belangrijke rol. PURI (1951) zegt echter in een literatuuroverzicht: „The problem seems to be well settled now in favour of the appendicular view”. Het belangrijkste argument is, dat het xyleem in de vaatbundels van de placenta der Primulaceae exarch blijkt te zijn, in tegenstelling met een as, waarin het endarch is.

In een recent overzicht betreffende „Placentation in Angiosperms” komt PURI (1952) tot de slotsom, dat de placenta steeds een onderdeel is van het carpellum en dat dit orgaan homoloog is met een blad. Deze mening wordt tegenwoordig vrijwel algemeen aanvaard.

LAM (1948, 1955) meent dat deze opvatting, althans voor een bepaalde groep van planten, niet opgaat. Bij deze planten zouden volgens hem de zaadbeginsels direct op een as zijn ingeplant. Op grond hiervan verdeelt hij de Angiospermen in *fylospore* en *stachyospore* taxa. De vraag naar een juiste verklaring van het carpellum is dus nog steeds actueel.

SAHNI verdeelde reeds eerder de Gymnospermae in Phyllospermae en Stachyospermae (zie LAM). LAM past deze indeling toe op alle Cormophyta. De verdeling van de Angiospermae in Phyllosporaee en Stachyosporae argumenteert hij met de reeds genoemde opvattingen van PAYER (1857), MCLEAN THOMPSON (1935) en HAGERUP (1936). Tot de Stachyosporae rekent LAM onder andere de Primulales en de Centrospermae.

Volgens A.P. DE CANDOLLE (1827), die de naam *carpellum* invoerde, is dit een bladorgaan, dat op de vergroeide randen de zaadbeginsels draagt. Deze bladopvatting, gebaseerd op gegevens uit de vergelijkende morfologie, werd later gesteund door de resultaten van velerlei onderzoeken: anatomisch (EAMES, 1931; SPROTTE, 1940; UNRUH, 1944; PURI, 1951), organogenetisch (TROLL, 1939; SPROTTE, 1940).

Teratologische gegevens hebben steeds in belangrijke mate de bladtheorie ondersteund. Als voorbeeld dienden incidentele gevallen van fyllodie van het carpellum. Deze losse voorbeelden zijn echter niet voor een ieder overtuigend. Zo beweert GRÉGOIRE (1935) dat niemand kan bewijzen, dat de abnormale bladachtige organen, zoals b.v. de fylloide carpellen, ook werkelijk uit bloempriordia zijn ontstaan: „... on ne peut alléguer aucun exemple authentique du développement d'un primordium staminal ou carpellaire en une feuille véritable”.

In geval van antholyse ten gevolge van b.v. de heksenbezemsiekte, ontwikkelt de fyllodie zich echter geleidelijk. Deze geleidelijke ontwikkeling toont aan, dat de abnormale, min of meer carpellumachtige bladorganen zijn ontstaan uit primordia, welke in geval van bloemaanleg waren voorbestemd om uit te groeien tot carpellen. Geheel zonder generatieve inductie zouden ze zijn uitgegroeid tot normale loofbladen (vergelijk met p. 34). Dit is in strijd met de mening van GRÉGOIRE en rechtvaardigt het gebruik van deze afwijkingen ter bepaling van de morfologische waarde van dit orgaan.

De hier afgebeelde abnormale bloemen van *Crotalaria* en dergelijke, tonen de bladnatuur van het carpellum duidelijk aan. De bewijskracht van de fyllodie wordt nog ondersteund, doordat b.v. bij *Crotalaria* in de oksel van het vruchtblad de okselknop, die bij een bladorgaan behoort, doorgaans duidelijk tot ontwikkeling komt en zelfs kan uitgroeien tot een takje met bladeren.

In dit verband levert de antholyse van *Alliaria officinalis* ANDRZJ. (*Sisymbrium alliaria* SCOP.) (zie ook p. 24), zoals die door VENEMA (1930) uitvoerig is bestudeerd, een ander bijzonder fraai voorbeeld van de bladnatuur der carpellen. In opgeloste en doorgegroeiende bloemen van *Alliaria* zijn de twee

carpellen aanwezig als opvallend grote bladeren. Ze zijn in extreme gevallen op verschillende hoogte op de uitgegroeide bloembodem ingeplant. In beider oksel bevindt zich meestal weer een goed ontwikkelde knop of zijas (zie p. 24).

β. Morfologische waarde van het ovulum

Het is van belang na te gaan in hoeverre de afwijkingen, welke de ovula bij bloemoplossing vertonen, kunnen bijdragen tot een verklaring van de bouw van het ovulum.

Ook over de morfologische waarde van dit orgaan heeft reeds lang veel verschil van mening bestaan. Twee tegenstrijdige opvattingen handhaafden zich lange tijd naast elkaar: een *knop-* en een *blad-theorie*. Voor een samenvatting moge worden verwezen naar WORSDELL (1904). Beide theorieën telden een groot aantal aanhangers. De blad-theorie verwierf geleidelijk de grootste aanhang.

In het heksenbezemzieke materiaal van *Crotalaria* en *Rubus* wordt het ovulum bij verdergaande antholyse in toenemende mate bladachtig. In de beginstadiën van oölyse is op dit bladachtige ovulum soms nog een orgaantje aanwezig, dat op de nucellus lijkt (fig. 12), maar meestal ontbreekt het. Dergelijke oölyseverschijnselen zijn reeds vele malen waargenomen.

Deze blad-theorie betreffende het ovulum sluit nu ook geheel aan bij de blad-opvatting met betrekking tot het carpellum. We vinden b.v. reeds bij BRONGNIART (1844) de mening dat het ovulum een lob is van het vruchtblad.

De blad-theorie heeft echter het bezwaar, dat overwegend aandacht wordt geschonken aan de bladachtige delen van het ovulum: funiculus en integumenten. Door sommige auteurs wordt slechts terloops vermeld, dat op het bladorgaan de nucellus als emergens aanwezig is. Dit moet vermoedelijk worden geweten aan de grote betekenis welke werd toegekend aan de oölyseverschijnselen. Daarbij ontbreekt immers al spoedig de nucellus en is het ovulum vervangen door een blaadje of bladslipje.

Dit deed zelfs bij enkelen de mening postvatten, dat ook de nucellus van nature bladachtig zou zijn. Zo schrijft SURINGAR (1882) naar aanleiding van zijn onderzoek van een groot aantal afwijkende *Sisymbrium*-planten, dat hij de indruk kreeg: „... que la nucelle représente à la vérité non pas une excroissance sur la surface, mais le sommet morphologique d'un lobe foliaire”.

We moeten evenwel niet vergeten dat bij bloemoplossing, door volledige opheffing van de generatieve activiteit, het ovulum de nucellus tenslotte geheel verliest. Door dit verlies van het meest essentiële deel houdt dit orgaan op ovulum te zijn. Verschillende aanhangers van de blad-theorie hebben dit beseft en geven bij de omschrijving van het ovulum dan ook de reeds vermelde toevoeging betreffende de nucellus. Toch wordt steeds weer de nadruk gelegd op het bladachtige deel.

Gezien het bezwaar tegen de blad-theorie hebben weer anderen de meeste waarde gehecht aan de nucellus. Deze is het belangrijkste deel van het ovulum en bleek niet te herleiden tot enig morfologisch grondorgaan. Bedoelde auteurs vatten het zaadbeginsel dan ook op als een orgaan „van eigen aard”. WORSDELL (1904) spreekt daarom van de *sui generis-theorie*. De integumenten worden beschouwd als aan de nucellus ondergeschikte, nieuwgevormde organen met een beschermende functie.

In de blad-theorie en in de *sui generis*-theorie wordt het ovulum steeds be-

schouwd als een morfologische eenheid. Dit is echter niet het geval. De nucellus en de funiculus met de integumenten zijn aparte organen. Onder anderen hebben CASPARY (1861) en CRAMER (1864; zie SACHS, 1874) hierop reeds gewezen. Ook de sui generis-theorie geeft dus niet een met de feiten overeenstemmend beeld. Na WORSDELL trekt deze theorie geen aandacht meer.

Sinds de ontdekking van HOFMEISTER (1851), dat de generatiewisseling, welke reeds langer bij Sporeplanten bekend was, ook plaats vindt bij Zaadplanten, zijn tevens lagere planten en vooral de Vaatcryptogamen in de vergelijkende vormbeschouwing betrokken. Daarbij viel veel aandacht op de nucellus en hiervoor werd al spoedig de naam *sporangium* gebruikt.

Zo ontstond uit voorgaande theorieën de opvatting, welke we de *sporofyltheorie* willen noemen: het ovulum bestaat uit een bladachtig deel (funiculus en integumenten) en een op dit bladorgaan gevormd sporangium (nucellus). Deze theorie kan, evenals dit het geval was met de bladtheorie, betrokken worden op het gehele vruchtblad: het is een bladorgaan dat de (macro)sporangia voortbrengt; het carpellum is het eigenlijke (macro)sporofyl. Bij de Zaadplanten, in tegenstelling met de Varens, worden de (macro)sporangia steeds afzonderlijk gevormd op zelfstandige stukjes van het sporofyl.

Nucellus en sporangium worden beide gevormd als een emergens op het oppervlak van een bladorgaan. Ze zijn niet herleidbaar tot enig vegetatief orgaan. Als generatieve organen hebben ze een geheel eigen aard. De integumenten zijn op deze manier geheel vergelijkbaar met het indusium der Varens. De homologie van nucellus en (macro)sporangium houdt nog geen volledige gelijkheid in. De verschillen tussen beide organen mogen hier echter bekend worden verondersteld.

De afwijkingen welke carpellen en ovula bij antholyse vertonen en de vergelijking van Zaadplanten met Sporeplanten, maken zoals boven is beschreven, een duidelijke verklaring mogelijk van de vrouwelijke organen van de bloem. *Bovendien hebben de afwijkingen de overeenkomst tussen Sporeplanten en Zaadplanten, welke op grond van het voorkomen van de generatiewisseling reeds was geconstateerd, verduidelijkt.* (Of deze overeenkomst tussen Sporeplanten en Zaadplanten berust op een fylogenetische verwantschap, wordt hier in het midden gelaten).

γ. Bouw van het macrosporofyl

In het voorgaande bleek naar aanleiding van abnormaliteiten, dat het carpellum met de zaadbeginsels homoloog is met een loofblad. De eigenschappen van dit bladorgaan werden echter pas duidelijk door vergelijking met dat van lagere planten. Op grond daarvan kan worden gesproken van een *macrosporofyl*.

Hoe staat het nu met de morfologische bouw van dit bladorgaan? De zaadbeginsels worden gevormd aan bepaalde delen van het vruchtblad, welke soms min of meer zelfstandig kunnen zijn, b.v. de vrije centrale placenta van de Primulaceae. Uit abnormale ovula valt af te leiden, dat het bladachtige deel van de ovula eveneens een min of meer zelfstandig deel van de placenta kan uitmaken. Ook blijkt uit afwijkingen, dat dit bladachtige deel van het ovulum weer uit min of meer zelfstandige bladdelen bestaat, b.v. bij *Rubus*. Hoe is dit te verklaren? Dit alles doet vermoeden, dat het carpellum is opgebouwd uit kleinere morfologische eenheden, welke zich min of meer zelfstandig kunnen gedragen.

In het voorgaande bleek reeds een eigenschap, zoals de vorming van de nucellus, te verklaren door vergelijking van de Zaadplanten met de Cryptogamen en daarvan speciaal de Vaat-cryptogamen (Pteridofyten). De richting in de morfologie, waarbij alle hogere planten worden beschreven met namen en termen ontleend aan de Pteridofyten, wordt meestal „fylogenetische morfologie” genoemd, omdat de aanhangers van deze richting uitgaan van de descendentiegedachte. Sinds THOMAS (1932) spreekt men ook wel van „nieuwe morfologie”.

Volgens deze richting is het blad van de hogere planten vergelijkbaar met het dichotome asstelsel der lagere planten en heeft het zich zelfs hieruit ontwikkeld. De eenheden, waaruit blad en stengel der Cormofyten beide zijn opgebouwd, zijn volgens ZIMMERMANN (1930) de *telomen*. (Voor een overzicht zie o.a. REINDERS (1952).)

Bij het gebruik van deze opvattingen willen we hier uitsluitend letten op de vergelijkend morfologische betekenis en niet op hun fylogenetische waarde.

Zo meent reeds HUNT (1937) het vruchtblad te kunnen vergelijken met een algenstam. Hij denkt zelfs het vruchtblad daarvan te kunnen afleiden. Het grote aantal lobben van dit thallus zou door zijdelingse vergroeiing (congenitaal) zeer sterk zijn verminderd.

Op grond van een aantal waarnemingen beschouwt hij het carpellum tenslotte als een drie-lobbig blad. De middelste lob zou steriel zijn en meestal stijl en stempel vormen. Soms dragen ook de twee fertiele zijlobben daartoe bij. De dichotomie zou in de vertakkingsvorm van de stempel vaak nog terug te vinden zijn, b.v. bij *Carica papaya*. De twee fertiele zijlobben vormen samen, door zijdelings te vergroeiën de placenta, het fertiele deel van de stempel. Ze kunnen aan de andere zijde meer of minder met de middelste steriele lob zijn vergroeid.

Het belangrijkste proces in de aldus geschetste ontstaanswijze van het carpellum blijkt de zijdelingse vergroeiing te zijn van de slippen, waaruit dit orgaan is opgebouwd. De slippen zijn verenigd tot drie lobben en deze laatste kunnen ook weer min of meer zijn vergroeid.

De mate van vergroeiing van de eenheden, waaruit het carpellum is opgebouwd, bepaalt uiteindelijk de vorm van het vruchtblad en tenslotte ook die van de gehele stempel. Om ons hiervan enige voorstelling te kunnen vormen, behoeven we echter nog niet direct te rade te gaan bij de lagere planten. Ook uit de morfologie van de loofbladen der hogere planten kunnen we afleiden, dat deze bestaan uit kleinere eenheden of slippen, die in uiteenlopende mate vergroeid kunnen zijn. Ter demonstratie hiervan mogen een aantal voorbeelden volgen.

Loofbladen kunnen meer of minder diepe insnijdingen van de rand vertonen. De mate en diepte van deze insnijdingen vertonen een grote erfelijke variatie. Zo zijn van plantensoorten met vrijwel gaafrandige bladen, vormen bekend met diep ingesneden, sterk in slippen verdeelde bladen, b.v. *Quercus robur* L. var. *laciniata* SCHN. Van soorten met samengesteld blad zijn vormen bekend met enkelvoudig blad: *Fraxinus excelsior* L. var. *monophylla* KUNTZE. De nakomelingschap van *Sorbus aria* (L.) CR. $\times$ *S. aucuparia* L. levert een fraaie reeks van overgangen tussen de enkelvoudige en de samengestelde bladvormen van de oudersoorten. Hieraan zijn vele andere voorbeelden toe te voegen.

Ook is de mate en diepte der insnijdingen sterk modificeerbaar. Zo zijn de ondergedoken bladen van sommige waterplanten, zoals *Ranunculus aquatilis* L., fijn verdeeld.

Eveneens kunnen bepaalde pathogenen een belangrijke invloed uitoefenen op de bladvorm. Een bijzonder mooi voorbeeld is in dit verband een afwijking aan de grote geveerde bladen van *Pometia pinnata* FORST. (= *Irina glabra* BL.). Zelfs kunnen daarbij heksenbezems ontstaan, welke volgens VAN STEENIS (1948) in de Maleise archipel geregeld voorkomen. De juiste oorzaak is nog niet met zekerheid bekend. De bladeren worden slechts plaatselijk aangetast. BRAUN (1861) en MAGNUS (1910) hebben deze afwijking beschreven. In het eenvoudigste geval vertoont de bladrand, die in normale toestand zwak gezaagd is, aan één of meer blaadjes een verdieping van de insnijdingen. De blaadjes van het geveerde blad kunnen op hun beurt eveneens veervormig samengesteld en zelfs dubbel tot veelvoudig geveerd worden. Soms is slechts een gedeelte van het blaadje abnormaal (fig. 20). Naarmate de blaadjes meer samengesteld worden, de insnijdingen dieper zijn, is de bladschijf meer gereduceerd. In het ernstigste geval is tenslotte geheel geen bladschijf meer tot ontwikkeling gekomen. De voor het blad karakteristieke beperking van de lengtegroei blijkt dan tevens te zijn opgeheven. In plaats van een blad of blaadje zien we dan een in niets meer aan een blad herinnerend „primitief” asstelsel. Hieruit kunnen zelfs enorme heksenbezems ontstaan, welke volgens MAGNUS (1910) een doorsnede van 1 m kunnen bereiken.

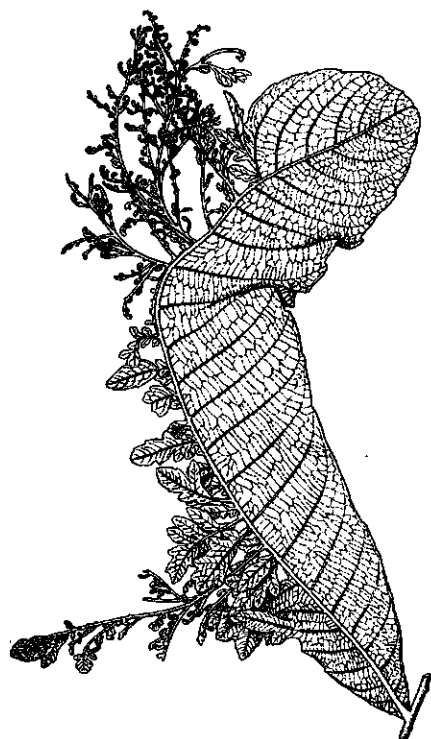


FIG. 20.

Pometia pinnata. Abnormale bladvorming (zie de tekst). (naar BRAUN, 1861; $\frac{2}{7} \times$).

Pometia pinnata. Abnormal leaflet (see the text). (After BRAUN, 1861).

Zijdelingse vergroeiing van bladorganen kan ook erfelijk voorkomen, b.v. bij de bloemkroon der Sympetaleae en de zogenaamde „dubbel-naalden” van *Sciadopitys*. Deze laatste bestaan uit twee over de volle lengte vergroeide naalden.

Tenslotte zijn in de teratologische literatuur incidenteel voorkomende vergroeiingen beschreven. Zo kunnen volgens PENZIG (1921) bij *Brassica oleracea* door vergroeiing van de bladranden bekens (ascidiën) ontstaan. Dergelijke verschijnselen werden ook kunstmatig opgewekt met behulp van groeistoffen, o.a. door LAIBACH en MAI (1936) bij tomaat en *Coleus* en door HARDER en OPPERMANN (1952) bij *Kalanchoë blossfeldiana*.

Al deze feiten wijzen erop, dat de loofbladen van de hogere planten bestaan uit kleinere eenheden of slippén, welke meer of minder met elkaar vergroeid kunnen zijn.

Op deze wijze is het nu eveneens mogelijk de uiteenlopende bouw van vruchtbladen en stampers te verklaren.

We sluiten daartoe aan bij de opvatting van HUNT (1937), dat het vruchtblad is opgebouwd uit een groot aantal slippén, welke zijn verenigd tot drie lobben. De twee fertiele zijlobben, die door vergroeiing aan de ene kant de placenta vormen, kunnen aan de andere kant geheel met de middelste, de steriele lob zijn vergroeid. Ze vormen dan een vruchtblad, dat niet afhankelijk is ingesneden. Uit zo'n carpellum kan een peul of kokervrucht ontstaan.

Van vergroeiing van de fertiele lobben met de steriele lob is soms in het geheel geen sprake. Wel kunnen in een meerbladige stamper de fertiele lobben van een aantal carpellen aan beide zijden aaneengroeien, terwijl dan tevens hetzelfde plaats vindt met de gezamenlijke steriele lobben. Als voorbeeld hiervan kan de stamper van de Primulaceae dienen. Deze is opgebouwd uit vijf carpellen. De vijf steriele lobben vormen met elkaar de wand van het vruchtbeginsel. De tien (5×2) fertiele lobben groeien samen aaneen tot de vrije centrale placenta. Omdat hier geen enkel verband bestaat tussen de steriele en de fertiele lobben, dus tussen de wand en de placenta in de vorm van een tussenschot, is het carpellum van de Primulaceae zeer waarschijnlijk zelfs drietallig. Dit neemt echter niet weg, dat hier nog steeds sprake is van één vruchtblad.

Bij vele Caryophyllaceae bevinden zich tijdens de ontwikkeling van het vruchtbeginsel, in het basale deel daarvan, aanvankelijk nog tussenschotten. Later worden deze vaak verscheurd en ontstaat een eveneens vrije centrale placenta. Het vruchtblad van de Caryophyllaceae is daarom in het algemeen driespletig tot driedelig.

Uit deze beschrijving blijkt hoe de fertiele en de steriele lobben van het vruchtblad zich onafhankelijk van elkaar kunnen gedragen, maar desondanks morfologisch bij elkaar horen.

De onderlinge vergroeiing, van lobben van hetzelfde of van naburige vruchtbladen, laat zich met het oog op het nauwe congenitale contact der vruchtblad-primordia gemakkelijk begrijpen. Het nauwe contact is een gevolg van de gedrongenheid van vooral het apicale deel van de bloembodem.

De hier gegeven zienswijze maakt nu ook een verklaring mogelijk van het verband tussen het vruchtblad en de zaadbeginsels.

Aan de steriele lob vormen de meer of minder vergroeide uiteinden van de slippen de stijl en de stempel, zoals dit reeds uitvoerig door HUNT is geschetst. Hierbij aansluitend kunnen we, op grond van waarnemingen aan abnormale ovula, de gevolgtrekking maken, dat de uiteinden van de slippen aan de fertiele lobben van het vruchtblad vrije blaadjes of lobben vormen. In geval van normale bloei vormt elk van deze samen met een nucellus een zaadbeginsel. In geval van bloemoplossing komen ze als blaadjes of lobjes van het vruchtblad tot ontwikkeling, of zijn in uiteenlopende mate met de rand van het vruchtblad vergroeid. Het uiteindelijke resultaat is afhankelijk van het stadium van differentiatie op het moment van opheffing van de bloeminductie. Soms zijn de ovula slechts aanwezig als korte slipjes of tanden aan de rand van het vruchtblad.

In het voorafgaande bleek het vruchtblad drielobbig tot zelfs drietallig te kunnen zijn. Uit de vorm van abnormale zaadbeginsels blijkt eenzelfde bouw van het bladachtige deel van het ovulum. Dit kan namelijk bij oölyse enkelvoudig en gaafrandig zijn (*Crotalaria*) en drielobbig of driespletig (*Rubus*) tot zelfs drietelig of drietallig (*Alliaria*; zie PEYRITSCH (1878) en SURINGAR (1882)).

Worden per carpellum slechts twee ovula gevormd, zoals bij *Rubus*, dan kunnen de twee fertiele lobben elk in hun geheel in de vorming van een ovulum opgaan. Tussen de fertiele lobben van het vruchtblad en het bladdeel van het ovulum bestaat dan slechts een graduëel verschil.

Bij de Primulaceae bleken de twee fertiele lobben van het vruchtblad geheel zelfstandig te zijn en is het vruchtblad vermoedelijk drietallig. Gaan nu de fertiele lobben geheel op in de vorming van een ovulum, dan moeten deze ovula zich ook min of meer onafhankelijk kunnen gedragen. Ze behoeven dan niet direct op de rand van het vruchtblad te zijn ingeplant. Vermoedelijk is dit het geval bij planten met éénzadige vruchtbeginsels, waarin het ene zaadbeginsel zogenaamd grondstandig is. Toch moet het ook dan nog als een wezenlijk onderdeel van het vruchtblad worden beschouwd.

Zijn de waarnemingen met betrekking tot *Tropaeolum* juist (p. 20), dan staan bij deze planten de ovula niet op de rand van het vruchtblad ingeplant, maar zijn het zelfstandige bladen, ingeplant op een as uit de oksel van ieder carpellum. VAN TIEGHEM (1865) nam bij dit geslacht reeds eerder hetzelfde waar. Is dit inderdaad juist, dan is hier sprake van ware stachyosporie (p. 36). In dat geval is het ovulum het eigenlijke macrosporofyl, terwijl het carpellum steriel is en slechts een beschermende functie heeft. Op grond van het beschikbare materiaal is dit niet met voldoende zekerheid te zeggen.

c. Conclusie; spruijthypothese

De bloemoplossingsverschijnselen van heksenbezemzieke planten verschaffen duidelijke argumenten ter ondersteuning van de spruijthypothese.

Ondanks een aantal tegengestelde argumenten is hier gebleken, dat de mor-

fologische waarde van het carpellum met de ovula geheel past in de spruithypothese: de bloem is een as met bladeren, gemodificeerd ten dienste van de geslachtelijke voortplanting. De uitspraak van GOETHE (1790, § 115) is nog steeds van kracht: „Es mag nun die Pflanze sprossen, blühen oder Früchte bringen, so sind es doch immer *dieselbigen Organe*, welche, in vielfaltigen Bestimmungen und unter oft veränderten Gestalten, die Vorschrift der Natur erfüllen”.

De eigenschappen van het vruchtblad worden echter pas geheel duidelijk door vergelijking van de wijze, waarop bij de Zaadplanten en bij de Sporeplanten de vorming der macrosporangia plaats vindt. In beginsel geschiedt deze op dezelfde wijze. Bij de Zaadplanten echter niet aan gewone loofbladen, maar aan zeer gespecialiseerde „vrucht”-bladen. Antholyseverschijnselen geven enig begrip van deze specialisatie.

3. HEKSENBEZEMVORMING – MORFOLOGISCHE WAARDE VAN BLOEMGESTELLEN; DE VERTAKKINGSWIJZE DER PLANT

Heksenbezems ontstaan doordat plaatselijk alle in potentie aanwezige knoppen uitlopen. In planten welke zijn aangetast door heksenbezemvirussen, vindt deze buitensporige ontwikkeling van knoppen aan de gehele plant plaats, zelfs in bloemgestellen en in bloemen. De ontwikkeling van de leden der assen ligt hieraan ten grondslag.

De analyse van deze verschijnselen heeft in het voorgaande een verklaring mogelijk gemaakt van de bouw van de bloem. Heksenbezemverschijnselen verschaffen op deze wijze tevens gegevens met betrekking tot de morfologie van bloemgestellen en van de gehele plant. Dit zal worden aangetoond aan de hand van de „knobbels”, waarop bij talrijke Papilionaceae de bloemen zijn geplaatst. Tenslotte zal aandacht worden besteed aan de vertakkingswijze van een aantal Vlinderbloemigen.

a. De „knobbels” van verschillende Papilionaceae

Dat ook het bloemgestel is gebonden aan dezelfde vertakkingsregels als de vegetatieve delen van de plant, is niet altijd even duidelijk. Zo vinden we in de bloemgestellen van verscheidene Vlinderbloemigen, o.a. *Phaseolus* en *Vigna*, aan de knopen van de hoofdas de afwisselend geplaatste, eigenaardige „knobbels” (fig. 10). Hun al of niet aanwezig zijn is een belangrijk determinatiekenmerk. Zo komen ze voor in de tribus Phaseolae, met uitzondering van de subtriben Glycininae en Cajaninae (TAUBERT, 1894). Deze knobbels worden wel aangezien voor opzwellingen van de knopen. Een al naar de soort verschillend aantal bloemen komt daarop tot ontwikkeling. Bij *Phaseolus lunatus* is dit aantal vier en bij *P. radiatus*, *P. calcaratus* en *Vigna sinensis* slechts twee. De schutblaadjes vallen meestal reeds vroeg af of verdorren. Boven deze bloemen en in rangschikking erbij aansluitend, zijn aan de knobbels nog een aantal duidelijke littekens zichtbaar. Deze fungeren vaak als nectariën.

TAUBERT schrijft reeds: „Diese gewöhnlich zweizeilig angeordnete Knoten sind meist klein und warzenförmig, seltener etwas verlängert. Über ihre Entstehung liegen umfassende Untersuchungen noch nicht vor, doch scheinen sie allgemein verkürzte Seitenachsen zu sein von deren Blüte nur wenige zur vollen Entwicklung gelangen”. ZIMMERMANN (1932) spreekt van „Nektarienpolster”: „Diese Nektarienpolster sind Kurztriebe, indem die Blütenknospe der Seiten-

achsen zu Nektarien umgewandelt sind, und eine Streckung der Internodien unterblieben ist. Die Nektarien sind, wie die anatomische Untersuchung zeigt, umgebildete Blütenknospen”.

In heksenbezemzieke planten blijken deze knobbel inderdaad te zijn verlengd en soms te zijn uitgegroeid tot zijtakken. Voor *Phaseolus lunatus* is dit uitvoerig beschreven (p. 14). Hieruit blijkt, dat deze knobbel moeten worden opgevat als zeer sterk gereduceerde zijassen, waaraan slechts de laagste knoppen als bloem tot ontwikkeling komen en de hoger aangelegde aborteren of zeer gereduceerd aanwezig zijn. Bovendien is de afwisselende bladstand van de vegetatieve tak, ten gevolge van de gedrongenheid van de knobbel, hier veranderd in een kruiswijze stand van bloemknoppen en littekens.

De normale vertakkingsstendens is aldus in dit bloemgestel aan de hand van oplossingsverschijnselen aan te tonen.

b. Gesubordineerde knoppen

Heksenbezemzieke planten vertonen niet alleen een overmatige ontwikkeling van knoppen in de bloemen, maar ook aan de vegetatieve delen der plant. Dit vestigt de aandacht op de normale vertakkingswijze van *Vigna sinensis* en van de *Phaseolus*-soorten, waarvan in hoofdstuk II ziekteverschijnselen zijn beschreven.

In normale toestand staat bij deze planten in iedere bladoksel één zijtak. Deze kan vegetatief of generatief zijn en is in de bloeitijd meestal een bloemtros. Daarnaast komt in dezelfde bladoksel doorgaans nog één knop tot ontwikkeling, terwijl aan de andere zijde van de eerste zijtak soms nog een tweede in aanleg te zien is.

Deze knoppen werden dan ook spoedig aangezien voor collaterale bijknoppen. Zo schrijft zelfs TAUBERT (1894) van de Leguminosen: „Collaterale Beiknospen sind ziemlich verbreitet: *Medicago*, *Viciae* etc.”. TROLL (1937) beschouwt ze als seriële bijknoppen. Hij schrijft: „Eine frühzeitige Unterbrechung der Knospenbildung bei biserialer Anlegungsfolge findet sich auch bei Leguminosen, z.B. *Melilotus* und *Vicia*-Arten”. Ook hij noemt geen *Phaseolus*-soorten, maar daarbij is de toestand gelijk. Bij *Vicia cracca* b.v. wordt de eerste knop, dus de eigenlijke okselknop, tot bloemgestel en de „bijknop” tot vegetatieve tak.

SANDT (1925) echter wijst erop, dat vaak gesubordineerde basale zijknoppen met collaterale bijknoppen zijn verward, zoals bij *Medicago*. Hetzelfde geldt nu voor de hier bestudeerde plantesoorten. Volgens SANDT kunnen bijknoppen nooit in de oksel van een klein blad aan de basis van de eigenlijke okselknop staan; ze zijn niet aan die knop ondergeschikt, maar volkomen gelijkwaardig daaraan. Bij *Phaseolus*-soorten vinden we inderdaad onder de inplanting van de „bijknop” een klein schubvormig blad, dat vaak spoedig afvalt. Deze knop staat bovendien meer of minder duidelijk op de verdikte basis van de zijtak ingeplant.

De toestand wordt echter pas geheel duidelijk in heksenbezemzieke planten. Daar komen behalve de okselknop en één bijbehorende zijknop, in de bladoksel nog een groot aantal andere tot ontwikkeling. We zien dan steeds duidelijk aan weerskanten op de verdikte voet van de eerste okseltak een zijtak. Deze zijtakken van de tweede orde staan zelfs duidelijk in de oksel van een klein schubvormig blad. Op de voet van deze zijtakken van tweede orde ontwikkelen zich vervolgens op dezelfde wijze de zijtakken van derde orde. Deze staan echter in een

vlak, loodrecht op dat van de vorige vertakkingsorde. Deze vertakking kan zich soms nogmaals herhalen. Op deze wijze worden dan in iedere bladoksel een groot aantal orthotroop groeiende takjes gevormd. Deze vormen samen op de knopen van een aanvankelijk gezond opgroeiende plant de karakteristieke lokale heksenbezems, of doen een vroeg aangetaste plant in zijn geheel worden tot een gedrongen, dichte heksenbezem.

De knoppen, welke aan de basis ter weerszijden van een okseltak tot ontwikkeling komen, blijken nooit gelijkwaardig te zijn. De ene is altijd „voorlijk” ten opzichte van de andere, die dan „achterlijk” is. Ze staan in de oksel van een klein, spoedig afvallend blad en sluiten in rangschikking duidelijk aan bij de hoger geplaatste zijtakken of knobbels van de tak op de basis waarvan ze staan. In gezonde planten komt meestal slechts de voorlijke van de twee „bijknoppen” tot ontwikkeling. Waarschijnlijk is er voor de achterlijke knop niet voldoende ruimte om uit te groeien, omdat deze te laag op de takbasis is geplaatst. Door opzwellen staat de voorlijke knop soms schijnbaar naast de eigenlijke okseltak min of meer op de hoofdas.

Hieruit blijkt dus, dat we hier niet te doen hebben met aan de okselknop gelijkwaardige bijknoppen, maar met daaruit voortkomende zijknoppen, welke geheel aan de okselknop ondergeschikt zijn. Men noemt ze daarom wel *gesubordineerd* aan de hoofdknop; men kan ook spreken van *basale zijknoppen* van de hoofdknop.

Het hier geschetste vermogen tot het vormen van een groot aantal knoppen per bladoksel, is de reden waarom genoemde Leguminosen, na aantasting door de heksenbezemsziekte, zo gemakkelijk aan reeds volgroeide vegetatieve delen van de plant dichte heksenbezems vormen (foto 2 en 3).

De beschreven veranderingen, welke bloemgestellen en vegetatieve delen van de plant ondergaan, tonen aan dat beide aan dezelfde regels voor de vertakking zijn onderworpen.

4. RELATIE BLOEMOPLOSSING – HEKSENBEZEMGROEI; ANTAGONISME GENERATIEVE – VEGETATIEVE ACTIVITEIT

De bloem is homoloog met een bebladerde as, de bloemdelen met loofbladen. Het homologie-begrip heeft een organogenetische betekenis. Zo noemt b.v. WETTSTEIN (1935) organen homoloog, wanneer ze „entwicklungsgeschichtlich gleichwertig” zijn. Wat deze organogenetische gelijkwaardigheid inhoudt, wordt duidelijk aangetoond door de antholyseverschijnselen. Uit de bloemoplossingsverschijnselen is namelijk gebleken, dat de delen der bloem ontstaan uit meristematische celgroepen, welke zonder generatieve inductie waren voorbestemd geweest om uit te groeien tot loofbladen. Ondanks de generatieve activiteit blijft toch nog een bladinvloed merkbaar, getuige de talrijke bladeigenschappen der bloemdelen. Bij de aanleg van de bloem worden talrijke vegetatieve potenties onderdrukt, zoals het uitlopen van eind- en okselknoppen, het strekken van stengelleden, oppervlaktevergroting van en bladgroenvorming in de meeste bladorganen, enz. Daarnaast komen generatieve potenties wel tot uiting, zoals bloemkleur, vorming geslachtscellen enz. Dit zijn potenties welke op hun beurt tijdens de vegetatieve activiteit onderdrukt bleven.

Dit houdt nu tevens in, dat er op morfologische gronden een duidelijk *antago-*

nisme bestaat tussen de generatieve en de vegetatieve activiteit in de plant. Een vegetatiepunt kan zich immers slechts ontwikkelen tot het één of tot het ander, tot een bloem respectievelijk bloemgestel of tot een vegetatieve as.

Deze tegenstelling blijkt zeer duidelijk bij de heksenbezemziekten. Dan komen juist de vegetatieve potenties, zoals het onbeperkt uitlopen van alle knoppen en het strekken van stengelleden, in abnormale mate naar voren. Generatieve verschijnselen blijven daarentegen geheel achterwege.

In heksenbezemzieke planten bleek primair de vegetatieve activiteit te zijn versterkt (zie p. 25); heksenbezemgroei treedt immers ook op aan niet bloeiende planten. Het antagonisme tussen generatieve en vegetatieve activiteit kan nu eveneens verklaren, waarom een abnormale versterking van de vegetatieve activiteit in heksenbezemzieke planten tevens een opheffing van de generatieve activiteit meebrengt, zoals reeds op p. 25 werd vermoed.

5. SAMENVATTING

Reeds uit de analyse van de beschreven heksenbezemverschijnselen volgde, dat de afwijkingen blijken geven van *een abnormaal versterkte vegetatieve activiteit, terwijl tevens de generatieve activiteit is opgeheven.*

Hiervan uitgaande zijn de besproken verschijnselen als volgt te verklaren: De opheffing van de generatieve tendens veroorzaakt een afbreken van de geslachtelijke differentiatie (bloemaanleg). De versterking van de vegetatieve activiteit geeft daarna uitsluitend vegetatieve aanleg en ontwikkeling, ook van datgene wat op het moment van storing reeds gedeeltelijk generatief was aangelegd. Beide reacties van de plant geven op deze wijze aanleiding tot het ontstaan van *bloemoplossingsverschijnselen*. De abnormale versterking van de vegetatieve activiteit doet tenslotte alle vegetatieve potenties tot ontwikkeling komen, zowel in bloemen en bloemgestellen als in de vegetatieve delen van de plant, en veroorzaakt *heksenbezemvorming*.

De antholysereeksen vormen in omgekeerde volgorde het macroscopisch waarneembare beeld van de organogenie van de bloem. Dit toont tevens de waarde van deze afwijkingen voor de morfologie. De bloemoplossingsverschijnselen van *Crotalaria* en van andere door de heksenbezemziekte aangetaste planten, leveren materiaal ter ondersteuning van de *spruithypothese*.

Bij de bestudering van de morfologische waarde van de bloem is hier veel aandacht besteed aan het carpellum met de ovula. Antholyseverschijnselen tonen aan, dat het carpellum een bladorgaan is. De vergelijking van fanerogame planten met de Cryptogamen maakt het echter eerst mogelijk de eigenschappen van het vruchtblad op bevredigende wijze te verklaren. In dit licht mag het vruchtblad met de zaadbeginsels het *macrosporofyl* worden genoemd.

Vergelijking van het vruchtblad met de asstelsels en fyllomen der Sporeplanten, maar ook met de loofbladen der Zaadplanten zelf, geven aanwijzingen, dat het vruchtblad bestaat uit kleinere morfologische eenheden. Het verschil in bouw van vruchtbladen, stampers en vruchten bij verschillende plantesoorten, en ook het verband tussen vruchtblad en zaadbeginsels, blijken te herleiden tot het uiteenlopen van de mate en wijze van vergroeiing van de eenheden, waaruit het vruchtblad is opgebouwd.

Zo blijkt de morfologische waarde van het vruchtblad met de zaadbeginsels geheel te passen in de spruithypothese.

De heksenbezemachtige groeiwijze van bloemen, maar ook van bloemgestellen en van vegetatieve takken, toont aan, dat ze alle aan dezelfde vertakkingswetten onderworpen zijn. Ook hier blijkt dat schijnbaar uiteenlopende vormen *eenzelfde grondvorm* vertegenwoordigen.

De homologie van de generatieve delen met de vegetatieve delen van de plant houdt in, dat er *tussen de generatieve en de vegetatieve activiteit in de plant een antagonisme bestaat*: een vegetatiepunt kan zich slechts ontwikkelen tot een bloem of bloemgestel, of tot een vegetatieve tak.

De morfologische bestudering van dit complex van heksenbezemverschijnselen geeft op deze wijze een juister begrip van de normale morfo- of organogenese, vooral van de generatieve delen van de plant. Bij het in bloei komen worden in de geïnduceerde groeiende delen talrijke vegetatieve potenties onderdrukt. Daarnaast komen generatieve potenties wel tot uiting, potenties welke op hun beurt tijdens de vegetatieve ontwikkeling van de plant onderdrukt bleven.

Dit verklaart tenslotte, waarom een abnormale versterking van de vegetatieve activiteit tevens een opheffing van de generatieve activiteit inhoudt.

HOOFDSTUK VI

PATHOLOGISCHE BESCHOUWINGEN

1. INLEIDING

In voorgaande hoofdstukken kwam reeds terloops ter sprake, dat de heksenbezemverschijnselen bij enkele tropische gewassen en bij *Rubus* door virussen worden veroorzaakt. Van de andere gewassen, waarvan hier overeenkomstige afwijkingen zijn beschreven, is dit nog niet met zekerheid bekend. Elders voorkomende, identiek blijkende ziekten worden eveneens door virussen veroorzaakt.

Behalve virussen kunnen echter ook andere factoren heksenbezemverschijnselen veroorzaken. In dit hoofdstuk zal eerst een overzicht worden gegeven van deze factoren. Daarna zal worden gezocht naar een antwoord op de vraag, hoe de heksenbezemverwekkers ingrijpen in de fysiologie van hun waardplanten en wel op grond van de morfologische studie der afwijkingen.

2. FACTOREN WELKE HEKSENBEZEMVERSCIJNSELEN VEROORZAKEN

a. Virussen

In hoofdstuk IV is reeds een overzicht gegeven van de onderzoeken met betrekking tot de oorzaak van de heksenbezemverschijnselen bij verschillende tropische plantesoorten en bij *Rubus*. De oorzaak van de afwijkingen bij *Tropaeolum majus* is nog niet met zekerheid bekend. De verschijnselen, de wijze van optreden en het ontbreken van een zichtbare verwekker, doen vermoeden dat ook hier sprake is van een virusziekte. Bovendien worden in Australië en Amerika overeenkomstige afwijkingen bij deze soort veroorzaakt door het „tomato virescence virus” (p. 54) en het „aster yellows virus” (p. 52). Eigen proeven om een

virus als oorzaak aan te tonen hebben tot dusver geen resultaat opgeleverd.¹⁾

Uitgaande van de resultaten van het morfologisch onderzoek van heksenbezemverschijnselen (hoofdstuk II), blijkt bij de bestudering van vele gegevens uit de fytopathologische literatuur, dat ook elders reeds een groot aantal overeenkomstige virusziekten bekend is. Deze ziekten zijn onder zeer verschillende namen en vaak onvolledig beschreven. Dit wekt de indruk als zouden de ziekten zeer verschillend zijn. Er blijken veel synoniemen te bestaan. Dit alles is een gevolg van onvoldoende bekendheid met de morfologie der afwijkingen en het meer of minder duidelijk op de voorgrond treden van verschillende symptomen, afhankelijk van aangetaste plantesoort of tijdstip van aantasting. Zo ontstond veel verwarring. In de fytopathologische handboeken vinden we deze ziekten dan ook her en der verspreid vermeld.

Op grond van het morfologisch onderzoek blijkt het mogelijk ze samen te brengen in eenzelfde groep: de *heksenbezemvirusziekten*. Tabel 2 (p. 52 e.v.) geeft hiervan een overzicht. Ze zijn daarin ingedeeld naar de eerst bekende waardplanten.

De heksenbezemachtige groeiwijze is steeds het meest karakteristiek. Daarom is de naam *heksenbezemziekte* of „*witches' broom disease*” (ook wel „*brooming disease*” b.v. van *Juglans* en van *Robinia*, of „*bunchy plant disease*” van *Arachis*) het meest op zijn plaats.

Ten gevolge van het massale en voortijdig uitlopen van knoppen komen de gevormde takken zelf vaak niet voldoende tot ontwikkeling; jong aangetaste planten blijven daardoor klein en gedrongen: „*Rubus stunt*”, *dwerfziekte* van de framboos. Om dezelfde reden blijven de bladeren doorgaans klein: „*little leaf*” van *Solanum melongena*.

Bij aantasting in een laat ontwikkelingsstadium van de plant ontstaan de heksenbezems overwegend aan de nog groeiende takuiteinden of aan de bloemgestellen: „*bunchy top*” van lucerne. In houtige planten verspreidt de aantasting zich vaak langzaam, waardoor min of meer plaatselijke bezems kunnen ontstaan b.v. „*witches' broom on the locust (Robinia)*” of „*bunch disease*” van *Carya* en van *Juglans*.

Mede als gevolg van de dichte vertakking der heksenbezems zijn de takken zelf vaak dun en langgerekt (etiolement): „*spindle shoot*” van lucerne.

Soms is de heksenbezemvorming weinig opvallend en treden de bloemafwijkingen het meest op de voorgrond. Dit is vooral het geval bij late aantasting, wanneer vooraf bloemaanleg plaats vond. De bloemoplossingsverschijnselen kunnen dan zelfs de eerst waarneembare ziektesymptomen zijn; vaak vormen ze het meest spectaculaire deel der symptomen. Zo schrijven b.v. SEVERIN en FREITAG (1945) van sierplanten, welke door „*aster yellows*” zijn aangetast: „The most striking symptoms are phyllody, the tendency of the floral organs to resemble leafy structures, virescence of the flowers and proliferation of the flowers”. Op deze wijze ontstonden namen als: „*cranberry false blossom*” (*Vaccinium*), „*tomato virescence*”, „*phyllody*” van *Sesamum* en *Crotalaria*, „*sepaloidy*” van *Sesamum* en „*green flowering disease*” van *Sesamum* en van

¹⁾ Deze entproeven maken inmiddels waarschijnlijk, dat ook hier een virus de verschijnselen veroorzaakt, maar ze zijn nog voldoende ver gevorderd om dit met zekerheid te kunnen aantonen.

Justicia. Ook kunnen de vergroende kelkbladen hypertrofie vertonen, waardoor de bloemknoppen abnormaal groot zijn: „tomato big bud”. In vroeg aangetaste planten kan de bloei geheel achterwege blijven. Zieke planten vormen meestal geen vruchten en geen zaad meer: „sterility” van *Sesamum*.

Doordat heksenbezemzieke planten dicht vertakt zijn en onophoudelijk door-groeien, is steeds een grote hoeveelheid jonge bladeren aanwezig. Dit is vermoedelijk de reden waarom zieke planten meestal een lichter groene kleur hebben dan normaal; ze wekken soms een vergeelde indruk. Planten, welke zijn aangetast door heksenbezemvirussen, die in de indeling van HOLMES (1939, 1948) tot het geslacht *Chlorogenus* worden gerekend, vertonen meestal een lichte chlorose van de jonge bladeren. Vandaar de namen „aster yellows” en „lettuce white heart”. De nerven zijn dan vaak tevens doorzichtig, vertonen zogenaamd „vein clearing”.

Soms worden de heksenbezemverschijnselen begeleid door mozaïekverschijnselen. Deze kunnen echter ook geheel ontbreken. Waarschijnlijk is er in het eerste geval sprake van een complex-ziekte, dat wil zeggen, dat hier gelijktijdige aantasting door twee verschillende virussen plaats vindt.

THUNG (1947 a, b) beschrijft dit voor *Arachis*. Bij gelijktijdige overenting van beide virussen worden de mozaïeksymptomen het eerst zichtbaar, terwijl ongeveer vier weken na overenting de heksenbezemverschijnselen gaan optreden, geleidelijk de overhand krijgen en tenslotte in de jongste delen van de plant de mozaïeksymptomen geheel onderdrukken.

HADIWIDJAJA (1952) vermeldt hetzelfde voor *Crotalaria*.

Dit maakt de zaak wel zeer ingewikkeld en geeft vaak aanleiding tot verwarring. Met het trekken van conclusies uit literatuurgegevens moet daarom de nodige voorzichtigheid worden betracht.

Zo blijkt uit de publikatie van HADIWIDJAJA (1952), dat hij de door COOK (1931) in Porto Rico gerapporteerde mozaïekziekte van *Crotalaria striata*, waarbij dwergplanten ontstaan, identiek acht met de op Java voorkomende heksenbezemziekte.

Anderen doen hetzelfde: ILLINGWORTH (1931) noemde in een publikatie over ananas op Hawaii, terloops *Crotalaria* „suffering from a mosaic disease”. In het deel „Viruskrankheiten” (1954) van SORAUERS bekende „Handbuch der Pflanzenkrankheiten” concluderen KÖHLER en KLINKOWSKI hieruit het voorkomen van de heksenbezemziekte van *Crotalaria* op Hawaii.

JOHNSON en LEFEBVRE (1938) geven een korte beschrijving van een in Amerika voorkomende mozaïekziekte van *Crotalaria*. De zieke planten vertonen mozaïektekening en misvorming aan de bladeren. Ze worden bovendien heksenbezemmachtig ten gevolge van sterke zijdelingse vertakking. Deze onderzoekers slaagden erin met mozaïekziek sap van *C. spectabilis* en *C. usaramoensis*, *Vicia faba*-planten te besmetten en in 14 dagen hierop definitieve mozaïeksymptomen te krijgen. HADIWIDJAJA (1952) rekent deze ziekte identiek met de in Indonesië voorkomende heksenbezemziekte. Hij trekt dan ook uit het boven aangehaalde de conclusie, dat genoemde auteurs de heksenbezemziekte met sap overbrachten. Zelfs beweert hij, dat ze voor het eerst zouden hebben bewezen, dat de heksenbezemziekte van *Crotalaria* door een virus wordt veroorzaakt. Dat heksenbezemvirus met sap over zou gaan en binnen 14 dagen heksenbezemverschijnselen zouden optreden, maakt zijn bewering wel erg onwaarschijnlijk.

Het vermoeden, dat de Amerikaanse ziekte verschilt van de in Indonesië voorkomende, wordt nog versterkt door een publikatie van JENSEN (1950). (Deze stond HADIWIDJAJA bij het schrijven van zijn publikatie nog niet ter beschikking (persoonlijke mededeling)). Hierin wordt onder verwijzing naar JOHNSON en LEFEBVRE dezelfde mozaïekziekte beschreven: „axillary growth is abnormally stimulated, resulting in a bushier than normal plant.” JENSEN slaagde erin de ziekte met de bladluizen *Aphis gossypii* en *Myzus persicae* over te brengen. Ook uit zijn afbeeldingen blijkt, dat deze ziekte anders is dan de Indonesische (zie ook p. 30).

Wat zijn nu de onderlinge betrekkingen van de in tabel 2 opgesomde virusziekten en virussen?

Voor zover de onderlinge verhouding werd bestudeerd, meende men verschil in virussen te moeten vaststellen omdat of de vectoren verschilden, of de ziektesymptomen in gemeenschappelijke waardplanten, of de waardplantenreeksen

niet gelijk waren. Hierbij moeten we echter niet vergeten, dat vele identieke virussen oorspronkelijk verschillend werden geacht, omdat de ziekten

- a. in verschillende plantesoorten werden geconstateerd (Vele heksenbezemvirussen zijn echter zeer weinig specifiek, b.v. „aster yellows”-virus en „tomato virescence”-virus.),
- b. in zeer verschillende gebieden voorkwamen,
- c. (schijnbaar) verschillende symptomen vertoonden,
- d. door verschillende vectoren werden overgebracht. (Dit kan verschil in waardplanten inhouden. Zo wordt b.v. de heksenbezemziekte van lucerne in Australië door een andere cicade overgebracht dan in Amerika. In Australië gaat de ziekte gemakkelijk over op tomaat, terwijl het daarop in Amerika weinig wordt geconstateerd).

Mischien is het mogelijk het aantal heksenbezemvirusziekten en -virussen nog sterker te verminderen.

Van de heksenbezemverschijnselen, zoals die in Indonesië in verschillende plantesoorten zijn waargenomen, is reeds het vermoeden uitgesproken (hoofdstuk IV), dat ze door één virus worden veroorzaakt. Dit wordt nu gesteund door de volgende feiten:

- a. De heksenbezemvirussen zijn vaak niet specifiek.
- b. De aangetaste plantesoorten kwamen veelal voor in eenzelfde beperkt gebied (zie b.v. tabel 1) en zelfs vaak dicht bijeen b.v. in de proeftuin te Bogor.
- c. THUNG (1947 b) bracht door enting de heksenbezemziekte van *Arachis* over op *Vigna sinensis*, waarin ook onder natuurlijke omstandigheden heksenbezemverschijnselen voorkomen.
- d. De cicade *Orosius argentatus* (EVANS), die vermoedelijk de heksenbezemziekte bij *Arachis* overbrengt, heeft een grote en uiteenlopende reeks van waardplanten (BERGMAN, 1955, 1956). (Inmiddels is in Indonesië door THUNG en medewerkers (schriftelijke mededeling, 1956) aangetoond, dat door middel van *Orosius* de heksenbezemverschijnselen van *Arachis* op *Crotalaria* zijn over te brengen en omgekeerd).

Waarschijnlijk is op dezelfde wijze ook in India en Birma sprake van één heksenbezemvirus en is dit identiek met het op Java optredende virus.

Het is zelfs mogelijk, dat er verband bestaat tussen de Indonesische heksenbezemziekte en de in Australië voorkomende „lucerne witches' broom disease” en de „tomato virescence” (= „tomato big bud”). Beide Australische ziekten worden namelijk overgebracht door *Orosius argentatus* (HILL, 1943; HILL en HELSON, 1949; HELSON, 1951). HELSON veronderstelde daarom reeds de mogelijkheid, dat deze twee ziekten worden veroorzaakt door hetzelfde virus of stammen van eenzelfde virus. Volgens een jaarverslag (1951) van de Commonwealth of Australia Scientific and Industrial Research Organization was de heksenbezemziekte van lucerne door middel van de parasiet *Cuscuta campestris* zelfs kunstmatig over te brengen op *Crotalaria goreensis*. (Zie ook p. 31).

Zolang niet het tegenovergestelde is bewezen, moet echter rekening worden gehouden met de mogelijkheid dat we hier te doen hebben met een aantal verschillende virussen. Daarom zijn ook de in Indonesië voorkomende heksenbezemvirusziekten afzonderlijk in tabel 2 opgenomen.

Een andere moeilijkheid is in dit verband nog het bestaan van verschillende

stammen van bepaalde virussen. Sommige virussen, die men eerst als verschillend beschouwde, bleken later verwante stammen te zijn. Zo bleek het „celery yellows”-virus een stam van „aster yellows”-virus, of in de nomenclatuur van K. M. SMITH (1937) *Callistephus virus 1*. SMITH noemt deze stam daarom *Callistephus virus 1A*. Op dezelfde wijze zouden er volgens TODD (1954) van het heksenbezemvirus van de aardappel wel vijf verschillende vormen bestaan.

Van de eigenschappen der heksenbezemvirussen zelf is vrijwel niets bekend. Van hun gedrag in de plant weten we iets meer.

De incubatieperiode in de plant is lang, minimaal 3 weken, meestal echter veel langer. In houtige gewassen kan het verscheidene maanden tot zelfs een paar jaar duren voor de eerste symptomen zijn waar te nemen.

De ziekteverschijnselen breiden zich soms langzaam over de plant uit. Misschien is dit het gevolg van een langzame verplaatsing van het virus in de plant. Zo kan het bij *Carya illinoensis* en bij *Juglans sp.*, nadat de eerste symptomen merkbaar worden, enkele jaren duren voor de hele plant ziek is. THUNG (1947 c) toonde door entproeven aan, dat bij *Arachis hypogaea* boven de dicht vertakte heksenbezemzieke planten soms gezonde takken uitsteken. Misschien kan het virus de vegetatiepunten in hun snelle lengtegroei dan niet bijhouden.

Heksenbezemvirussen zijn steeds gemakkelijk kunstmatig over te brengen door middel van enting, terwijl voor dit doel ook enkele warkruidsoorten (*Cuscuta spp.*) kunnen worden gebruikt.

Het virus van „bayberry yellows” bleef in *C. campestris*, na besmetting op zieke *Myrica*-planten, tijdens een verblijf op niet vatbare aster-planten gedurende 14 maanden actief. De besmette warkruidplanten vertoonden zelf geen ziekteverschijnselen (RAYCHAUDHURI, 1953). KUNKEL (1945) meent dat het virus van „cranberry false blossom” zich in deze overbrenger zelfs vermeerderd.

Het overbrengen van een heksenbezemvirus met sap van zieke planten is tot dusver niet mogelijk gebleken. Wel slaagde BLACK (1940) als eerste erin het virus van „aster yellows” bij de vector *Macrosteles fascifrons* (STÅL) van het ene exemplaar op het andere over te brengen door injectie van lichaamsvocht.

Onder natuurlijke omstandigheden worden deze virussen vermoedelijk uitsluitend overgebracht door insecten. Voor zover reeds vectoren bekend zijn, blijken dit uitsluitend cicaden (Cicadina) te zijn. Ze behoren zelfs overwegend tot de cicadelliden (Cicadellidae = Jassidae = „leafhoppers”). In de virusindeling van HOLMES (1939, 1948) is dit voor de „yellows”-virussen (*Chlorogenus spp.*) een belangrijk kenmerk.

Voor zover gegevens betreffende de betrekking virus-vector bekend zijn, blijken deze virussen alle in de vector een latente periode te moeten doormaken, alvorens ze op andere waardplanten kunnen worden overgedragen. Deze periode bedraagt minimaal 7 dagen (tabel 2). Daarna blijven vele insecten gedurende hun hele leven infectieus. BLACK (1941) en MARAMOROSCH (1952) hebben aangetoond, dat het virus van „aster yellows” in de vector *Macrosteles fascifrons* (STÅL) tijdens de latente periode een vermeerdering ondergaat. LITTAU en MARAMOROSCH (1956) toonden aan, dat na infectie in de insecten cytologische afwijkingen ontstaan. „Aster yellows” is dus een virusziekte van planten zowel als van dieren.

Behalve de heksenbezemvirussen welke in tabel 2 zijn opgenomen, zijn een aantal andere virussen bekend, welke symptomen veroorzaken die doen denken aan heksenbezemverschijnselen. Zo veroorzaakt *Delphinium virus 1* BURNETT de „Delphinium witches' broom disease” of

„Delphinium stunt disease”. Hierbij komen ook andere symptomen voor zoals necrose. Bovendien gaat de ziekte gemakkelijk over met sap (BURNETT, 1934).

Fragaria virus 3 ZELLER en *Holodiscus virus* 1 ZELLER, die heksenbezemverschijnselen veroorzaken bij respectievelijk aardbei en *Holodiscus discolor*, werden beide overgebracht door bladluizen (Aphididae) (ZELLER, 1927, 1931).

Hetzelfde geldt van de reeds aangehaalde, door JENSEN (1950) beschreven mozaïekziekte van *Crotalaria* in Amerika. Aangetaste planten vertoonden behalve mozaïekverschijnselen, heksenbezemgroei. Aan de identiteit van deze ziekte met de Indonesische heksenbezemziekte werd reeds getwijfeld (p. 48). De Amerikaanse ziekte bleek over te brengen met twee soorten bladluizen. Volgens JOHNSON en LEFEBVRE (1938) is de ziekte met sap over te brengen op *Vicia faba*.

Vermoedelijk hebben we hier niet met echte heksenbezemvirusziekten te maken.

Sinds KUNKEL (1936) voor het eerst erin slaagde „peach yellows”-zieke perzikboompjes te genezen door middel van warmtebehandeling, zijn van de inactivering van heksenbezemvirussen in vivo door middel van warmte verscheidene voorbeelden bekend geworden (zie tabel 2). Op deze wijze is het soms mogelijk zieke planten of plantedelen te genezen. KUNKEL (1941) kon door „aster yellows” aangetaste *Vinca rosea*-planten zelfs herhaalde malen achtereenvolgens genezen en opnieuw ziek maken door infectie.

Deze wijze van genezing heeft tot dusver vrijwel geen praktische betekenis gehad. Wel is het op deze manier mogelijk gezond stekmateriaal van zieke of verdachte planten te verkrijgen. Zo paste THUNG (1952 a, b) deze methode met succes toe op heksenbezemzieke stekken van framboos. De warmwaterbehandeling gedurende 1½–2 uur bij 45°C gaf de beste resultaten.

Het gelukte KUNKEL (1937) zelfs het virus van „aster yellows” geheel te inactiveren in de vector *Macrosteles fascifrons*, door de besmette cicaden gedurende 12 dagen of langer op een temperatuur van 31–32°C te houden. Dit kan van praktische betekenis zijn in gebieden met hoge zomertemperaturen, oplopend tot $\pm 38^{\circ}\text{C}$. Volgens KUNKEL (1951) is dit de reden waarom „aster yellows” zich in Amerika tijdens midzomer slechts langzaam verspreidt. Deze temperatuurinvloed is op de plant geringer, doordat deze groter afmetingen heeft dan de kleine insecten en vooral de wortels aan veel geringere temperatuurverhogingen bloot staan.

Al deze gegevens steunen de veronderstelling dat de heksenbezemvirussen een homogene en onderling zeer verwante groep vormen. Dit bleek reeds op grond van de ziekteverschijnselen welke ze in aangetaste planten oproepen. Hier blijkt dat ze ook fysiologisch veel overeenkomst vertonen.

TABEL 2. Overzicht heksenbezemvirusziekten en -virussen. (De nummers tussen haakjes verwijzen naar de literatuurlijst.)

Virus van <i>Virus of</i>	Virusnatuur het eerst aan- getoond door <i>Virus nature for the first time established by</i>	Jaar <i>Year</i>	Verschi- n-selen bekend sinds <i>Symptoms known since</i>	Synoniemen van ziekte en virus <i>Synonyms of disease and virus</i>	Geografische verspreiding <i>Geographical distribution</i>	Waardplanten <i>Host plants</i>
1. <i>Arachis hypogaea</i> L.	THUNG	1947	1908 (179)	krulziekte (97, 179) heksenbezemziekte (219) krul- of heksenbezemziekte (225) bunchy plant disease (145)	Indonesië (Java) Australië (145)	<i>Arachis hypogaea</i> L. [ook <i>Canavalia ensiformis</i> <i>Crotalaria</i> spp., <i>Ipomoea ba- tatas</i> e.a. (225)?] kunstmatig geïnfecteerd: <i>Vigna sinensis</i> (219)
2. <i>Callistephus chinensis</i> (voor uitvoeriger over- zicht zie (107))	KUNKEL	1926	1902	aster yellows (109) New York aster yellows (66) lettuce Rio Grande disease (109) lettuce white heart (109) lettuce rabbit ear (109) Asterengelbsucht? (85, 169) <i>Callistephus virus</i> 1 SMITH <i>Chlorogenus callistephi</i> var. <i>vulgaris</i> HOLMES een aantal stammen o.a. California (Western) aster yellows (66, 67, 188) celery yellows (113) celery virus 2 JOHNSON <i>Callistephus virus</i> 1A SMITH <i>Chlorogenus callistephi</i> var. <i>californicus</i> HOLMES	U.S.A. (109) Canada Bermuda eil. Japan Hongarije Duitsland? (85, 169)	<i>Callistephus chinensis</i> 270 soorten van 39 verschil- lende families, gedeeltelijk kunstm. (107), geen Mono- cotylen en Leguminosae; (109, 112), niet op selder: (113) sierplanten (189, 190) groente- en zaadgewasse: (188) onkruiden (66) aardbei (67) kunstm.: o.a. op <i>Melilot</i> <i>alba</i> en <i>Lotus salicuginos</i> (66)
3. <i>Carya illinoensis</i> (= <i>Hicoria pecan</i>)	COLE	1937	1932 (38)	bunch disease of pecans (37, 38, 148)	U.S.A. (37, 38, 148)	<i>Carya illinoensis</i> (37, 38, 148) <i>C. aquatica</i> [= <i>Hicoria aqua- tica</i> (37)]
4a. <i>Crotalaria juncea</i> L.	BOSE et MISRA	1938	1935 (17)	phyllody of sun hemp	India (Pusa)	<i>Crotalaria juncea</i> L.
b. <i>Crotalaria usaramoensis</i>	THUNG et HADIWI- DJAJA	1950	1908 (179)	krulziekte (97, 179) krulziekte of heksenbezems (186) krul- of heksenbezemziekte (74) heksenbezemvirus (224)	Indonesië (Java, Bali en Lom- bok) (74, 97, 179, 186, 224)	<i>C. usaramoensis</i> (74, 97, 224) [<i>C. anagroides</i> (74, 97, 186, 224), <i>C. juncea</i> (74, 97, 186, 224), <i>C. striata</i> (74, 224) <i>C. verrucosa</i> (97, 179)?] kunstm.: <i>C. anagroides</i> (224)
5. <i>Fraxinus berlandieriana</i>	PLAKIDAS	1949	1943	witch's broom of Arizona ash	U.S.A. (Louisiana)	<i>Fraxinus berlandieriana</i> (= <i>berlandieri</i>)
6. <i>Ipomoea batatas</i>	THUNG	1947	1920 (97)	krulziekte (97) heksenbezemziekte (218) Ishuku byo, dwarf or wit- ches' broom of sweet po- tatoes (209, 210)	Indonesië (Java, 97, 218) vermoedelijk Japan (209, 210)	<i>Ipomoea batatas</i>
7. <i>Juglans</i> spp.	HUTCHINS et WESTER	1947	1932 (11)	brooming disease of walnut (95) walnut bunch disease (11) witches' broom (11)	U.S.A. (11, 53, 95)	<i>Juglans cinerea</i> L. (11, 95), <i>cordiformis</i> var. <i>ailantifo-</i> <i>(CARR.)</i> (95) [= <i>J. sieb-</i> <i>diana</i> MAX. (53) = <i>ailantifolia</i> CARR. (11) <i>Juglans nigra</i> L. (11, 95) <i>J. regia</i> L. (11)
8. <i>Justicia gendarussa</i>	SU	1933	-	green flowering disease?	Birma	<i>Justicia gendarussa</i>
9. <i>Malus communis</i>	RUI	1950	1940 (177)	scopazzi del melo (36, 65, 176, 177) proliferatieziekte (146) Hexenbesen (15, 146, 213) witches' broom or prolifer- ation (35)	Italië (35, 36, 65, 176, 177) Nederland (146) Zwitserland (15, 16, 203) Duitsland (146, 213)	een aantal appelfrassen kunstm.: op peer (177)

TABLE 2. Survey of witches' broom virus diseases and -viruses. (The numbers between brackets refer to literature.)

Vectoren ¹⁾ Insect vectors	Overbrenging met <i>Cuscuta</i> Transmission by <i>Cuscuta</i>	Incubatieperiode Incubation period		Genezing door middel van warmtebehandeling Cure by heat treatment
		in de vector in insect vector	in de plant in host plant	
vermoedelijk <i>Drosius argentatus</i> (EVANS) (8, 9)			3 weken-1½ mnd (219)	
<i>Macrosteles fascifrons</i> (STÅL) (85, 131) = <i>Cicadula sexnotata</i> FALL. (109, 112, 123, 187) = <i>Macrosteles</i> <i>divisus</i> (UHL.) (12, 13, 136) ¹⁾] in Europa „Asterengelbsucht“ kunst- matig met <i>Macrosteles laevis</i> (RIB.) (= <i>Cicadula sexnotata</i> FALL. part) (85)]	dodder (123) (= <i>C.</i> <i>campestris</i> , zie 124)	in <i>M. fascifrons</i> 9 dgn-3 wkn (109, 123)		<i>Vinea rosea</i> : 2 wkn 38°-42°C, met warm water, paar uur 40°- 45°C (118) <i>Nicotiana rustica</i> : 3 wkn 40°C (118) <i>Macrosteles fascifrons</i> verliest na 12 dgn ± 31°-32°C volledig het vermogen planten te infecteren (117), ook onder natuurlijke omstandigheden bij zeer warm weer b.v. 2 wkn tot bijna 40°C (= 100°F) (123)
1., bovendien nog vele -22- andere cicadelliden [overzicht en litera- tuur bij MÜLLER (1956) ¹⁾]			in selderij min. 18 dgn in aster in de kas min. 12 dgn (187)	
	<i>C. australis</i> R.Br. (224)		5 wkn 13-60 dgn (74)	
			verscheidene mnd- 2 jaar (95)	

¹⁾ Bij het ter perse gaan van het manuscript kwam beschikbaar: MÜLLER, H. J.: Auchenorrhyncha DUM. Zikaden; in SORAUER, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten 5 (5, 3 Lfg.) Berlin und Hamburg, 1956: 150-306.

Voor meer recente gegevens betreffende de nomenclatuur van de cicaden, moge hiernaar worden verwezen.

Vervolg van tabel 2

Virus van Virus of	Virusnatuur het eerst aan- getoond door Virus nature for the first time established by	Jaar Year	Verschi- selen bekend sinds Symptoms known since	Synoniemen van ziekte en virus Synonyms of disease and virus	Geografische verspreiding Geographical distribution	Waardplanten Host plants
10. <i>Lycopersicum esculentum</i> (= <i>Solanum lycopersicum</i>)	SAMUEL, BALD et EARDLEY	1933	1902 (182)	tomato big bud, -rosette, -blue top, -bunchy top (182) virescence or greening (88) stolbur (14, 108, 170, 172, 259, 260) Fruchtverholzung bei To- maten (172) tomato virus 3 JOHNSON <i>Lycopersicum virus 5 SMITH</i> <i>Chlorogenus australiensis</i> HOLMES (= <i>Galla australiensis</i> HOLMES) <i>Leptomotopus lycopersici</i> RUSCHKOW <i>Leptomotopus kovazenscians</i> RUSCHKOW in Z.O.-Europa 2 stammen: Nrd stolbur (omg. Mos- kou) en Zd stolbur of <i>Chlorogenus</i> <i>australiensis</i> var. <i>stolbur</i> KOVACHEWSKY (108)	Australië (88 182) W. Nrd-Amerika (45) Zd Rusland (172) Joegoslavië (151) Bulgarije (108, 260) Hongarije en ged. Tsjecho- slowakije (14, 259) Oostenrijk (240)	<i>Lycopersicum esculentum</i> (260 182), <i>Capsicum annuum</i> (260), <i>Convolvulus arvensis</i> (14, 259, 260), <i>Solanum</i> <i>melongena</i> (260), <i>Solanum</i> <i>nigrum</i> ? (182), <i>Solanum to- berosum</i> (14, 108, 260) e een aantal andere plantesoorten (14, 45, 108 151, 172) In Australië: 65 soorten van 24 verschillende families (88), kunstm. op 23 soorten van 13 verschillende families (88)
11. <i>Medicago sativa</i>	EDWARDS	1935	in Australië 1905 & 1910 (56) in U.S.A. 1923 (142)	witches' broom disease of lucerne (56, 57, 142, 143, 194) spindle shoot, mistletoe, bunchytop, kurrajong (56) <i>Medicago virus 4 SMITH</i> <i>Chlorogenus medicaginis</i> HOL- MES	Australië (4, 56, 57, 86) Canada (142) U.S.A. (142, 194)	<i>Medicago sativa</i> (142), [rod klaver? witte hollands klaver? <i>Medicago lupulifera</i> L.? (142, 143)] kunstm.: een aantal plantesoorten (39, 86, 104 124, 142)
12. <i>Myrica carolinensis</i> MILL.	RAYCHAUDHURI	1952	1950 (166)	bayberry yellows <i>Myrica virus 1 RAYCHAUDHURI</i> (166) <i>Chlorogenus myricae</i> RAY- CHAUDHURI (166)	U.S.A. (New Jers.) (165)	<i>Myrica carolinensis</i> MILL. (165, 166) [= <i>M. cerifera</i> L.?] kunstm.: <i>Daucus carota</i> e <i>Vinca rosea</i> (165, 166); <i>Al- thium cepa</i> , <i>Apium graveolens</i> <i>Beta vulgaris</i> , <i>Petunia hybrida</i> , <i>Tagetes signata</i> (166)
13. <i>Paulownia tomentosa</i>	TOKUSHIGE	1951	minstens 1932 (229)	witches' broom (228, 230)	Zd Japan en Zd Korea (229)	<i>Paulownia tomentosa</i> kunstm.: <i>P. fortunei</i>
14. <i>Prunus persica</i> (L.) BATSCH	KUNKEL	1933	1791 (195)	peach yellows (114, 115, 116, 195) peach virus 1 JOHNSON <i>Prunus virus 1 SMITH</i> <i>Chlorogenus persicae</i> var. <i>vul- garis</i> HOLMES	U.S.A. (82, 115, 195) Canada (115) Italië (107) U.S.S.R.? (107)	<i>Prunus amygdalus</i> [= <i>P. com- munis</i> FRITSCH (82, 195) <i>P. armeniaca</i> L. (82, 195) <i>P. domestica</i> L. (196), <i>P. persica</i> (L.) STOKES [= <i>P. persica</i> (L.) BATSCH] (195) <i>P. persica nectarina</i> [= <i>P. persica</i> var. <i>nucipersica</i> SCHNEID. (82, 195)], <i>P. sinensis</i> LINDL. (82)
	BENNETT (196)	1926	± 1891 (115)	little peach (115) peach virus 3 JOHNSON <i>Prunus virus 1A SMITH</i> <i>Chlorogenus persicae</i> var. <i>micro- persica</i> HOLMES	U.S.A. (115) Canada (115)	aantal <i>Prunus</i> -soorten
15. <i>Robinia pseudacacia</i> L.	JACKSON et HARTLEY	1933	± 1869 (71) ± 1898 (96) ± 1908 (80)	brooming disease of black locust (80, 98) witches' broom on the lo- cust (98) systemic brooming of <i>Robinia</i> (71) <i>Robinia virus 1 SMITH</i> <i>Chlorogenus robiniae</i> HOLMES <i>Polycladus robiniae</i> MCKINNEY	U.S.A. (71, 80, 98)	<i>Robinia pseudacacia</i> L.

Vectoren ¹⁾ <i>Insect vectors</i>	Overbrenging met <i>Cuscuta</i> <i>Transmission</i> by <i>Cuscuta</i>	Incubatieperiode <i>Incubation period</i>		Genezing door middel van warmtebehandeling <i>Cure by</i> <i>heat treatment</i>
		in de vector <i>in insect vector</i>	in de plant <i>in host plant</i>	
n Australië: <i>Orosius argentatus</i> (EVANS) [= <i>Thamnotettix argentata</i> EVANS (88, 89)] n Z.O.-Europa: 1e Noordelijke stam door <i>Macrostelus quadripunctulatus</i> KBM (108) 1e Zuidelijke stam door <i>Hyalesthes obsoletus</i> SIGN. (14, 108, 259, 260) n Tsjechoslowakije: <i>Aphrodes bicinctus</i> SCHRE. (14, 259)	<i>C. pentagona</i> (ENGELM.) (= <i>C. arvensis</i> BEYR.) (260)		28-56 dgn (182) 24-155 dgn (88) 1 mnd-veel langer (108)	
n Australië: <i>Orosius argentatus</i> (EVANS) (86) n Noord Amerika: <i>Caphytopius dubius</i> (VAN DUZER) (143) [= <i>Platymoides acutus</i> SAY (106, 142)]	<i>C. campestris</i> (39, 124, 142)	in <i>S. dubius</i> hoogstens 10 dgn (106)	in lucerne ± 7 mnd (86) in diverse Leguminosen minstens 74 dgn (106)	<i>Vinca rosea</i> : 25 dgn 32,5° en 35°C 10 dgn 40°C 7 dgn 42°C (124)
proeven met 10 cicadelliden had- den geen succes (166)]	<i>C. campestris</i> YUNCKER (163, 166) <i>C. subinclusa</i> DUR. & HILG. (166)		in <i>Vinca rosea</i> minstens 32 dgn (166)	<i>Vinca rosea</i> : minstens 6 dgn 41,5° 42°C (166)
<i>Aecropsis trimaculata</i> (FITCH) (82, 83, 114) <i>Hilaemus leucophthalmus</i> L. (135)		in <i>M. trimaculata</i> 7-26 dgn (ge- middeld 16) (83)	78-186 dgn (114) buiten tot 3 jr, in de kas minstens 40 dgn	opgepote boompjes: 34,4°-36,3 C, tijd afhankelijk van de dikte der takken boompjes in winterrust: warm wa- ter 10 min. 50°C knoppen: warm water, 4-5 dgn 34°-35°C 15 sec. 56°C (116)
l. (107)			buiten 1-2 jr, in de kas tot 2 mnd	knoppen: warm water, 115 min. 40°C 20 min. 46°C 8 min. 48°C 3 min. 50°C (116)
			4 à 5 mnd (98)	

¹⁾ Bij het ter perse gaan van het manuscript kwam beschikbaar: MÜLLER, H. J.: Auchenorrhyncha DUM. Zikaden; in SORAUER, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten 5 (5, 3 Lfg.) Berlin und Hamburg, 1956: 150-306.

Voor meer recente gegevens betreffende de nomenclatuur van de cicaden, moge hiernaar worden verwezen.

Vervolg van tabel 2

Virus van <i>Virus of</i>	Virusnatuur het eerst aan- getoond door <i>Virus nature for the first time established by</i>	Jaar <i>Year</i>	Verschi- n-selen bekend sinds <i>Symptoms known since</i>	Synoniemen van ziekte en virus <i>Synonyms of disease and virus</i>	Geografische verspreiding <i>Geographical distribution</i>	Waardplanten <i>Host plants</i>
16. <i>Rubus idaeus</i> L.	PRENTICE (RIETSEMA (221))	1950	in Engel. 1931 (161) in Nederl. 1925 à 1930 (63)	Rubus stunt (161) dwergziekte van framboos en braam (60, 64, 221) heksenbezemziekte	Engeland (161) Nederland Duitsland (107)	<i>Rubus idaeus</i> L. en <i>R. fruti- sus</i> L. en een groot aant wilde <i>Rubus</i> -soorten (6 64, 161) kunstn.: beproefd met <i>A cropsis fuscus</i> (61)
17. <i>Sesamum indicum</i> DC.	PAL et NATH	1935	1924 (168) (1914 (97))	photo or green flowering disease (173) sepaloidy and sterility (175) phyllody (150, 168) (waarschijnlijk identiek met krulziekte van sesam, reeds in 1914 gerappor- teerd op Java (97))	Birma (168, 173) India (175) (Indonesië, Java (97))	<i>Sesamum indicum</i> DC.
18. <i>Solanum melongena</i>	THOMAS et KRISHNAS- WAMI	1939	1937 (216) (1913 (179))	little leaf of brinjal (op Java vóór 1913 vermoedelijk reeds identieke verschijnselen geconsta- teerd (179))	India (216) (Indonesië, Java (179))	<i>Solanum melongena</i> en <i>Dato fastuosa</i> (216) kunstn.: tabak, tomaat, <i>trilobatum</i> en <i>Solanum x thocarpum</i> (216)
19. <i>Solanum tuberosum</i> L.	YOUNG	1927	1915 (227, 249)	potato witches' broom (247) witches' broom of potatoes and tomatoes (249) tobacco witches' broom (248) (potato wildings is vermoedelijk niet synoniem (138, 244)) Zwergstrauch virus aard- appel? (in ieder geval ver- want) (199, 200, 201) potato virus 11 JOHNSON <i>Solanum virus 15</i> SMITH <i>Chlorogenus solani</i> HOLMES <i>Chlorophthora solani</i> McKINNEY <i>Leptomotropus solanacearum</i> RISCHKOW	U.S.A. (120, 247, 248, 249) Canada (244, 245) Schotland (227) Duitsland? (199, 200) Rusland (99) Polen (178) China? (250) Australië (3)	<i>Solanum tuberosum</i> L. kunstn.: suikerbiet (12) tabak (200?, 248), toma (199?, 200?, 244, 247, 24 249), <i>Cyphomandra beta</i> SENDT (244), <i>Nicotia glutinosa</i> (120), <i>N. rust</i> (120), <i>Vinca rosea</i> L. (12) Zwergstrauchvirus kunst op: tomaat, <i>Datura stramonium</i> , <i>Nicotiana glauca</i> <i>Petunia</i> , <i>Solanum demissu</i> <i>S. nigrum</i> (199, 200)
20. <i>Syringa amurensis</i> var. <i>japonica</i> (MAX.) FR. et SAV.	LORENTZ et BRIERLEY	1953	1951 (22)	witches' broom of lilac (22) lilac witches' broom virus (23, 132)	U.S.A. (Mary- land) (22)	<i>Syringa amurensis</i> var. <i>japonica</i> (MAX.) FR. et SAV. (13) [= <i>S. japonica</i> DCNE (23)] kunstn.: <i>Ligustrum obtusum</i> var. <i>regelianum</i> (KOEHN) REHD., <i>S. vul-</i> <i>garis</i> L. (132), <i>Vinca rosea</i> (23)
21. <i>Tabebuia pallida</i>	COOK	1937	vele jaren (43)	witches' broom of <i>Tabebuia pallida</i> (42, 43)	Porto Rico (43)	<i>Tabebuia pallida</i>
22. <i>Taraxacum koksaghyz</i> RODIN	SUKHOV et VOVR	1945	1936 (262)	yellow of kok-saghyz (261, 262) Europäische Gelbsucht (14) Gelbsucht-samenlosigkeit (259) viröse Gelbsucht (259)	Rusland (261, 262) Tsjecho-slowakije (14, 259)	45 soorten uit 15 fami. (262)
23. <i>Vaccinium macrocarpon</i> AIT.	DOBROSKY	(1929) 1931	vermoedelijk 1885 (50)	cranberry false blossom (192) Wisconsin false blossom (50) <i>Vaccinium virus 1</i> SMITH <i>Chlorogenus vaccini</i> HOLMES <i>Leptomotropus vaccini</i> RISCHKOW	U.S.A. (50, 192) Canada	<i>Vaccinium macrocarpon</i> A (50, 122) [= <i>Oxycoccus macrocarpon</i> PERS. (192)] v moedelijk ook <i>V. oxycoc</i> L. (50) kunstn.: 28 soorten van verschillende families (122)

Vectoren ¹⁾ <i>Insect vectors</i>	Overbrenging met <i>Cuscuta</i> <i>Transmission</i> by <i>Cuscuta</i>	Incubatieperiode <i>Incubation period</i>		Genezing door middel van warmtebehandeling <i>Cure by</i> <i>heat treatment</i>
		in de vector <i>in insect vector</i>	in de plant <i>in host plant</i>	
<i>Macropsis fuscata</i> ZETT. (62) vermoedelijk 2 rassen (63)]			in de kas 4 mnd (141)	stekken: warm water, 1½-2 uur 45°C 5-60 min. 50°C (222, 223)
<i>Empoasca devastans</i> DIST. <i>Eutettix phycitis</i> DIST. (216)			in <i>S. melongena</i> 21-30 dgn (216)	
proeven mislukten tot dusver (199, 200, 244, 247)]	<i>C. campestris</i> (120)		30 dgn tot een heel sei- zoen (147, 199, 227, 243, 247)	<i>Vinca rosea</i> : 7 dgn 36°C } alleen bovengr. 3 dgn 42°C } delen genezen 13 dgn of langer 42°C gehele plant aardappelknollen: (½" diam.) 6 dgn 36°C (120)
	<i>C. campestris</i> YUNCKER (23) <i>C. subinclusa</i> DUR. & HILG. (23)		3 mnd-1 jr (132) in <i>Vinca rosea</i> 1 mnd of langer (23)	
<i>Aucrosteles quadripunctulatus</i> KBM [= <i>M. quadripunctata</i> KBM (262)]				
<i>Aleroracrus vaccinii</i> (VAN DUZEE) [= <i>Euscelis striatulus</i> FALL. (49, 50)]	<i>C. campestris</i> YUNCKER (119, 122)		± 1 mnd (49, 50) in verschillende plan- tesoorten gewoonlijk 40 dgn (122) in tomaat min. 23 dgn (122)	<i>Vinca rosea</i> : 12 dgn 40°C alleen bo- vengrondse delen, 14 dgn 40°C gehele plant (119, 122) <i>Vaccinium macrocarpon</i> : ± 8 dgn 42°-43°C (122)

¹⁾ Bij het ter perse gaan van het manuscript kwam beschikbaar: MÜLLER, H. J.: Auchenorrhyncha DUM. Zikaden; in SORAUER, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten 5 (5, 3 Lfg.) Berlin und Hamburg, 1956: 150-306.

Voor meer recente gegevens betreffende de nomenclatuur van de cicaden, moge hiernaar worden verwezen.

b. Plantaardige en dierlijke parasieten

Het aandeel van plantaardige en dierlijke parasieten in het verwekken van heksenbezemverschijnselen is veel kleiner dan dat van de virussen. De parasitaire ziekten zijn veel minder besmettelijk. Bovendien werken deze verwekkers in de plant slechts lokaal en geven daardoor overwegend plaatselijke afwijkingen.

Deze groeifwijkingen worden vaak tot de *gallen* gerekend, daar ze worden veroorzaakt en meestal tevens bewoond door plantaardige en dierlijke parasieten; men spreekt dan van *fyto-* en *zoöcecidien*. Dit geldt temeer omdat met de organoïde verschijnselen vaak histoïde afwijkingen, zoals opzwellingen en weefselwoekeringen, samengaan. Dan kan zelfs van misvormingen worden gesproken, dit in tegenstelling met de door virussen veroorzaakte heksenbezems. Overigens vormen de gallen een moeilijk te definiëren groep van afwijkingen (zie b.v. ALTA en DOCTERS VAN LEEUWEN, 1946).

Door het plaatselijk massaal uitlopen van knoppen kunnen echte heksenbezems worden gevormd. Deze bezems zijn vooral bekend van houtige plantesoorten, maar komen ook voor aan kruidachtige planten. Aan de eerste hebben ze vaak een langere levensduur. Vooral in de winter, wanneer de bomen kaal zijn, vallen ze aan overigens normale planten reeds van verre op. De eigenaardige en opvallende bezems spraken vroeger tot het bijgeloof van de mensen en zo ontstond de naam *heksenbezem*. Deze naam is dan ook al zeer oud.

Ook in de plaatselijke heksenbezems blijft de bloei achterwege en vertonen de bloemen, die reeds voor de aantasting gedeeltelijk zijn aangelegd, bloemoplossingsverschijnselen. Dit laatste is herhaaldelijk het geval bij kruidachtige plantesoorten. De bezems van houtige planten hebben, voor zover bekend, in het geheel geen meer of minder antholyse vertonende bloemen. Vermoedelijk is dit het gevolg van de veel langzamere ontwikkeling van de heksenbezems aan houtige planten, waardoor de storingen ook minder plotseling zijn.

De takken van deze heksenbezems zijn steeds duidelijk negatief geotroop; dit is een zeer opvallende en duidelijke eigenschap. In het voorjaar lopen de bezems vaak vroeger uit. Door het langer doorgroeien in de herfst en de buitensporige groei sterven ze vaak voortijdig af. Toch kunnen aan bomen omvangrijke heksenbezems ontstaan welke soms vele jaren oud zijn.

De volgende groepen verwekkers spelen een rol:

α. Hogere parasitaire planten

In Noord-Amerika leven verschillende *Arceuthobium*-soorten (Loranthaceae) parasitair op naaldbomen. Het wortelstelsel van deze parasieten vertakt zich myceliumachtig in de schors van de gastheerplant. Een aantal soorten prikkelt op deze wijze de waardplanten tot het vormen van heksenbezems (KUYT, 1955).

β. Schimmels

Voor een overzicht van de fungi, welke heksenbezems verwekken, moge worden verwezen naar LIERNUR (1927) en VON TUBEUF (1933). Op loofbomen zijn het hoofdzakelijk *Exoascus*-soorten (Taphrinaceae), terwijl op naaldbomen Uredinales de belangrijkste rol spelen. Het mycelium van deze schimmels groeit endofytisch met de uitlopende takken mee en beïnvloedt op deze wijze de groeipunten, deze tot uitlopen prikkelend.

γ. Bacteriën

Bacteriën welke heksenbezems verwekken komen slechts sporadisch voor. Bovendien geven ze geen duidelijke verschijnselen. Ze kunnen slapende knoppen tot uitlopen stimuleren, waardoor op heksenbezems lijkende structuren ontstaan. Volgens BUTLER en JONES (1949) heeft *Bacterium (Corynebacterium) fascians* in Engeland dit effect bij verschillende plantesoorten. *Agrobacterium tumefaciens* kan eveneens in sommige gevallen een soort heksenbezem doen ontstaan (DEN DOOREN DE JONG, 1951), althans, behalve de weefselwoekeringen welke voor deze bacterie algemeen zijn, organoïde afwijkingen (o.a. THUNG, 1929).

δ. Mijten en insecten

In deze groep van heksenbezemverwekkers spelen de galmijten (Eriophyidae of Phytoptidae) de hoofdrol. Deze parasieten zuigen in de knoppen aan de uitgroeiende delen van de plant, waarbij ze de ontwikkeling van deze organen beïnvloeden. Ze geven slechts lokale heksenbezemverschijnselen.

Doordat de galmijten en -insecten vaak massaal voorkomen, kunnen grote delen van een plant zijn aangetast. De afwijkingen onderscheiden zich echter ook dan nog van „systemische” verschijnselen, zoals die gevolg zijn van virusinfectie, door hun onregelmatigheid. Tussen de afwijkende delen zijn soms normaal gevormde organen of bloemen zichtbaar. Bovendien zijn de door mijten aangetaste abnormale organen vaak onregelmatig en gedrongen of verwrongen van vorm.

Voor literatuur betreffende gallen (zoöceciën) en hun verwekkers worde verwezen naar o.a. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN en DOCTERS VAN LEEUWEN (1926, 1941) en ALTA en DOCTERS VAN LEEUWEN (1946).

De overeenkomst van door galmijten veroorzaakte afwijkingen met de door andere pathogenen geïnduceerde abnormaliteiten kan zelfs zo groot zijn, dat ze aanleiding geeft tot veel verwarring. Dit wordt duidelijk gedemonstreerd door de heksenbezemverschijnselen bij *Crotalaria*. Naast het heksenbezemvirus, zijn hiervoor galmijten als verwekkers bekend.

Zo werd op p. 28 reeds verwezen naar een door COSTERUS en SMITH (1923) gegeven beschrijving van de afwijkingen bij *Crotalaria striata*. Van het door hen beschreven materiaal kan vrijwel met zekerheid worden gezegd, dat het van heksenbezemviruszieke planten afkomstig moet zijn. Dit is mogelijk op grond van de volgende feiten:

- a. Hun materiaal was in 1920 verzameld in de residentie Cheribon, terwijl hiervan „an abundant quantity” beschikbaar was. In datzelfde gebied werd gedurende 1925–1928 veelvuldig het voorkomen van heksenbezemziekte gerapporteerd (zie tabel 1, p. 27).
- b. Ze noemen gelijktijdig een exemplaar van *C. usaramoensis*, dat uit hetzelfde gebied afkomstig is en volgens hen dezelfde afwijkingen vertoonde als door hen werden beschreven van *C. striata*. Dit exemplaar werd door SCHWARZ (1927) afgebeeld in haar publikatie betreffende de heksenbezemziekte van *Crotalaria*, welke toen reeds virusachtig werd genoemd. Ditzelfde materiaal is thans nog in Wageningen aanwezig.

DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN en DOCTERS VAN LEEUWEN (1926) menen echter bij het geven van een beschrijving van gelijksoortige afwijkingen bij *C. striata*, welke door galmijten worden veroorzaakt, dat COSTERUS en SMITH in genoemde publikatie (1923) reeds dezelfde gal zouden hebben beschreven.

c. Erfelijke factoren

Van verschillende naaldbomen zijn incidentele heksenbezems bekend, waarvan het tot dusver niet mogelijk bleek de besmettelijkheid aan te tonen en een parasiet daaruit te isoleren. Toch wijken deze bezems overigens in geen enkel opzicht af van de door parasieten veroorzaakte. Volgens VON TUBEUF (1910) kunnen sporadisch enkele kegels eraan optreden. Uit het zaad hiervan kreeg hij

in de grotendeels normale nakomelingschap, een aantal geheel dwergachtig gedrongen planten met de habitus van een heksenbezem. Op grond hiervan meent hij te moeten aannemen dat deze heksenbezems berusten op een erfelijke storing. Hij vat ze op als knopmutanten.

Een ander voorbeeld leveren de afwijkingen bij aardappel, die in Schotland en Ierland bekend zijn onder de naam „wildings” (MURPHY en MCKAY, 1932; TODD, 1954). Men vatte ze aanvankelijk op als de symptomen van de „potato witches' broom disease”, welke door een virus wordt veroorzaakt. Volgens MCINTOSH (1940) gaat „wildings” echter niet over met enting en is dus niet besmettelijk. WRIGHT en ROBINSON (1955) rekenen deze afwijkingen bij aardappel daarom tot de „somatic variations”. (Vermoedelijk zijn deze verschijnselen identiek met de afwijkingen bij aardappel, die in Nederland bekend zijn onder de naam „pruiken”).

Evenzo meent BLUMER (1956) dat in Zwitserland verschijnselen, welke lijken op die van de heksenbezemvirusziekte van appel (tabel 2), ook door genetische factoren kunnen worden veroorzaakt.

d. Conclusie

Virussen blijken de belangrijkste verwekkers van heksenbezemverschijnselen te zijn. Ze worden gemakkelijk op grote schaal verspreid door bepaalde insecten. Directe bestrijding is tot dusver praktisch onmogelijk gebleken.

Ten gevolge van de „systemische” verspreiding van de heksenbezemvirussen in de plant, tasten deze meestal de gehele plant aan. Een jong besmette plant wordt op deze wijze geheel tot een dichte heksenbezem. De plantaardige en dierlijke parasieten onderscheiden zich duidelijk van de virussen, doordat ze aan overigens normale planten slechts plaatselijke heksenbezems doen ontstaan.

In hoeverre erfelijke factoren voor het optreden van de verschijnselen verantwoordelijk kunnen zijn, is nog niet met zekerheid te zeggen.

Alle bekende heksenbezemverwekkers veroorzaken overeenkomstige verschijnselen. Deze bestaan uit: de groeiwijze van heksenbezems, bloemoplossingsverschijnselen tot het volledig uitblijven van bloei, orthotrope groei, ontbreken van de kiemrust en gestoorde winterrust.

3. WIJZE WAAROP DE HEKSENBEZEMVERWEKKERS DE FYSIOLOGIE VAN DE WAARD-PLANT VERSTOREN

De groei en ontwikkeling van de plant worden bepaald door de voedings- en bouwstoffen en door de groeistoffen. De beide eerste groepen stoffen hebben slechts een beperkende invloed, in geval ze in het minimum zijn. De groei wordt echter geregeld door de „groeistofhuishouding” (zie b.v. SKOOG, 1953). Het ligt dan ook voor de hand te vermoeden dat abnormale groei in de eerste plaats gevolg is van een gestoorde groeistofwerking.

In dit verband heeft men veelal de histoïde afwijkingen bestudeerd (zie b.v. Brookhaven Symposia (1954): „Abnormal and pathological plant growth”). BEYERINCK (1888) toonde in zijn onderzoeken over de gallen van *Nematus gallarum* reeds aan, dat zeer geringe hoeveelheden van de door deze insecten afgescheiden stoffen in staat zijn krachtige celgroei op te wekken. JANSE (1929) sluit hierbij aan bij het maken van een indeling van vormafwijkingen. Hij schrijft deze toe aan een gestoorde werking van de „groei-enzymen”. Hij omschrijft dit begrip als „a short expression for the sum of extremely complicated causes which together are necessary for the development of a young organ of a certain plant into its distinct, prescribed form”. Ook

dit doet hoofdzakelijk aan groeistoffen denken, maar deze definitie omvat tevens de voedingsfactoren.

Onder verwijzing naar het onderzoek van KLOFT (1951), die aantoonde dat galverwekkende insecten groeistof produceren welke in de plant werkzaam is, meent VON DENFFER (1952 a, b), dat bloemoplossingsverschijnselen welke worden veroorzaakt door galmijten of galinsekten, gevolg zouden zijn van een verhoogd groeistofgehalte.

Wat de heksenbezemvirusziekten betreft, spreekt reeds KUNKEL (1943 b) met betrekking tot „cranberry false blossom”, „peach yellows” en „aster yellows” van een gelijkenis van de virussen welke deze ziekten veroorzaken, met „growth promoting substances”. Naar aanleiding van het uitlopen van slapende knoppen en het negatief geotroop worden van de gynoforen van zieke *Arachis*-planten en het niet bewortelen van heksenbezemzieke stekken van *Ipomoea batatas*, zelfs niet na toediening van groeistoffen, menen THUNG en HADIWIDJAJA (1951) dat in de zieke planten sprake is van groeistofinactivering. Ze slaagden er echter niet in de groeistofstoring experimenteel aan te tonen. In dezelfde geest spreekt MULDER (1953) het niet nader omschreven vermoeden uit, dat bij de „proliferatieziekte” van de appel de verschijnselen te wijten zijn aan een onvoldoende groeistofproductie.

De vraag is nu of het op grond van de resultaten van het morfologisch onderzoek, mogelijk is na te gaan waar de heksenbezemverwekkers ingrijpen in de fysiologie van hun waardplanten. Morfologie en fysiologie hangen immers samen.

In voorgaande hoofdstukken werden bij de omschrijving van de morfologische verschijnselen reeds herhaaldelijk namen genoemd, welke tevens sterk doen denken aan de fysiologische processen die met de verschijnselen samenhangen. Zo zijn de morfologische afwijkingen te herleiden tot de volgende fysiologische storingen:

- a. heksenbezemgroei tot een *abnormale versterking van de vegetatieve tendens*;
- b. steriliteit en bloemoplossingsverschijnselen tot een *opheffing van de generatieve tendens*;
- c. het uitlopen van okselknoppen bij heksenbezemvorming tot een *opheffing van de apicale dominantie* (correlatieve inhibitie);
- d. orthotrope groei van aangetaste organen tot een *versterking van de negatieve geotropie* (in de gynoforen van *Arachis hypogaea* is de positieve geotropie zelfs geheel opgeheven);
- e. het ontbreken van de kiemrust en de verstoring van de winterrust tot een *gestoorde periodiciteit*.

Van de hier genoemde processen worden de onder c, d en e genoemde, voor zover bekend, overwegend door de groeistofhuishouding geregeld. Dit doet vermoeden dat we bij de heksenbezemziekten met een hormonale storing te doen hebben.

In de literatuur worden als vermoedelijke oorzaak van incidentele bloemoplossingsverschijnselen herhaaldelijk „voedingsstoornissen” genoemd. Tot dusver is hiervoor echter geen exact bewijs geleverd.

Volgens de theorie van KLEBS (o.a. 1918) is de voedingstoestand van de plant van belang voor de bloeïnductie. De verhouding koolhydraten (organische stof) en voedingszouten (vooral N) zou volgens hem bepalend zijn. Deze verhouding wordt vaak gekarakteriseerd door het C/N quotiënt.

Nu is inderdaad bij verschillende heksenbezemziekten, die door een virus worden veroorzaakt, een verandering van de koolhydraathuishouding aangetoond. Volgens SPEATH en KRAYBILL (1927) is in *Vaccinium*-planten, die zijn aangetast door de „false blossom”-ziekte, het gehalte aan koolhydraten hoger dan normaal. Het asgehalte bleek eveneens iets verhoogd. RISCHKOV e.a. (1933) toonden een verhoging van het C/N quotiënt aan in tomatenplanten die zijn aangetast door „stolbur”. In 1939 neemt RISCHKOV aan, dat de oorzaak van bloemvergroeningen bij verschillende virusziekten zou liggen in een verminderde toevoer van koolhydraten

naar de zich ontwikkelende bloemgestellen en ophoping daarvan in de bladeren. Deze verandering kan echter even goed gevolg zijn van, in plaats van oorzaak van de vergroeningsverschijnselen. RISCHKOV en GROMYKO (1941) schrijven generaliserend: „It is the disturbance of the C/N ratio that accounts for antholysis which so often attend virus diseases of the yellow type”. Volgens hen zouden ze het gevolg moeten zijn van floëmnecrose, die inderdaad is aangetoond (volgens KÖHLER en KLINKOWSKI, 1954) bij de door hen bestudeerde „zakuklivanie”, een dwergziekte van haver, waarbij volgens hen „bloemproliferaties” voorkomen. Het is trouwens nog de vraag in hoeverre deze ziekte thuis hoort in de groep der heksenbezemziekten.

Bij eigen anatomisch onderzoek van bloem- en bladstelen van heksenbezemzieke *Crotalaria*- en *Rubus*-planten waren in het floëem geen afwijkingen waar te nemen. Het voorkomen van floëmnecrose of andere, de transportbanen blokkerende afwijkingen is hier bovendien niet waarschijnlijk. Dit zou immers eveneens voedingsstoornissen moeten meebrengen, zoals zetmeelophoping in de bladeren. Daarvan is hier niets waarneembaar. THUNG (1947 b) constateerde in het blad van heksenbezemzieke *Arachis*-planten zelfs een verlaagd zetmeelgehalte. Bovendien is bij ziekten welke speciaal het gevolg zijn van floëmaantasting, zoals aardappelbladrol en dergelijke, nooit sprake van bloemabnormaliteiten of heksenbezemverschijnselen.

Dit maakt waarschijnlijk dat er in heksenbezemzieke planten primair sprake is van een hormonale storing.

Is dit vermoeden juist, dan moeten alle verschillende heksenbezemverwekkers ergens in die groeistofhuishouding ingrijpen. Het groeistoffencomplex bestaat uit een ingewikkeld samenspel van factoren (ergonen of werkstoffen) zoals groeistoffen, activatoren, remstoffen en enzymen (zie b.v. SÖDING, 1952). De vraag is nu, welke van deze factoren door de pathogenen wordt beïnvloed.

De heksenbezemverschijnselen, die door verschillende verwekkers worden veroorzaakt, vertonen een opvallende overeenkomst. Alle pathogenen moeten dus direct of indirect op *eenzelfde en zeer bepaalde plaats* in die groeistofhuishouding ingrijpen. Ze beïnvloeden dus alle de werking van een zeer bepaald ergon. Vervolgens is dit een ergon, dat een bepalende rol speelt in alle vijf op p. 61 genoemde fysiologische processen: vegetatieve en generatieve tendens, apicale dominantie, geotropie en periodicititeit. Bovendien komen de heksenbezemverschijnselen voor bij zeer verschillende plantesoorten; vele heksenbezemvirussen hebben zelfs een grote en zeer gevarieerde waardplantenreeks. *De heksenbezempathogenen beïnvloeden dus de activiteit (kwaliteit en/of kwantiteit) van een niet specifieke stof, die in alle planten een veelzijdige werking heeft. Dit doet in de eerste plaats aan een groeistof van het auxine-type denken.* Of de auxinewerking direct of indirect is gestoord, wordt hier nog in het midden gelaten.

Ter ondersteuning van deze veronderstelling kunnen nog enkele argumenten aangevoerd worden. Sommige hiervan doen een verlaging van de auxineactiviteit vermoeden. Andere wijzen daarentegen op een verhoging. Gezien de geringe kennis met betrekking tot de werking der groeistoffen, is deze tegenstrijdigheid niet te verwonderen; te meer daar verschillende factoren hierop van invloed zijn en niet elke plantensoort zich gelijkelijk gedraagt. Bij de huidige stand van onze kennis zijn bepaalde verschijnselen vaak voor verschillende uitleg vatbaar.

1. De apicale dominantie wordt doorgaans toegeschreven aan de remmende werking van basipetaal getransporteerde auxine. Men meent daarom dat opheffing van deze dominantie gevolg is van een verlaging van het auxinegehalte. WENT (1951) ziet deze zelfs als een duidelijk bewijs van een tekort aan auxine in heksenbezemzieke planten. Dit verschijnsel kan echter eveneens argument zijn voor een verhoogde auxineactiviteit. WENT geeft later zelf toe (1954, persoonlijk

schrijven) dat de werkelijkheid waarschijnlijk niet zo eenvoudig is als hij deze voorstelde en dat in bepaalde, door schimmels veroorzaakte heksenbezems het gehalte aan caulocaline (auxineprecursor) waarschijnlijk is verhoogd.

Zo vond FERMAN (1938) in geremde knoppen steeds een lager groeistofgehalte dan in uitgroeiende knoppen. Hij vond een nauwkeurige parallel tussen groeistofgehalte en mate van groei der knoppen. Volgens hem is remming daarom gevolg van een laag groeistofgehalte.

In geheel de heksenbezemzieke planten is de vegetatieve activiteit versterkt. Dit blijkt immers tevens uit de vegetatieve ontwikkeling van wat reeds gedeeltelijk als bloem was aangelegd.

2. De laatste jaren valt steeds meer aandacht op de betekenis van de auxine in de plant voor de bloeiinductie (zie o.a. VON DENFFER, 1950, 1952 a, b; LANG, 1952; AUDUS, 1953; DE ZEEUW, 1953, 1954).

Uit de resultaten van in de literatuur beschreven proeven en waarnemingen aan een groot aantal planten, kan volgens DE ZEEUW (1953) geconcludeerd worden, dat groeistof een voornamelijk remmende invloed uitoefent op bloemaanleg en bloemontplooiing, terwijl antigroeistof de tendens bezit het groei, bloei evenwicht ten gunste van de bloei te beïnvloeden. In korte dag-planten is de invloed het duidelijkst (1954).

VON DENFFER (1952 b) slaagde erin, door toediening van hetero-auxine aan *Hydrangea petiolaris* tijdens de bloemaanleg, de bloei volledig te onderdrukken. In plaats van bloemen ontwikkelden zich „vielmehr gedrängt belaubte vegetative Knöspchen, die freilich in der Regel nicht mehr zur Entfaltung kommen“.

HARDER en VON SENDEN (1949) hadden al eerder door toediening van heteroauxine-kalium, de bloei van *Kalanchoë blossfeldiana* geheel of gedeeltelijk onderdrukt en de vegetatieve ontwikkeling bevorderd („Verlaubung“ van de bracteae).

Deze feiten doen vermoeden dat in heksenbezemzieke planten de auxine-activiteit te hoog is geworden voor generatieve ontwikkeling.

Uit de heksenbezemverschijnselen bleek duidelijk, dat er tussen de vegetatieve en de generatieve activiteit in de plant een antagonisme bestaat. Het verschil tussen de vegetatieve en de generatieve activiteit in de plant is slechts van graduele aard. Welke ontwikkeling plaats vindt, wordt dus bepaald door het werkzame niveau van eenzelfde factor. Dit sluit nu geheel aan bij de onder 1 en 2 getrokken conclusies. Zijn deze juist, dan geeft een abnormaal verhoogde auxineactiviteit een bevordering van de vegetatieve activiteit en gelijktijdig een opheffing van de generatieve activiteit. Ze heeft daardoor en heksenbezemgroei en bloemoplossing ten gevolge.

(Dat het verschil tussen de twee groepen bloemoplossingsverschijnselen, zoals dit werd vastgesteld op p. 24, niet altijd even scherp is (p. 25), sluit hierbij nu aan. Bloemoplossingsverschijnselen kunnen ontstaan door verhoging van de auxineactiviteit tot het normale niveau, heksenbezemverschijnselen door een abnormale verhoging. Het oorzakelijke niveauverschil is ook slechts gradueel.)

3. THUNG en HADIWIDJAJA (1951) trokken uit het feit, dat heksenbezemzieke stekken van *Ipomoea batatas* niet wilden bewortelen, zelfs niet na toediening van groeistof, in tegenstelling met gezonde stekken, de conclusie dat het groeistofgehalte in deze stekken lager dan normaal zou zijn. Dit kan echter evengoed gevolg zijn van een boven-optimale concentratie van groeistof in zieke stekken.

4. Het achterwege blijven van de bloei en het ontstaan van bloemoplossingsverschijnselen is een vorm van verminderde differentiatie. Deze laatste is in het algemeen een gevolg van een verhoogde groeistofactiviteit. Zo gaat gal- en tumorvorming hiermee samen. Het weefsel keert dan terug naar een embryonale (meristematische) toestand (SÖDING, 1952). Tumorvorming is ook kunstmatig op te wekken door toediening van groeistof (DE ROPP, 1951). KLOFT (1951).

toonde aan dat galverwekkende insecten groeistoffen produceren, die in de plant werkzaam zijn.

5. Een aantal heksenbezems wordt veroorzaakt door schimmels, mijten en insecten. In dit verband is het feit dat veel schimmels fytohormonen produceren (BUTLER en JONES, 1951) van belang. Evenzo scheiden volgens ALLEN (1951) bepaalde insecten en mijten vaak auxine af, althans stoffen die in de plant een groeistofwerking hebben (KLOFF, 1951).

6. Volgens HARTMAN en PRICE (1950) doet toediening van groeistoffen aan asterplanten, welke zijn aangetast door het „aster yellows”-virus, de symptomen versterkt tot uiting komen. Dit feit zou kunnen wijzen op een verhoogde auxineactiviteit in de zieke planten. De resultaten van de door deze onderzoekers gedane proeven zijn echter niet voldoende duidelijk om daarop met zekerheid dergelijke conclusies te baseren.

Normale groei is gevolg van het evenwicht tussen productie en enzymatische afbraak van auxine (DE ROPP, 1953). Het is daarom ook mogelijk dat de heksenbezemvirussen niet rechtstreeks, maar indirect via de enzymen, de auxineactiviteit in de zieke planten beïnvloeden en dat in de plant een wisselwerking virus – oxydatieve enzymen – auxine bestaat. Deze veronderstelling vindt steun in het volgende.

Het is mogelijk heksenbezemviruszieke planten te genezen door middel van warmtebehandeling. Nu heeft warmtebehandeling in de plant een verhoogde enzymactiviteit en daardoor een verlaging van het auxinegehalte ten gevolge, b.v. in suikerrietstekken gedurende 20 minuten in water van 52°C met 50% (VAN OVERBEEK, 1935; BRANDES en VAN OVERBEEK, 1948; BRANDES en MCGUIRE, 1951). We mogen aannemen dat warmtebehandeling van heksenbezemzieke stekken op dezelfde wijze de enzymwerking stimuleert en de auxineactiviteit doet dalen. Misschien wordt dan als gevolg van de verhoogde enzymactiviteit ook het virus afgebroken.

Het feit dat een heksenbezemvirus, zoals voor „aster yellows” is aangetoond, zich in de vector kan vermeerderen (p. 50) en daarin eveneens door middel van warmtebehandeling kan worden geïnactiveerd, wijst eveneens op de relatie virus-oxydatieve enzymen. Auxine is immers een specifiek plantaardig hormoon, terwijl de insecten daarentegen wel oxydatieve enzymen met planten gemeen hebben.

Tenslotte is er nog een andere mogelijkheid voor een verklaring van de invloed van heksenbezemvirussen op de groei van aangetaste planten. De werking van auxine hangt samen met het nucleïnezuurmetabolisme (SKOOG, 1953). Daar nucleïnezuren een essentieel bestanddeel van virussen zijn, is het mogelijk dat de heksenbezemvirussen rechtstreeks in het nucleïnezuurmetabolisme ingrijpen en op deze wijze een met groeistoffen identieke werking uitoefenen.

In de lijn van deze veronderstelling liggen de bevindingen van LITTAU en MARAMOROSCH (1956), dat het bij *Macrosteles fascifrons*, de vector van „aster yellows”, na aantasting door dit virus juist de celkernen zijn die afwijkingen gaan vertonen.

Samenvattend kan gezegd worden dat een aantal feiten, waaronder vooral de resultaten van het morfologisch onderzoek, doen vermoeden dat in heksenbezemzieke planten de auxineactiviteit is gewijzigd. Waarschijnlijk is deze abnormaal verhoogd. Het is mogelijk dat de werking van deze groeistof indirect is gestoord, doordat b.v. de virussen primair bepaalde enzymen in hun werking storen. Tenslotte wordt het mogelijk geacht dat de heksenbezemvirussen rechtstreeks ingrijpen in het nucleïnezuurmetabolisme en op deze wijze met auxine overeenkomst in werking vertonen.

Met betrekking tot de werking van groeistoffen is nog veel onbekend. Het is daarom in dit hoofdstuk slechts mogelijk gebleken veronderstellingen te uiten in plaats van geargumenteerde conclusies. Deze suggesties bieden echter aanknopingspunten voor nader onderzoek. Hier ligt een zeer belangrijk en boeiend terrein voor verdere studie.

4. SAMENVATTING

Heksenbezemverschijnselen worden veroorzaakt door een aantal zeer verschillende ziekteverwekkers: virussen en plantaardige- en dierlijke parasieten. Vermoedelijk kunnen ze zelfs gevolg zijn van erfelijke factoren.

Al deze oorzaken doen in beginsel dezelfde verschijnselen ontstaan.

De in deze studie beschreven afwijkingen worden veroorzaakt door virussen. Uitgaande van de resultaten van het morfologisch onderzoek der heksenbezemverschijnselen blijkt uit vele gegevens in de fytopathologische literatuur, dat ook elders een groot aantal overeenkomstige virusziekten bekend is. Ze zijn echter onder uiteenlopende namen en vaak onvolledig beschreven. Dit is grotendeels het gevolg van onvoldoende bekendheid met de morfologie van de afwijkingen.

Deze virusziekten zijn hier samengevat in een grote groep: de heksenbezemvirusziekten (tabel 2).

Virussen vormen de belangrijkste groep van heksenbezemverwekkers. Ze onderscheiden zich van de andere pathogenen, die in de plant slechts plaatselijke afwijkingen geven, door de „systemische” aantasting waardoor de gehele plant afwijkingen gaat vertonen.

Voor de resultaten van het morfologisch onderzoek doen vermoeden, dat de verwekkers de groeistofhuishouding van de aangetaste planten verstoren en dat direct, of indirect via de oxydatieve enzymen, de auxineactiviteit is gewijzigd. Deze is waarschijnlijk abnormaal verhoogd. Het wordt ook mogelijk geacht dat de virussen met auxine overeenkomst in werking vertonen, door rechtstreeks in te grijpen in het nucleïnezuurmetabolisme van de plant.

Beschikbare feiten geven echter met betrekking tot deze veronderstellingen geen zekerheid. Genoemde suggesties bieden aanknopingspunten voor nader onderzoek.

SUMMARY

1. INTRODUCTION

Tufts of crowded, mostly erect twigs found on trees and shrubs are known as *witches' brooms*. They may be due to certain fungi, mites or insects, but also to parasitic higher plants and perhaps to genetic factors.

Similar phenomena appear to be due to certain viruses. As a result of the „systemic” infection, however, the plants are affected entirely. The flowers are abnormal also. Of these *witches' broom diseases* caused by viruses only little is known, especially as regards the symptoms.

In this study the *witches' broom phenomena* are closer examined. It is chiefly based upon observations made at Bogor (Indonesia) in 1950 on a number of

papilionaceous crops, mainly *Crotalaria*. In these crops the phenomena had been recognized already as a virus disease. Later on, similar symptoms were studied of the „dwerzgiekte” („dwarf or stunt disease”) of raspberries and blackberries in Holland, which are also due to a virus. Finally, analogous deviations met with in a number of herbaceous ornamentals, chiefly *Tropaeolum*, in the Arboretum of the Agricultural University at Wageningen during the autumn of 1955, are described. Their cause could not yet be determined.

It was shown that these witches' broom diseases are characterised by morphological changes or teratological phenomena. Witches' broom symptoms are *morphologically significant*. Being diseases they are also a *subject for phytopathological research*. In this way teratology sometimes is called *pathological morphology*.

2. DESCRIPTION AND ANALYSIS OF WITCHES' BROOM PHENOMENA

In the experimental fields of the General Agricultural Research Station at Bogor in 1950 witches' broom phenomena were observed on *Arachis hypogaea* L., *Crotalaria juncea* L., *C. usaramoensis* BAK. F., *Phaseolus calcaratus* ROXB., *P. lunatus* L., *P. radiatus* L. and *Vigna sinensis* ENDL.. The symptoms of various species turned out to be the same. Therefore it seemed to be sufficient to give a detailed description and analysis of the symptoms on *Crotalaria* of which abundant material was available.

The syndrome strongly depends on the stage of development of the host plant at the moment of affection. This appears from the description of two specimens of *C. usaramoensis* at two different and characteristic stages of witches' broom formation in comparison with a normal plant (photo 1A). If a plant becomes diseased at an advanced stage of development, the affection is visible in the inflorescences mainly, which have the appearance of witches' brooms (photo 1B, 4). A plant diseased during early stages of development, is entirely affected and demonstrates the stunted, bushy habit of a witches' broom (photo 1C).

In addition to the precocious and excessive development of all axillary buds, which is the manner of growth of witches' brooms, the flowers exhibit various aberrant characters. On closer examination these appear not to be a tangle of ephemeral changes but they lead to a well-defined phenomenon known as *antholysis*. The phenomena consist of: *chloranthesis* (virescence, greening), *phyllody* (floral parts transformed into leaf-like phyllomes), *apostasis* (internodes of the torus elongated) and *proliferation* (development of leafy branches on the top of the torus and in the axils of floral parts). The diseased material of *Crotalaria* very clearly exhibits all phenomena of antholysis (fig. 1 to 7). Finally instead of a flower an entirely normal, vegetative, leafy branch appears.

The symptoms of other tropical species are succinctly reviewed. On *Arachis* a negative geotropy of the stipe (gynophore), which reacts normally to positive geotropy while penetrating into the soil, is very striking (fig. 8A). On diseased plants of *Phaseolus calcaratus* immature seeds already germinate.

Since 1945 the „dwerzgiekte” of raspberries (*Rubus idaeus* L.) (photo 5, fig. 11) near Breda became catastrophic. Phyllody of carpels and ovules especially was studied (photo 6, 7, fig. 12).

On *Tropaeolum majus* L. witches' broom symptoms for the first time drew attention in September 1955. The tops of the branches in some plants resembled true witches' brooms (photo 8). They were composed of flowers showing increasing antholysis as they were younger. The phenomena of antholysis are further analysed and pictured (fig. 14 and 15 (colour plate), 16 and 17, photo 9, fig. 18 and 19).

The habit of the entire plant, in case of witches' broom disease, is characteristically a fastigiate bunch of stems accompanied by antholysis. Both symptoms are connected. Witches' brooms arise by the development of all potentially present buds, elongation of internodes being the basal process. This also is important in antholysis (e.g. apostasis and proliferation). So there is a complex of related *witches' broom phenomena*. The new branches, formed in an excessive number, are erect and show a negatively geotropous manner of growth.

Finally it is concluded that in diseased plants *sexuality is suppressed* and, moreover, *the vegetative activity is abnormally intensified*.

3. PHENOMENA OF ANTHOLYSIS NOT RELATED WITH WITCHES' BROOMS

In teratological literature many floral abnormalities and phenomena of antholysis are reported resembling those which form part of the witches' broom phenomena. Data concerning manner and frequency are often incomplete. According to phytopathological publications the witches' broom formation sometimes even was overlooked. Therefore it may be possible that phenomena of antholysis described by teratologists in some cases are related with witches' broom symptoms.

On account of a comparison of a detailed description of phenomena of antholysis on *Alliaria officinalis* ANDRZJ. (VENEMA, 1930), with those on *Crotalaria*, it is considered likely that two more or less distinct groups of phenomena of antholysis exist: one group of independent abnormalities, sometimes occurring on a large scale and another group in which the floral abnormalities are closely connected with witches' broom formation. The relation antholysis - witches' broom formation is discussed further.

4. LITERATURE ON WITCHES' BROOM PHENOMENA

Witches' broom phenomena in Indonesia were described for the first time in 1913 (RUTGERS) as „krulziekte” (curl disease) on account of the supposed identity with the „Kräuselkrankheit” in South-Africa, described by ZIMMERMANN (1907, 1915). This name appears inaccurate. In addition to the species listed in table I (p. 27), the symptoms were observed on *Crotalaria striata* DC.. In 1927 (SCHWARZ) the name „krulziekte of heksenbezems” (curl disease or witches' brooms) for the first time is used. THUNG (1947a) was able to transmit the disease in *Ipomoea batatas* by grafting and so demonstrated for the first time that a virus caused it.

In India and Burma identical anomalies are reported in *Crotalaria juncea*, *Datura fastuosa*, *Justicia gendarussa*, *Sesamum indicum* and *Solanum melongena* (of sesame since 1923, according to RHIND e.a. (1937)). Available data prove sufficiently that a similar witches' broom disease was at hand. In publications in question, however, witches' broom formation only incidentally is mentioned.

SU (1933) for the first time in *Justicia gendarussa* demonstrated that the symptoms are due to a virus.

In Holland the witches' broom symptoms of *Rubus* are known since 30 years. They are described under the name „dwerz ziekte" (stunt or dwarf disease) (DE FLUITER (1950), THUNG (1950) and DE FLUITER and THUNG (1951)). Since 1945 the disease occurs in the environment of Breda, causing much damage to cultivated raspberries. RIETSEMA demonstrated earlier than 1950 that the disease is due to a virus (THUNG, 1950). The virus is transmitted by the leafhopper *Macropsis fuscula* ZETT. (DE FLUITER en VAN DER MEER, 1953). Presumably this disease and „*Rubus stunt*" in England (PRENTICE, 1950) are identical.

Identity of the abnormalities on *Tropaeolum majus* with witches' broom virus diseases also occurring on this species in Australia („tomato big bud", „tomato virescence") and in America („aster yellows") (cf. table 2) could not yet be ascertained.

It is demonstrated that especially in tropical crops and in raspberries witches' broom diseases occur frequently, on a large scale, and in a large area.

5. MORPHOLOGICAL CONSIDERATIONS

Opinions on the morphological meaning of abnormalities differ. It seems not warranted to base morphological interpretations on witches' broom phenomena without a certain reserve.

The phenomena of antholysis turn attention to the morphological structure of the flower. From the manner of appearance of the phenomena of antholysis it is evident that flower initiation is stopped suddenly. After that, initiation and development, also of partly differentiated flower buds, exclusively proceed in a vegetative manner. The organs of these buds in that case partly show properties of the floral organ into which they were meant to develop, but they also obtain more or less the characters of a foliage leaf. The ultimate result depends on the stage of advancement of the primordials in the bud on the moment of suppression of flower induction. That stage finally is recognizable macroscopically. In this way flowers initiated in succession, produce a series of flowers exhibiting increasing antholysis. In a reverse order these show clearly a *macroscopically recognizable picture of the morphogenesis of the flower*.

The antholysis of *Crotalaria* and other species in this way support the theory that the flower must be regarded as a modified leafy branch (GOETHE, 1790). It appears that *the growing-point during flower initiation develops gradually into a flower bud*.

The origin of the phenomena of antholysis as related with the initiation of the flower, indicates the significance of these abnormalities for the interpretation of floral morphology.

The morphology of carpels and ovules has been interpreted in many ways. At present almost generally homology of the carpel with a foliage-leaf is accepted. The conception that in many Angiosperms the ovules rise directly from an axis (LAM, 1948, 1955), directs attention to the carpel in flowers affected by witches' broom diseases. The phenomena of antholysis demonstrate that the carpel is a leaf-like organ.

A number of properties of the ovule in relation to the leaf-conception of the carpel, can be well correlated with the leafy nature of the carpel.

Comparison of the carpels and ovules with the branch systems and phyllomes

of Cryptogams, but also with the foliage leaves of Phanerogams, indicate that the carpel is composed of smaller morphological units or segments (telomes of ZIMMERMANN (1930)). The differences in the morphology of carpels, pistils and fruits can be reduced to various degrees of coalescence of telomes. They become coherent in three lobes. The central lobe is sterile and, generally, forms style and stigma (cf. HUNT, 1937). The lateral lobes are fertile. The free ends of the telomes form the ovules. The three lobes of the carpel may be fused wholly to an entire, not divided or incised carpel (pod or follicle), but the lobes may also remain separate. The carpel of Primulaceae thus is believed to be ternate. This is another interpretation of the free central placenta. It appears that also in the much disputed case of the Primulaceae the carpel with its placenta can be defined as a leaf-like organ (cf. also PURI, 1951).

In this way the flower strongly suggests its identity as a modified leafy branch.

(If the observations concerning *Tropaeolum majus* (fig. 19) are correct, in this species the ovule does not rise from the carpel, but is inserted on a reduced axis in the axil of each carpel.)

As a result of the development of all buds and the elongation of all internodes, witches' broom symptoms also furnish data concerning the structure of inflorescences and the manner of branching of the plant.

The „tubercles" on which the flowers of numerous Papilionaceae are inserted, appear to be reduced side-axes.

In some papilionaceous species (chapter II), besides the axillary bud of the leaf usually another bud, or sometimes two, develops. In the diseased material these turn out to be two basal lateral buds of the axillary bud, emerging from its insertion. Normally only one, the most advanced of these lateral buds, develops. In diseased plants the second lateral, or „backward" bud develops also and on the insertion of both buds the basal branching is repeated. This is why papilionaceous plants after affection by the witches' broom disease so easily form compact witches' brooms on already full-grown parts (photo 2, 3).

The homology of the sexually reproductive and vegetative parts of the plant and their morphogenetic interpretation implicates that *sexual and vegetative activity in the plant are antagonistic*; a growing-point can only develop into a flower (or inflorescence) or into a vegetative shoot.

This furnishes a clearer concept of morphogenesis. During flower initiation in growing parts numerous vegetative characters become suppressed. Sexual characters, however, prevail. These characters remained suppressed during the vegetative development of the plant.

6. PATHOLOGICAL CONSIDERATIONS

Witches' broom symptoms in some tropical crops and in *Rubus* are due to viruses (chapter IV). Presumably the phenomena in *Tropaeolum* are also due to a virus.

It turns out, that many similar virus diseases are known. These were described under different names and often incompletely. These virus diseases are now brought together in a large group: the *witches' broom virus diseases* (table 2). The way in which many names and synonyms originated, is discussed.

The supposition that the witches' broom phenomena, observed in Indonesia on various species, are due to the same virus (chapter IV), is further argued. It is likely that in India and Burma an identical virus disease occurs. Perhaps the Indonesian witches' broom disease is related to the „witches' broom disease of lucerne" and „tomato virescence" occurring in Australia. The mutual relation of witches' broom virus diseases as yet is an unsolved problem.

Based on literature a short survey is given of the behaviour of witches' broom viruses in their host plants and vectors:

- a. experimental transmission only by means of grafting or by *Cuscuta spp.*;
- b. the only insect vectors are Cicadina, especially Cicadellidae (leafhoppers);
- c. the incubation period in the plant is long (minimum 3 weeks, in woody species even some years);
- d. after feeding on a diseased plant the vector must pass a latent period, before it is able to transmit the virus (minimum 7 days): the witches' broom viruses are „persistent";
- e. inactivation in host plant and vector by means of heat.

The viruses appear to be the most important causes of witches' broom phenomena. By their systemic action they usually affect the plant as a whole, are spread easily and on a large scale and direct control as yet is practically impossible.

Of the factors which only cause local symptoms in contrast with viruses, a short survey is given: higher parasitic plants (*Arceuthobium spp.*), fungi, bacteria, mites and insects. How far witches' broom phenomena may be due to genetic factors is not yet to be certain.

All known factors cause identical witches' broom symptoms: witches' broom formation, phenomena of antholysis to entirely failing of flowering, orthotropic habit of growth, failing of seed dormancy and a disturbed periodicity.

In view of the regulating influence of phytohormones upon growth and development it seems obvious that abnormal growth and also witches' broom symptoms are due to a disturbed action of phytohormones. On account of results of this morphological investigation it is tried to ascertain how witches' broom factors interfere in the physiology of their host plants.

The morphological anomalies are reducible to the following disorders:

- a. abnormal intensifying of the vegetative tendency,
- b. withdrawal of the sexual tendency,
- c. withdrawal of the apical dominance,
- d. intensifying of the negative geotropy,
- e. disturbance of the periodicity.

As far as is known processes named sub c, d and e, are mainly controlled by auxins. This indicates that a hormonal disturbance is at hand. For various reasons changes in the transport of nutritive matter seem not involved.

If this supposition is correct, the various pathogenetic factors interfere directly or indirectly with the complex of growth-regulating substances (phytohormones) or more exactly with the action of a definite hormonal factor. This factor governs the physiological processes listed sub a-e. Moreover, witches' broom phenomena occur on various species, many witches' broom viruses have a large and varying series of host plants. *So the witches' broom pathogens all act*

by disturbing a general physiological process, in different plants to the same effect, and all lead to growth disturbance. This fact points to auxins.

Probably, in witches' broom diseased plants the activity of auxins is abnormally increased. It seems possible that the effect of auxins is disturbed indirectly (e.g. by oxydative enzymes). It is possible also that the witches' broom viruses disturb the nucleicacid-metabolism and so cause phenomena suggesting a phytohormonic disturbance.

Dit onderzoek werd opgezet in 1950 op het Algemeen Proefstation voor de Landbouw te Bogor, tijdens een kort verblijf in Indonesië. In oktober 1953 werd het voortgezet op het Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie der Landbouwhogeschool te Wageningen, op voorstel van Prof. Dr. H. J. VENEMA en Prof. Dr. Ir. T. H. THUNG. Door hun belangstelling en waardevolle adviezen wisten zij mijn werk te stimuleren.

Mej. E. GERHARDT vervaardigde het merendeel der tekeningen en de kleurenplaat. De heer F. P. OOSTENDORP maakte een groot aantal foto's. De met A.P.L. aangeduide tekeningen en foto's zijn gemaakt op het Algemeen Proefstation voor de Landbouw te Bogor. De foto's 5 en 7 werden ter beschikking gesteld door het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek te Wageningen.

Dr. H. C. D. DE WIT verleende medewerking bij het samenstellen van de Engelse samenvatting.

Aan allen die op enigerlei wijze hebben bijgedragen aan het tot stand komen van dit werk, betuig ik mijn grote erkentelijkheid.

Deze publikatie is mede mogelijk gemaakt dank zij een toelage van het Hesselink van Suchtelenfonds en van het Landbouwhogeschoolfonds.

GECITEERDE LITERATUUR

1. ALLEN, T. C.: Deformities caused by insects. In SKOOG, 1951: 411-415.
2. ALTA, H. en DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M.: Gallenboek. Amsterdam, 1946.
3. ANONYMUS: Virus diseases of potatoes. Agric. Gaz. New S. Wales **54**, 1943: 358-362.
4. ANONYMUS: Witches' broom of lucerne. Agric. Gaz. New S. Wales **63**, 1952: 494-497.
5. ARBER, A.: The natural philosophy of plant form. Cambridge, 1950.
6. AUDUS, L. G.: Plant growth substances. London, 1953.
7. BENNETT, C. W.: Peach yellows and little peach situation in Michigan. Ann. Rep. State Hort. Soc. Mich. **56**, 1926: 187-194.
8. BERGMAN, B. H. H.: Investigations on three Jassidae in relation to some virus diseases of *Arachis hypogaea* L.. Diss. Bogor, 1955.
9. BERGMAN, B. H. H.: Het mozaïek I en de heksenbezemziekte van de aardnoot (*Arachis hypogaea* L.) in West-Java en hun vector, de Jasside *Orosius argentatus* (EVANS). Tijdschr. Plantenz. **62**, 1956: 291-304.
10. BERGMAN, H. F. and TRURAN, W. E.: An apparent case of transmission of cranberry false blossom through a natural graft. Phytopathology **23**, 1933: 670-672.
11. BERRY, F. H. and GRAVATT, G. F.: Walnut bunch disease. Bull. Calif. Dep. Agric. **44**, 1955: 63-67.
12. BLACK, L. M.: Mechanical transmission of aster yellows virus to leafhoppers. Phytopathology **30**, 1940: 2.
13. BLACK, L. M.: Further evidence for multiplication of the aster yellows virus in the aster leafhopper. Phytopathology **31**, 1941: 120-135.
14. BLATTNÝ, C. e. a.: Die Übertragung des Stolburvirus bei Tabak und Tomaten und seine virogeographische Beziehungen. Phytop. Zeitschr. **22**, 1954: 381-416.
15. BLUMER, S.: Viruskrankheiten an Obstbäumen. Schweiz. Zeitschr. Obst- u. Weinbau **63**, 1954: 516-519, 525-529; **64**, 1955: 2-11.
16. BLUMER, S.: The present aspect of fruit tree virus diseases in Switzerland. Tijdschr. Plantenz. **62**, 1956: 67-69.
17. BOSE, R. D. and MISRA, S. D.: Studies in Indian fibre plants, no. 6: Phyllody and some other abnormalities in the flower of sun-hemp. Indian J. Agric. Sci. **8**, 1938: 417-423.
18. BRANDES, E. W. and MCGUIRE, R. C.: Auxin thermal relations in cell growth and geotropic reaction of sugarcane. Am. J. Bot. **38**, 1951: 381-389.
19. BRANDES, E. W. and OVERBEEK, J. VAN: Auxin relations in hot water treated sugarcane stems. J. Agric. Res. **77**, 1948: 223-238.
20. BRAUN, A.: Über Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne. Abh. Kön. Akad. Wiss., Physik. Abh., Berlin, 1860: 109-263.
21. BRAUN, A.: Abnorme Blattbildung von *Irina glabra* im Vergleich mit analogen Vorkommnissen bei andern Pflanzen. Amtl. Ber. **35** Vers. D. Naturf. u. Ärzte Königsb. 1860, 1861: 310-314.
22. BRIERLEY, P.: A witches' broom of lilac. Pl. Dis. Rep. **35**, 1951: 556.
23. BRIERLEY, P.: Dodder transmission of lilac witches' broom virus. Pl. Dis. Rep. **39**, 1955: 719.
24. BRONGNIART, A.: Note sur un cas de monstruosité des fleurs du *Primula sinensis*. Ann. Sci. Nat. II **1**, 1834: 308-310.
25. BRONGNIART, A.: Examen de quelques cas de monstruosités végétales. Ann. Sci. Nat. III **2**, 1844: 20-22.
26. Brookhaven Symposia in Biology (held 3-5 Aug. 1953) **6**, 1954: Abnormal and pathological plant growth.
27. BURNETT, G.: Stunt, a virosis of *Delphinium*. Phytopathology **24**, 1934: 467-481.
28. BUTLER, E. J. and JONES, S. G.: Plant pathology. London, 1949: 205.
29. CANDOLLE, A. P. DE: Organographie végétale. Paris, 1827.
30. CASPARY, R.: Vergrünungen der Blüthe des weissen Klee's. Schr. Physik.-Ökon. Ges. Königsb. **2**, 1861: 51-72.
31. ČELAKOVSKÝ, L.: Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen. Flora Regensb. **57**, 1874: 113-119.
32. ČELAKOVSKÝ, L.: Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Alliaria officinalis* ANDRZI.. Bot. Ztg. **33**, 1875: 130-138, 145-152, 161-171, 177-182.
33. ČELAKOVSKÝ, L.: Zur Discussion über das Eichen. Bot. Ztg. **33**, 1875: 193-201, 217-223.
34. ČELAKOVSKÝ, L.: Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Aquilegia* als neuer Beleg zur Foliolartheorie. Bot. Cbl. **10**, 1882: 331-342, 372-382.

35. CIFERRI, R.: Recent progress in fruit tree virus research in Italy. *Tijdschr. Plantenz.* **62**, 1956: 69-72.
36. CIFERRI, R., RUI, D. e REFATTI, E.: La presenza degli „scopazzi” del melo nel Ferrarese e la sua eziologia virosica. *Notiz. Mal. Piante* **30** (N.S. 9), 1955: 10-17.
37. COLE, J. R.: Bunch disease of pecans. *Phytopathology* (Abstr.) **27**, 1937: 125.
38. COLE, J. R.: Bunch disease of pecans. *Phytopathology* **27**, 1937: 604-612.
39. Commonwealth Austral. Sci. Industr. Res. Org. Third Ann. Rep. Canberra 1951: 18.
40. CONWENTZ, H.: Ueber aufgelöste und durchwachsene Himbeerblüthen. *Nova Acta Leo p. Carol. D. Akad. Naturf.* **40**, 1878: 99-116.
41. COOK, M. T.: New virus diseases in Porto Rico. *Phytopathology* (Abstr.) **21**, 1931: 124.
42. COOK, M. T.: The witch's broom of *Tabebuia pallida* caused by a virus. *Phytopathology* (Abstr.) **27**, 1937: 125.
43. COOK, M. T.: The witches' broom of *Tabebuia pallida* in Puerto Rico. *J. Agric. Univ. Puerto Rico* **22**, 1938: 441-442.
44. COSTERUS, J. C. and SMITH, J. J.: Studies in tropical teratology. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* **33**, 1923: 67-103.
45. DANA, B. F.: Occurrence of big bud of tomato in the Pacific Northwest. *Phytopathology* **30**, 1940: 866-869.
46. DENFFER, D. VON: Blühhormon oder Blühhemmung? *Naturwissenschaften* **37**, 1950: 296-301, 317-321.
47. DENFFER, D. VON: Die hormonale Beeinflussung pflanzlicher Gestaltungsprozesse. *Ber. Oberhess. Ges. Natur-u. Heilk. Gieszen N.F.* **25**, 1952: 123-133.
48. DENFFER, D. VON: Wuchsstoffinduzierte Hemmung der Blütenbildung durch Gallmilben und Gallinsekten. *Umschau* **52**, 1952: 400-402.
49. DOBROSKY, I. D.: Cranberry false blossom disease spread by a leafhopper. *Science N.S.* **70** (1826), 1929: 635.
50. DOBROSKY, I. D.: Studies on cranberry false blossom disease and its insect vector. *Contr. Boyce Thomp. Inst.* **3**, 1931: 59-83.
51. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, J. and DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M.: The zoöcecidia of the Netherlands East Indies. *Batavia*, 1926.
52. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, J. and DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M.: The zoöcecidia of the Netherlands East Indies, Supplement I. *Ned. Kruidk. Arch.* **51**, 1941: 122-251.
53. DODGE, B. O.: The brooming disease of walnut, *J. New York Bot. Gard.* **48**, 1947: 112-114.
54. DOOREN DE JONG, L. E. DEN: Microben als vrienden en vijanden van de mens. *Bilthoven*, 1951.
55. EAMES, A. J.: The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. *Am. J. Bot.* **18**, 1931: 147-188.
56. EDWARDS, E. T.: Witches' broom - a new virus disease of lucerne. *J. Austral. Inst. Agric. Sci.* **1**, 1935: 31-32.
57. EDWARDS, E. T.: The witches' broom disease of lucerne. *Sci. Bull. Dep. Agric. New S. Wales* **52**, 1936.
58. FARENHOLZ, H.: *Tropaeolaceae* in: ENGLER, A. und PRANTL, K.: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 2e Aufl. **19a**, 1931: 67-82.
59. FERMAN, J. G. H.: The role of auxin in the correlative inhibition of the development of lateral buds and shoots. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* **35**, 1938: 177-287.
60. FLUITER, H. J. DE: Verslag van de werkzaamheden van de entomologische afdeling: Framboos. *Jaarversl. Inst. Plantenziektenk. Onderz. Wageningen* 1950: 22-23.
61. FLUITER, H. J. DE: Verslag van de werkzaamheden van de entomologische afdeling. *Jaarversl. Inst. Plantenziektenk. Onderz. Wageningen* 1954: 19-67.
62. FLUITER, H. J. DE and MEER, F. A. VAN DER: Rubus stunt, a leafhopper-borne virus disease. *Tijdschr. Plantenz.* **59**, 1953: 195-197.
63. FLUITER, H. J. DE en MEER, F. A. VAN DER: De dwergziekte van de framboos, haar verspreiding en bestrijding. *Meded. Landb. Hogesch. Opz. Sta. Gent* **20**, 1955: 419-434.
64. FLUITER, H. J. DE en THUNG, T. H.: Waarnemingen omtrent de dwergziekte bij framboos en wilde braam. *Tijdschr. Plantenz.* **57**, 1951: 108-114.
65. FOGLIANI, G.: Segnalazione della virosi a scopazzi del melo. *Notiz. Mal. Piante* **21**, 1952: 10-11.
66. FRAZIER, N. W. and SEVERIN, H. H. P.: Weed host range of California aster yellows. *Hilgardia* **16**, 1945: 621-650.
67. FRAZIER, N. W. and THOMAS, H. E.: Strawberry, a host of Western aster yellows virus. *Pl. Dis. Rep.* **37**, 1953: 272-275.

68. GIFFORD, E. M.: The shoot apex in Angiosperms. Bot. Rev. 20, 1954, 477-529.
69. GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen. Jena, ed. 2 (1), 1913.
70. GOETHE, J. W. VON: Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, 1790.
71. GRANT, T. J.: Systemic brooming of *Robinia pseudacacia* and other virus-like diseases of trees. Phytopathology (Abstr.) 29, 1939: 8.
72. GRÉGOIRE, V.: Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral. Rec. Trav. Bot. Néerl. 32, 1935: 453-466.
73. GRÉGOIRE, V.: La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I Le carpelle. La Cellule 47, 1938: 285-452.
74. HADIWIDJAJA, T.: De krul- of heksenbezemziekte van *Crotalaria*. Tijdschr. Plantenz. 58, 1952: 1-4.
75. HAGERUP, O.: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd. 11 (4), 1934.
76. HAGERUP, O.: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae, II. Centrospermae. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd. 13 (6), 1936.
77. HAGERUP, O.: On the origin of some Angiosperms through the Gnetales and the Coniferae, III. The gynaecium of *Salix cinerea*. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd. 14 (4), 1938.
78. HAHMANN, K. und MÜLLER, H. W. K.: Aktuelle Pflanzenschutzprobleme im Blumen- und Zierpflanzenbau. III. Virusprobleme. Gesunde Pflanzen 4, 1952: 201-206.
79. HARDER, R., und OPPERMAN, A.: Einfluss von 2,3,5-Trijodobenzoesäure auf die Blütenbildung und die vegetative Gestaltung von *Kalanchoë blossfeldiana*. Planta 41, 1952: 1-24.
80. HARTLEY, C. and HAASIS, F. W.: Brooming disease of black locust (*Robinia pseudacacia*). Phytopathology 19, 1929: 163-166.
81. HARTMAN, R. T. and PRICE, W. C.: Synergistic effect of plant growth substances and southern bean mosaic virus. Am. J. Bot. 37, 1950: 820-828.
82. HARTZELL, A.: A study of peach yellows and its insect vector. Contr. Boyce Thomp. Inst. 7, 1935: 183-207.
83. HARTZELL, A.: Incubation period of peach yellows in its insect vector. Contr. Boyce Thomp. Inst. 8, 1936: 113-120.
84. HEINZE, K.: Die Überträger pflanzlicher Viruskrankheiten. Mitt. Biol. Zentralanst. Land- u. Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem 71, 1951.
85. HEINZE, K. und KUNZE, L.: Die europäische Asterngelbsucht und ihre Übertragung durch Zwergzikaden. Nachrichtenbl. D. Pflanzenschutzd. Braunschweig 7, 1955: 161-163.
86. HELSON, G. A. H.: The transmission of witches' broom virus disease of lucerne by the common brown leafhopper *Orosius argentatus* (EVANS). Austral. J. Sci. Res. ser. B 4, 1951: 115-124.
87. HEYNE, K.: De nuttige planten van Nederlandsch Indië, ed. 2. Buitenzorg, 1927.
88. HILL, A. V.: Insect transmission and host plants of virescence (big bud of tomato). J. Councl. Sci. Industr. Res. 16, 1943: 85-90.
89. HILL, A. V. and HELSON, G. A.: Distribution in Australia of three virus diseases and of their common vector *Orosius argentatus* (EVANS). J. Austral. Inst. Agric. Sci. 15, 1949: 160-161.
90. HOFMEISTER, W.: Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851.
91. HOLMES, F. O.: Handbook of phytopathogenic viruses. Minneapolis, 1939.
92. HOLMES, F. O.: Order Virales, the filterable viruses. In: BERGEY's Manual of determinative bacteriology, ed. 6, 1948: 1125-1296.
93. HUNGERFORD, C. W. and DANA, B. F.: Witches' broom of potatoes in the Northwest. Phytopathology 14, 1924: 372-383.
94. HUNT, K. W.: A study of the style and stigma, with reference to the nature of the carpel. Am. J. Bot. 24, 1937: 288-295.
95. HUTCHINS, L. M. and WESTER, H. V.: Graft transmissible brooming of walnut. Phytopathology (Abstr.) 37, 1947: 11.
96. ILLINGWORTH, J. F.: Yellow spot of pine-apples in Hawaii. Phytopathology 21, 1931: 865-880.
97. Inst. (Lab.) voor Plantenziekten, Buitenzorg: Ziekten en plagen der cultuurgewassen in Nederlandsch Indië. Meded. 9, 1914; 15, 1915; 20, 1916; 46, 1921; 53, 1922; 58, 1923; 64, 1924; 67, 1925; 70, 1926; 73, 1927; 74, 1928; 75, 1929; 79, 1930; 82, 1934.
98. JACKSON, L. W. R. and HARTLEY, C.: Transmissibility of the brooming disease of black locust. Phytopathology 23, 1933: 83-90.

99. JACZEWSKI, A. A.: (Witches' broom of the potato). Mater. Mikol. i Fitopat. 5, 1926: 117-128 (abstr. in Rev. Appl. Mycol. 6, 1927: 746).
100. JANSE, J. M.: A natural system of classification of monstrosities. Ann. Jard. Bot. Buitenz. 40, 1929: 87-136.
101. JENSEN, D. D.: A *Crotalaria* mosaic and its transmission by Aphids. Phytopathology 40, 1950: 512-515.
102. JOHNSON, H. W. and LEFEBVRE, C. L.: *Crotalaria* mosaic. Phytopathology (Abstr.) 28, 1938: 10.
103. KAUSSMANN, B.: Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. Bot. Arch. Leipzig 42, 1941: 502-572.
104. KLEBS, G.: Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora 111, 1918: 128-151.
105. KLOFT, W.: Insekten steuern das Wachstum von Pflanzen. Umschau 51, 1951: 40-42.
106. KLOSTERMEYER, E. C. and MENZIES, J. D.: Insect transmission of alfalfa witches' broom virus to other legumes. Phytopathology 41, 1951: 456-458.
107. KÖHLER, E. und KLINKOWSKI, M.: Viruskrankheiten. In: SORAUER, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten II Band, 1. Berlin und Hamburg, 1954.
108. KOVACHEWSKY, I. C.: Die Stolburkrankheit der Solanaceen. Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. 8, 1954: 161-166.
109. KUNKEL, L. O.: Studies on aster yellows. Contr. Boyce Thomp. Inst. 1, 1926: 181-240. (id. in: Am. J. Bot. 13, 1926: 646-705).
110. KUNKEL, L. O.: Further studies on the host range of aster yellows. Phytopathology (Abstr.) 18, 1928: 156.
111. KUNKEL, L. O.: Transmission of aster yellows to the tomato. Phytopathology (Abstr.) 20, 1930: 129.
112. KUNKEL, L. O.: Studies on aster yellows in some new host plants. Contr. Boyce Thomp. Inst. 3, 1931: 85-123.
113. KUNKEL, L. O.: Celery yellows of California not identical with the aster yellows of New York. Contr. Boyce Thomp. Inst. 4, 1932: 405-414.
114. KUNKEL, L. O.: Insect transmission of peach yellows. Contr. Boyce Thomp. Inst. 5 1933: 19-28.
115. KUNKEL, L. O.: Immunological studies on the three peach diseases, yellows, rosette and little peach. Phytopathology 26, 1936: 201-209.
116. KUNKEL, L. O.: Heat treatment for the cure of yellows and other virus diseases of peach. Phytopathology 26, 1936: 809-830.
117. KUNKEL, L. O.: Effect of heat on ability of *Cicadula sexnotata* (FALL) to transmit aster yellows. Am. J. Bot. 24, 1937: 316-327.
118. KUNKEL, L. O.: Heat cure of aster yellows in periwinkles. Am. J. Bot. 28, 1941: 761-769.
119. KUNKEL, L. O.: False blossom in periwinkles and its cure by heat. Science 95 (2462), 1942: 252.
120. KUNKEL, L. O.: Potato witches' broom transmission by dodder and cure by heat. Proc. Am. Phil. Soc. 86, 1943: 470-475.
121. KUNKEL, L. O.: Viruses in relation to the growth of plants. Torrey 43, 1943: 87-95.
122. KUNKEL, L. O.: Studies on cranberry false blossom. Phytopathology 35, 1945: 805-821.
123. KUNKEL, L. O.: Yellows diseases of plants. Bull. Torrey Bot. Club 78, 1951: 269-270.
124. KUNKEL, L. O.: Transmission of alfalfa witch's broom to non-leguminous plants by dodder, and cure in periwinkle by heat. Phytopathology 42, 1952: 27-31.
125. KUYT, J.: Dwarf mistletoes. Bot. Rev. 21, 1955: 569-620.
126. LAIBACH, F. und MAI, G.: Über die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen. Roux Arch. Entw. Mech. Organ. 134, 1936: 200-208.
127. LAM, H. J.: Classification and the New Morphology. Acta Biotheoretica 8, 1948: 107-154.
128. LAM, H. J.: Comments on two charts relative to the phylogeny of the Cormophyta, with some remarks of a general nature. Acta Bot. Néerl. 4, 1955: 410-428.
129. LANG, A.: Physiology of flowering. Ann. Rev. Pl. Physiol. 3, 1952: 265-306.
130. LIERNUR, A. G. M.: Hexenbesen, ihre Morphologie, Anatomie und Entstehung. Diss. Utrecht, 1927.
131. LITTAU, V. C. and MARAMOROSCH, K.: Cytological effects of aster-yellows virus on its insect vector. Virology 2, 1956: 128-130.
132. LORENTZ, P. and BRIERLEY, P.: Graft transmission of lilac witches' broom virus. Pl. Dis. Rep. 37, 1953: 555.
133. MAGNUS, W.: Blätter mit unbegrenztem Wachstum in einer Knospenvariation von *Pometia pinnata* FORST.. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 3e Suppl. II, 1910: 807-814.

134. MALLACH, N.: Viruskrankheiten und virusähnliche Erkrankungen des Kern- und Steinobstes. München, 1956: 12.
135. MANN, T. F.: Yellows and little peach; the cause, means of dissemination, and control. Bull. Delaw. Agric. Exp. Sta. 220, 1939: 33-34.
136. MARAMOROSCH, K.: Direct evidence for the multiplication of aster-yellows virus in its insect vector. Phytopathology 42, 1952: 59-64.
137. MASTERS, M. T.: Pflanzen-Teratologie (Duitse vertaling van DAMMER, U.). Leipzig, 1886.
138. MCINTOSH, T. P.: The importance of the variety in potato production. Gardeners' Chron. ser. 3, 107, 1940: 116-117, 132.
139. MCLEAN THOMPSON, J.: Studies in advancing sterility. VII. The state of flowering known as angiospermy. Publ. Hartl. Bot. Lab. 12, 1934.
140. MCLEAN THOMPSON, J.: The acarpous nature of modern flowering. Proc. Zesde Int. Bot. Congr. Amsterdam 2, 1935: 122-124.
141. MEER, F. A. VAN DER: De incubatietijd van de dwergziekte bij verschillende frambozenrassen. Tijdschr. Plantenz. 60, 1954: 69-71.
142. MENZIES, J. D.: Witches' broom of alfalfa in North America. Phytopathology 36, 1946: 762-774.
143. MENZIES, J. D.: Methods for reducing the spread of the witch's broom disease in alfalfa. Phytopathology 42, 1952: 649-650.
144. MICHAILOWA, P. V.: Pathologico-anatomical changes in the tomato incident to development of woodiness of the fruit. Phytopathology, 25, 1935: 539-558.
145. MORWOOD, R. B.: Peanut diseases. Queensl. Agric. J. 79, 1954: 267-270.
146. MULDER, D.: De proliferatieziekte van appel, een virusziekte. Tijdschr. Plantenz. 59, 1953: 72-76.
147. MURPHY, P. A. and MCKAY, R.: A comparison of some European and American virus diseases of the potato. Sci. Proc. Roy. Dubl. Soc. 20, 1932: 227-247.
148. OSBURN, M. R. e.a.: Insects and diseases of the pecan and their control. U.S. Dep. Agric. Farmers' Bull. 1829, 1954.
149. OVERBEEK, J. VAN: The growth hormone and the dwarf type of growth in corn. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 21, 1935: 292-299.
150. PAL, B. P. and NATH, P.: Phyllody: a possible virus disease of *Sesamum*. Indian J. Agric. Sci. 5, 1935: 517-522.
151. PANJAN, M.: (Investigations into „stolbur“ of the Solanaceae and a method of control.) Plant Prot. Beogr. 2, 1950: 49-58. (zie Rev. Appl. Myc. 30, 1951: 438.)
152. PAYER, J. B.: Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris, 1857.
153. PENZIG, O.: Pflanzen-Teratologie, ed. 2, 3 dln. Berlin, 1921-1922.
154. PEYRITSCH, J.: Über Placentarsprosse. S.-B. Akad. Wissensch. Wien 78, 1878: 220-243.
155. PEYRITSCH, J.: Zur Aetiologie der Chloranthieen einiger *Arabis*-Arten. Jahrb. Wiss. Bot. 13, 1882: 1-22.
156. PHILIPSON, W. R.: Some observations on the apical meristem of leafy and flowering shoots. J. Linn. Soc. London - Bot. 53, 1947: 187-193.
157. PLAKIDAS, A. G.: Witch's broom a graft-transmissible disease of Arizona ash (*Fraxinus berlandieri*). Phytopathology (Abstr.) 39, 1949: 498.
158. PLANTEFOL, L.: L'ontogénie de la fleur. Ann. Sci. Nat. Bot. 11e série 9, 1948: 30-186.
159. Plantenziektenkundige Dienst (Wageningen): Overzicht ziekten en plagen in tuinbouwgewassen, 1955.
160. POTONIÉ, H.: Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Palaeontologie. Jena, 1912.
161. PRENTICE, I. W.: Rubus-stunt: a virus disease. J. Hort. Sci. 26, 1950: 35-42.
162. PRICE, W. C. and HARTMAN, R. T.: Synergistic effects of growth substances and plant viruses. Am. J. Bot. 34, 1947: 602.
163. PURI, V.: The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. Bot. Rev. 17, 1951: 471-553.
164. PURI, V.: Placentation in Angiosperms. Bot. Rev. 18, 1952: 603-651.
165. RAYCHAUDHURI, S. P.: Bayberry yellows. Phytopathology (Abstr.) 42, 1952: 17.
166. RAYCHAUDHURI, S. P.: Studies in bayberry yellows. Phytopathology 43, 1953: 15-20.
167. REINDERS, E.: De teloomtheorie. In: KONINGSBERGER, V. J. en REINDERS, E.: Leerb. Alg. Plantk. I. 3e dr. 1952: 401-408.
168. RHIND, D., ODELL, F. D. and SU, U. T.: Observations on phyllody of *Sesamum* in Burma. Indian J. Agric. Sci. 7, 1937: 823-840.
169. RICHTER, H.: Die Gelbsucht der Sommerastern. Nachrichtenbl. D. Pflanzenschutzd. 16, 1936: 66-67.

170. RISCHKOV, V. L.: Vergrünung der Blüte vom Standpunkte der Entwicklungsmechanik. Biol. Gener. 14, 1939: 111-128.
171. RISCHKOV, V. L. and GROMYKO, E. P.: Biochemical changes in the case of antholysis. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. 31, 1941: 385-386.
172. RISCHKOV, V. L., KARATSCHESKY, J. und MICHAILONA, P.: Ueber die Fruchtverholzung bei Tomaten. Zeitschr. Pflanzenkrankh. u. Pflanzensch. 43, 1933: 496-498.
173. ROBERTSON, H. F.: Annual Report of the Mycologist Burma, for the year ended 30th June 1928 (abstr. in: Rev. Appl. Myc. 8, 1929: 355.)
174. ROPP, R. S. DE: Experimental induction and inhibition of overgrowths in plants. in SKOOG 1951: 381-390.
175. ROY, S. C.: A preliminary note on the occurrence of sepaldoidy and sterility in til (*Sesamum indicum*). Agric. Livest. India 1, 1931: 282-285.
176. RUI, D.: Una malattia inedita: la virosi a scopazzi del melo. Humus 6, 1950: 7.
177. RUI, D., CIFERRI, R. e REFATTI, E.: La virosi degli „Scopazzi del melo“ nel Veronese. Notiz. Mal. Pianta 13, 1950: 7-11.
178. RUSZKOWSKI, J., ZWIEGBAUMÓWNA, Z. en BLOCKÓWNA, H.: (Diseases of cultivated plants in Poland in 1937) Roczn. Ochr. Rosl. 5, 1938: 49-102 (zie Rev. Appl. Myc. 18, 1939: 155).
179. RUTGERS, A. A. L.: De krulziekte van katjang tanah (*Arachis hypogaea* L.). Meded. Afd. Plantenz. Buitenz. 6, 1913.
180. SACHS, J.: Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1874.
181. SACHS, J.: Geschichte der Botanik. München, 1875.
182. SAMUEL, G., BALD, J. G. and EARDLEY, C. M.: „Big bud“, a virus disease of the tomato. Phytopathology 23, 1933: 641-653.
183. SANDT, W.: Zur Kenntnis der Beiknospen. Bot. Abh. herausgeg. von K. Goebel. Jena, 7, 1925.
184. SCHLEIDEN, M. J.: Sur la signification morphologique du placentaire. Ann. Sci. Nat. Bot. 2e sér. 12, 1839: 373-376.
185. SCHLEIDEN, M. J.: Grundzüge der wissenschaftliche Botanik, II. Leipzig, 1846.
186. SCHWARZ, M. B.: Enige ziekten van onbekende aard bij groenbemesters. Korte Meded. Inst. Plantenz. Buitenz. 5, 1927.
187. SEVERIN, H. H. P.: Yellows disease of celery, lettuce, and other plants, transmitted by *Cicadula sexnotata* (FALL.). Hilgardia 3, 1929: 543-571.
188. SEVERIN, H. H. P. and FRAZIER, N. W.: California aster yellows on vegetable and seed crops. Hilgardia 16, 1945: 573-596.
189. SEVERIN, H. H. P. and FREITAG, J. H.: Ornamental flowering plants naturally infected with curly-top and aster-yellows viruses. Hilgardia 8, 1934: 233-256.
190. SEVERIN, H. H. P. and FREITAG, J. H.: Additional ornamental flowering plants naturally infected with California aster yellows. Hilgardia 16, 1945: 599-618.
191. SHEAR, C. L.: Cranberry diseases in Wisconsin. Wisc. State Cranb. Gr. Ass. Ann. Rep. 21, 1908: 17-21.
192. SHEAR, C. L.: False blossom of the cultivated cranberry. U.S. Dep. Agric. Bull. 444, 1916.
193. SKOOG, F.: Plant growth substances. Wisconsin, 1951.
194. SLEETH, B.: Witches' broom of alfalfa in the South-West. Pl. Dis. Rep. 35, 1951: 77-79.
195. SMITH, E. F.: Peach yellows, a preliminary report. U.S. Dep. Agric. Bot. div. Bull. 9, 1888.
196. SMITH, K. M.: A textbook of plant virus diseases. London, 1937.
197. SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart, 1952.
198. SPEATH, C. P. and KRAYBILL, H. R.: A biochemical study of the false-blossom disease of the cranberry. J. Agric. Res. 34, 1927: 35-47.
199. SPRAU, F.: Über das Auftreten einer neuen Viruskrankheit - Zwergstrauchvirose - an Kartoffeln. Pflanzenschutz 3, 1951: 125-126.
200. SPRAU, F.: Untersuchungen über das Zwergstrauch-Virus an Kartoffeln. Mitt. Biol. Bundesanst. Land- u. Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem 80 1954: 146-151.
201. SPRAU, F.: Über das Auftreten einer neuen Viruskrankheit an Kartoffeln. Proc. 2nd Conf. Pot. Virus Dis. Wageningen, 1955: 153-156.
202. SPROTTE, K.: Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Arch. 40, 1940: 463-506.
203. Sta. Féd. Ess. Agric. Lausanne: Les maladies à virus des arbres fruitiers. Publ. 439.
204. STEENIS, C. G. G. J. VAN: Teratologo-morphosis. Flora Malesiana. Batavia, ser. I. 41, 1948: XXV-XXVI.

205. STEENIS, C. G. J. VAN: Flora voor de scholen in Indonesië. Batavia, 1949.
206. STOREY, H. H.: Report of the plant pathologist. Fifth Ann. Rep. E. Afr. Agric. Res. Sta. Amani, 1932-33, 1933: 16.
207. STOREY, H. H. and BOTTOMLEY, A. M.: The rosette disease of peanuts (*Arachis hypogaea* L.). Ann. Appl. Biol. 15, 1928: 26-45.
208. SU, M. T.: Report of the mycologist, Burma, Mandalay for the year ended the 31st March 1933. (zie Rev. Appl. Myc. 13, 1934: 78).
209. SUMMERS, E. M.: „Ishuku-byo” (dwarf of sweet-potato) in the Ryukyu islands. Pl. Dis. Rep. 35, 1951: 266-267.
210. SUMMERS, E. M.: Witches' broom of sweet potatoes in the Ryukyu islands. Pl. Dis. Rep. 35, 1951: 494.
211. SURINGAR, W. F. R.: Observations sur une monstruosité de *Sisymbrium alliaria* avec phyllodie des carpelles et des ovules. Ass. Franç. Avancem. Sci. 1882: 444-449.
212. TAUBERT, P.: Leguminosae. In ENGLER, A. und PRANTL, K.: Die natürl. Pflanzenfam. III, 3, 1894: 357.
213. THIEM, H.: Betrachtungen zur Symptomatologie der obstbaulichen Abbaukrankheiten. Pflanzenschutz 8, 1956: 13-22.
214. THOMAS, H. H.: The early evolution of the Angiosperms. Ann. Bot. 45, 1931: 647-672.
215. THOMAS, H. H.: The old morphology and the new. Proc. Linn. Soc. London 145, 1932-1933: 17-46.
216. THOMAS, K. M. and KRISHNASWAMI, C. S.: Little leaf - a transmissible disease of brinjal. Proc. Indian Acad. Sci. B 10, 1939: 201-212.
217. THUNG, T. H.: Experimenten met *Bacterium tumefaciens* SM. et TOWNS. Tijdschr. Plantenz. 35, 1929: 263-269.
218. THUNG, T. H.: Heksenbezem bij bataten (*Ipomoea batatas*), een virusziekte. Landbouw 19, 1946-1947: 286.
219. THUNG, T. H.: Virusziekten van *Arachis hypogaea*. Landbouw 19, 1946-1947: 337-347.
220. THUNG, T. H.: Antagonistische acties van viren. Tijdschr. Plantenz. 53, 1947: 43-48.
221. THUNG, T. H.: Verslag van de werkzaamheden van de virologische afdeling: Frambozen. Jaarverslag Inst. Plantenziektenk. Onderz. Wageningen 1950: 35-36.
222. THUNG, T. H.: Herkenning en genezing van enige virusziekten. Meded. Dir. Tuinb. 15, 1952: 714-721.
223. THUNG, T. H.: Waarnemingen omtrent de dwergziekte bij framboos en wilde braam II. Tijdschr. Plantenz. 58, 1952: 255-259.
224. THUNG, T. H. en HADIWIDJAJA, T.: Het overbrengen van viren met behulp van *Cuscuta australis* R.Br.. Tijdschr. Plantenz. 56, 1950: 349-352.
225. THUNG, T. H. en HADIWIDJAJA, T.: Groeistof in verband met virusziekte, in het bijzonder bij *Arachis hypogaea*. Tijdschr. Plantenz. 57, 1951: 95-99.
226. TIEGHEM, PH. VAN: Note sur une monstruosité de la fleur du *Tropaeolum majus*, propre à éclairer la structure de l'ovaire, l'origine des ovules et la nature des placentas. Bull. Soc. Bot. France 12, 1865: 411-415.
227. TODD, J. M.: Potato wildings and witches' broom in Scotland. Plant Path. 3, 1954: 17-20.
228. TOKUSHIGE, Y.: Witches' broom of *Paulownia tomentosa* L.. On the respiration of *Paulownia* infected with witches' broom. Part I: Bull. Kyushu Univ. For. 19, 1950: 71-82; Part II and III: Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 12, 1952: 309-314, 315-319 (zie Rev. Appl. Myc. 33, 1954: 646).
229. TOKUSHIGE, Y.: Witches' broom of *Paulownia tomentosa*. J. Fac. Agric. Kyushu Univ. 10, 1951: 45-67 (zie Rev. Appl. Myc. 31, 1952: 359).
230. TOKUSHIGE, Y.: On the oxidase of *Paulownia* affected by witches' broom. Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 15, 1955: 145-150.
231. TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, 1937 Bd I, dl 1: 531-540.
232. TROLL, W.: Die morphologische Natur der Karpelle. Chron. Bot. 5, 1939: 38-41.
233. TUBEUF, C. VON: Aufklärung der Erscheinung der Fichten-Hexenbesen. Naturw. Z. Land- u. Forstwirtsch. 8, 1910: 349-351.
234. TUBEUF, C. VON: Das Problem der Hexenbesen. Z. Pflanzenkr. 43, 1933: 194-242.
235. UNRUH, M.: Blattnervatur und Karpellnervatur. Kleiner Beitrag zur morphologische Deutung des Karpells. Beitr. Biol. Pflanz. 27, 1944: 232-241.
236. VELENOVSKÝ, J.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Praag, 1905-1913.
237. VENEMA, H. J.: Analyse eener monstrositeit van *Sisymbrium alliaria* Scop.. Diss. Leiden, 1930.

238. VRIES, H. DE: Een epidemie van vergroeningen. Bot. Jaarb. Gent 8, 1896: 66-91.
239. WENT, F. W.: The development of stems and leaves. In SKOOG 1951: 287-298.
240. WENZL, H.: Die Stolbur-Virose in Österreich. Pflanzensch. Ber. Wien 16, 1956: 159-162.
241. WETTSTEIN, R.: Handbuch der systematischen Botanik, 4e Aufl. Leipzig und Wien, 1935: 22.
242. WILSON, C. L. and JUST, T.: The morphology of the flower. Bot. Rev. 5, 1939: 97-131.
243. WORSDELL, W. C.: The structure and morphology of the „ovule“. Ann. Bot. 18, 1904: 57-86.
244. WRIGHT, N. S.: Studies in the witches' broom virus disease of potatoes in British Columbia. Can. J. Bot. 30, 1952: 735-742.
245. WRIGHT, N. S.: The witches' broom virus disease of potatoes. Am. Potato J. 31, 1954: 159-164.
246. WRIGHT, N. S. and ROBINSON, D. B.: Potato wildings in Canada. Am. Potato J. 32, 1955: 86-92.
247. YOUNG, P. A.: Transmission of potato witches' broom to tomatoes and potatoes. Science 66 (N.S.), 1927: 304-306.
248. YOUNG, P. A.: Tobacco witches' broom, a preliminary report. Am. J. Bot. 16, 1929: 277-279.
249. YOUNG, P. A. and MORRIS, H. E.: Witches' broom of potatoes and tomatoes. J. Agric. Res. 36, 1928: 835-854.
250. YU, T. F.: A list of plant viroses observed in China. Phytopathology 29, 1939: 459-461.
251. ZEEUW, D. DE: De invloed van groeistof en antigroeistof op de bloei van hogere planten. Vakbl. Biol. 33, 1953: 165-176.
252. ZEEUW, D. DE: De invloed van het blad op de bloei. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 54, 1954: 1-44.
253. ZELLER, S. M.: Preliminary studies on witches' broom of strawberry. Phytopathology 17, 1927: 329-335.
254. ZELLER, S. M.: A witches' broom of ocean spray (*Holodiscus discolor*). Phytopathology 21, 1931: 923-925.
255. ZIMMERMANN, A.: Über eine Krankheit der Erdnüsse (*Arachis hypogaea*). Pflanze 3, 1907: 129-133.
256. ZIMMERMANN, A.: Die Kräuselkrankheit der Erdnüsse. II. Mitteilung. Pflanze 9, 1913: 59-63.
257. ZIMMERMANN, J. G.: Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beih. Bot. Cbl. 49, 1932: 99-196.
258. ZIMMERMANN, W.: Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930.

Nagekomen:

259. BLATTNÝ, C.: Einige Ergebnisse der pflanzlichen Virusforschung in der Tschechoslowakischen Republik. Kongressber. Pflanzenschutzkongr. Berlin 1955, 1956: 47-65.
260. KOVACHEWSKY, I. C.: Viruskrankheiten der Kulturpflanzen in der Volksrepublik Bulgarien. Kongressber. Pflanzenschutzkongr. Berlin 1955, 1956: 67-82.
261. RISCHKOV, V. L.: Kok-saghyz yellows. C. R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. 41, 1943: 90-92.
262. SUKHOV, K. S. and VOVK, A. M.: On the identity between yellow of kok-saghyz and yellow of aster and its possible relation to big bud in tomato. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. U.R.S.S. 48, 1945: 365-368.

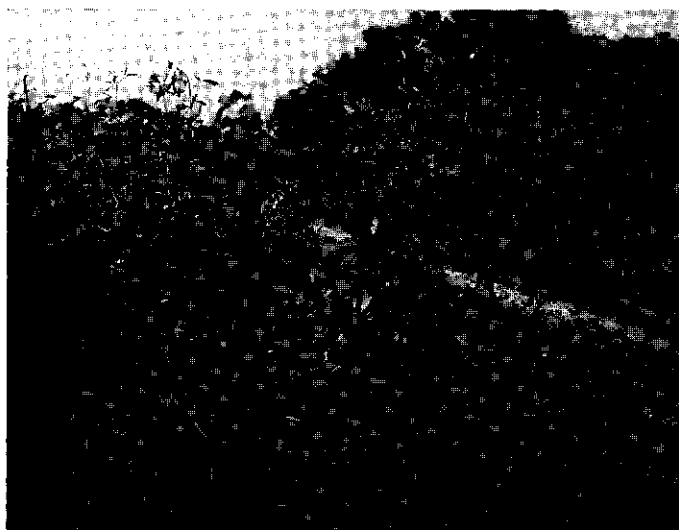


Foto 1.

Crotalaria usaramoensis. A Gezonde bloeiende plant. B Heksenbezemsieke plant, aangetast in een laat ontwikkelingsstadium. C Heksenbezemsieke plant, aangetast in een vroeg ontwikkelingsstadium. (Foto A.P.L.)

Crotalaria usaramoensis. A Healthy flowering plant. B Witches' broom diseased plant, affected at an advanced stage of development. C Witches' broom diseased plant, affected at an early stage of development.



Foto 2.

Phaseolus lunatus. Heksenbezemsievorming aan de knopen van een plant aangetast in een laat ontwikkelingsstadium. (Foto A.P.L.)

Phaseolus lunatus. The formation of witches' brooms on the nodes of a plant, affected at an advanced stage of development.

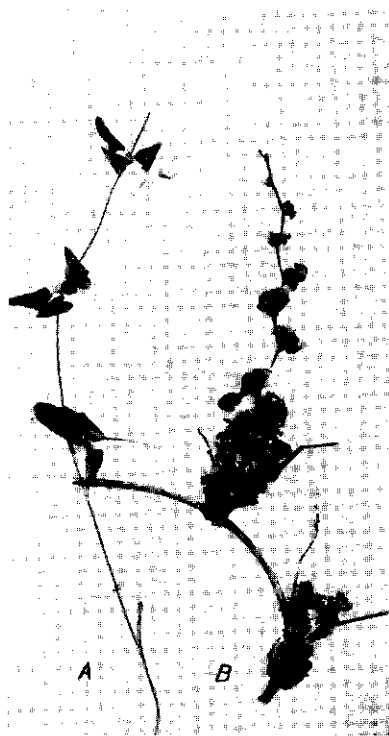


Foto 3.

Vigna sinensis. A Gezonde tak. B Heksenbezemsieke tak; massale knopontwikkeling. (Foto A.P.L.)

Vigna sinensis. A Healthy branch. B Witches' broom diseased branch; excessive development of buds.

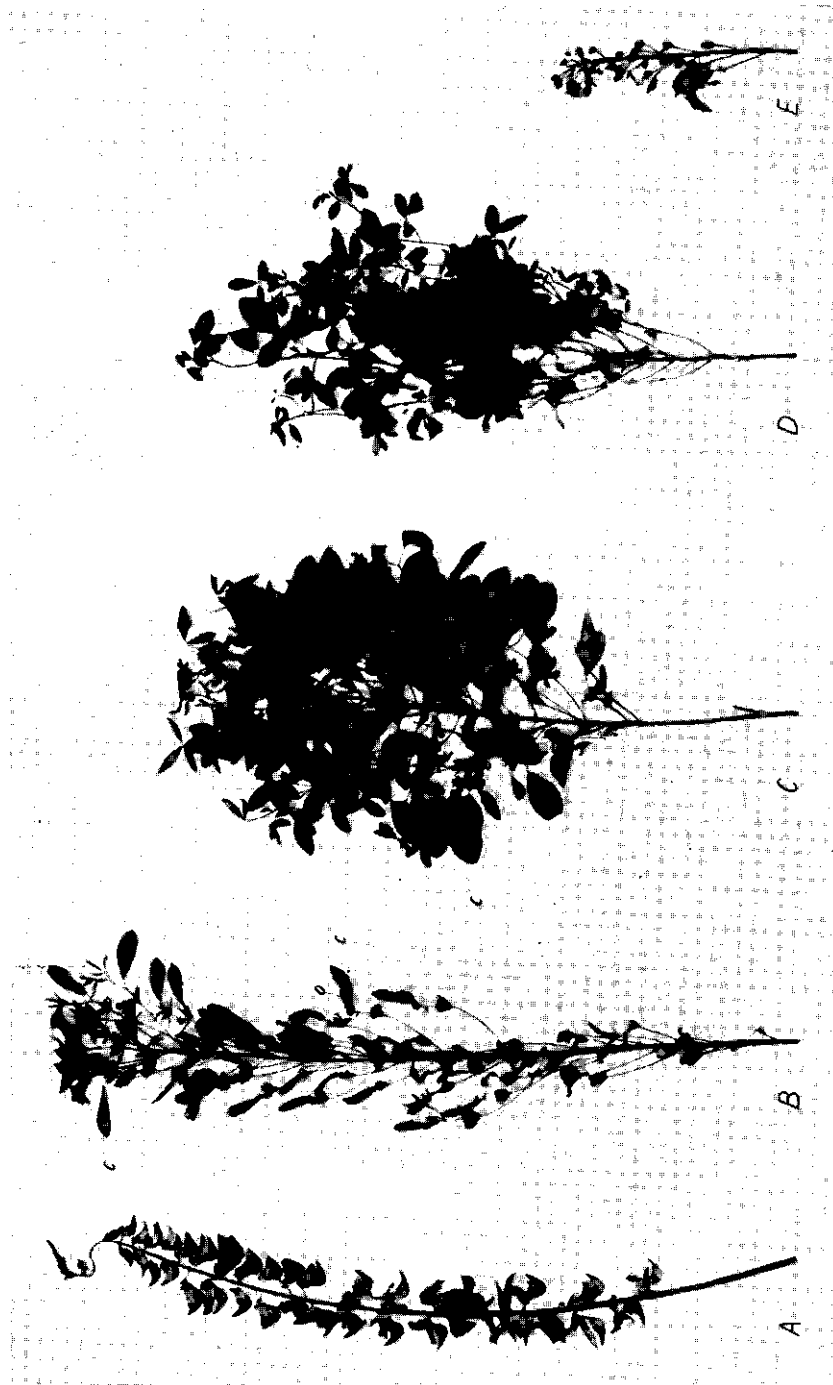


Foto 4. *Crotalaria usaramoensis*. A Normale bloemtros. B-E Heksenbezemzieke bloemgestellen, van B naar E aangetast in een vroeger stadium van aanleg. c vruchtblad o zaadbeginsels.
Crotalaria usaramoensis. A Normal raceme. B-E 'Witches' broom diseased inflorescences, from B to E affected at an earlier stage of initiation. c carpel, o ovules.
 (Foto gemaakt van herbariummateriaal. $\frac{1}{3} \times$)
 (Photo made of dried material)

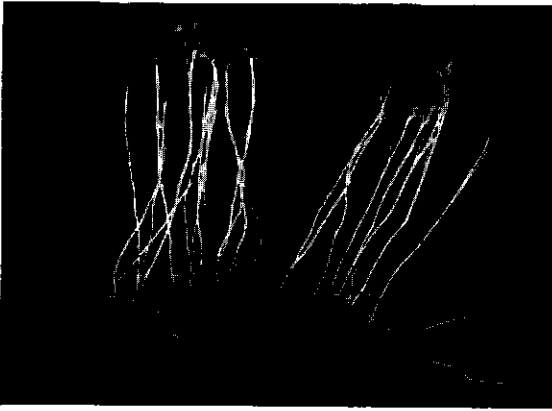


Foto 5.

Rubus idaeus. Het massale uitlopen van wortelknoppen.
(Foto I.P.O.)

Rubus idaeus. Excessive development of sprouts on the roots.



Foto 7.

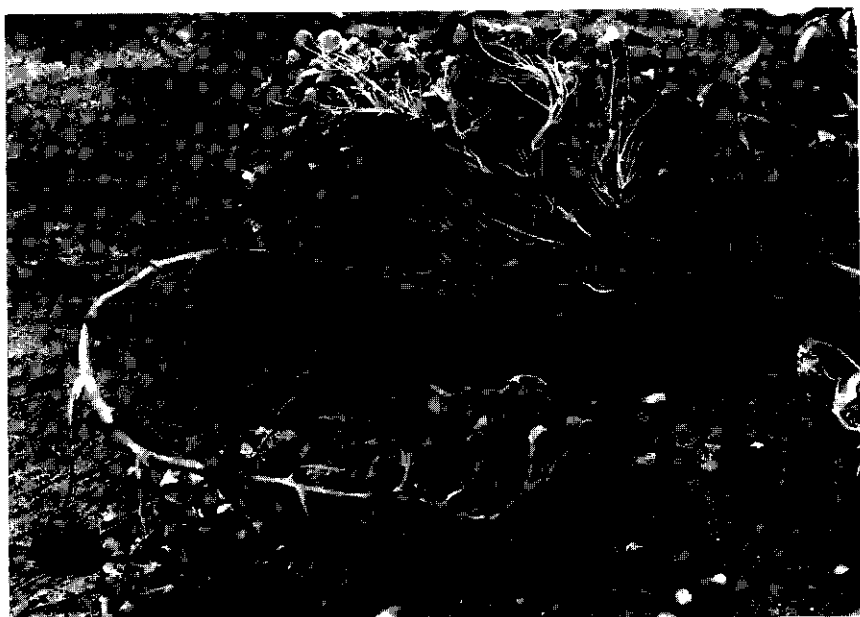
Rubus idaeus. Fyllodie der vruchtbladen. k
kelk.
(Foto I.P.O.)

Rubus idaeus. Phyllody of carpels k calyx.

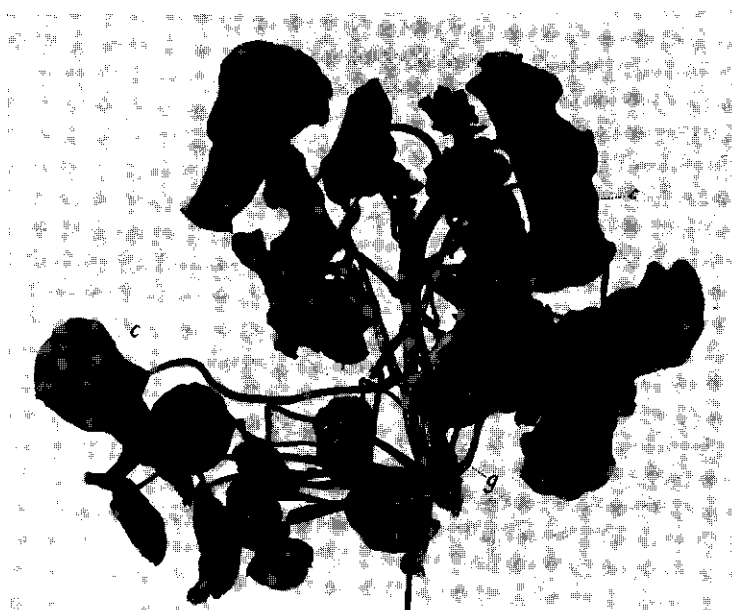
Foto 6.

Rubus idaeus. Hypertrofie van de kelk; fyllodie van vruchtbladen en zaadbeginsels.

Rubus idaeus. Hypertrophy of the calyx; phyllody of carpels and ovules.
(2×)



FORO 8. *Tropaeolum majus*. Gedeelte van een heksenbezemzieke plant.
Tropaeolum majus. Part of a witches' broom diseased plant.



FORO 9. *Tropaeolum majus*. Fyllodie en proliferatie; bloem hierdoor uitgegroeid tot een heksenbezem. g gynofoor, c vruchtbladen. ($\frac{1}{2} \times$).
Tropaeolum majus. Phyllody and proliferation; by this way flower developed to a witches' broom. g stipe, c carpels.