



# Optreden van *Botrytis* bij gerbera: inventarisatie van de huidige kennis

Rapportage van een literatuurstudie t.b.v. project 'Voorspelling en sturing van gewasgroei, kwaliteit, *Botrytis*-ontwikkeling en energiegebruik' van het Parapluplan 'Botrytis in relatie tot energie bij gerbera'

J. Köhl, P.H.B. de Visser & J. Wubben







# Optreden van *Botrytis* bij gerbera: inventarisatie van de huidige kennis

Rapportage van een literatuurstudie t.b.v. project 'Voorspelling en sturing van gewasgroei, kwaliteit, *Botrytis*-ontwikkeling en energiegebruik' van het Parapluplan 'Botrytis in relatie tot energie bij gerbera'

J. Köhl<sup>1</sup>, P.H.B. de Visser<sup>2</sup> & J. Wubben<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Plant Research International B.V.

<sup>2</sup> Wageningen UR Glastuinbouw

© 2006 Wageningen, Plant Research International B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Plant Research International B.V.

## **Plant Research International B.V.**

Adres : Droevendaalsesteeg 1, Wageningen  
: Postbus 16, 6700 AA Wageningen  
Tel. : 0317 - 47 70 00  
Fax : 0317 - 41 80 94  
E-mail : [info.pri@wur.nl](mailto:info.pri@wur.nl)  
Internet : [www.pri.wur.nl](http://www.pri.wur.nl)

# Inhoudsopgave

	pagina
Voorwoord	1
Samenvatting	3
1. Achtergrond	5
2. <i>Botrytis cinerea</i> : kenmerken	7
2.1 Gastheerreeks	7
2.2 Necrotrophe levenswijze	8
2.3 Conclusies	8
3. <i>Botrytis cinerea</i> : verspreiding	9
3.1 Sporulatie	9
3.2 Vrijzetting van sporen	9
3.3 Verspreiding van sporen	10
3.4 Sporenachtergrond in de buitenlucht	10
3.5 Conclusies	11
4. <i>Botrytis cinerea</i> : effect van omgevingsfactoren	13
4.1 Vitaliteit van sporen	13
4.2 Sporenkieming	13
4.3 Gekiemde sporen	15
4.4 Infectie	15
4.4.1 Infectie van wonden	16
4.4.2 Symptomen na infectie	16
4.5 Sporulatie	16
4.6 Conclusies	17
5. <i>Botrytis cinerea</i> : preventie en bestrijding	19
5.1 Gewasconditie	19
5.2 Effect van kasklimaat op gewasgevoeligheid en sporenvitaliteit	19
5.3 Sporenvluchten	20
5.4 Infectie	21
5.5 Klimaat	21
5.6 Preventie op basis van belangrijkste besmettingsbron	22
5.6.1 Sporen van buiten de kas	22
5.6.2 Een gevoelig gewas	22
5.6.3 Binnen de kas geproduceerde sporen	23
5.6.4 Microklimaat rond de plant	23
5.7 Conclusies	24

	pagina
6. Gerbera en <i>Botrytis cinerea</i>	25
6.1 Ziektebeelden en schade	25
6.2 Relatie tussen omgevingsfactoren en optreden van schade	25
6.3 Preventie en controle	26
6.3.1 Scenario 'Schade afhankelijk van sporen van buiten de kas'	26
6.3.2 Scenario 'Schade afhankelijk van gevoeligheid van gewas'	26
6.3.3 Scenario 'Schade afhankelijk van binnen de kas geproduceerde sporen'	27
6.3.4 Scenario 'Schade afhankelijk van pre-harvest infecties'	27
6.3.5 Scenario 'Schade door naogstinfecties'	28
6.4 Conclusies	29
7. Evaluatie en conclusies	31
7.1 Is er voldoende kwantitatieve kennis voor het modelmatig voorspellen van <i>Botrytis cinerea</i> aantasting in gerbera?	31
7.2 Conclusies en witte vlekken	32
8. Referenties	35

# Voorwoord

Deze inventarisatiestudie is uitgevoerd in het kader van het Parapluplan Gerbera. Dit parapluplan heeft ten doel om de praktijk oplossingen aan te dragen ter voorkoming van Botrytis-schade in gerbera. Het Parapluplan Gerbera is een samenwerkingsverband tussen gerberakwekers, onderzoekers en voorlichters, en wordt gefinancierd door het Productschap Tuinbouw (PT-projectnummer 12361), energieprogramma PT/LNV en onderzoeksprogramma's Systeeminnovaties en Plantgezondheid van het Ministerie van LNV. De samenwerking is in februari 2006 gestart en heeft een looptijd van drie jaar. Het omvat zes onderzoeksprojecten die samen alle stappen in de productieketen beslaan.

In dit verslag is de bestaande kennis van het hoe en waarom van Botrytis-schade in gerbera geïnventariseerd. Tevens is gerapporteerd of deze kennis volstaat om een model te maken dat Botrytis-schade in de praktijk kan voorspellen.





## Samenvatting

Schade aan gerberabloemen door *Botrytis*-aantasting (smet) is één van de belangrijkste knelpunten in de gerberateelt. Afgekeurde partijen zijn ongewenst, maar de vraag is hoe men dat voorkomt. Ondanks veel onderzoek is het nog niet duidelijk welke aanpak hierbij het meest doeltreffend is. Waarschijnlijk speelt het kasklimaat een grote rol bij de kans op infectie. Als we hierover meer weten, is een gerichter stook- en ventilatiegedrag mogelijk.

Naast het vermijden van besmetting is er mogelijk energiewinst te behalen. Naast de klimaatinvloed zijn er ook belangrijke kennisvragen over gewasweerbaarheid, hygiëne etc. Voor het Parapluplan *Botrytis* is de huidige wetenschappelijke kennis hierover geïnventariseerd. De volgende deelvragen kwamen hierbij aan bod:

- Hoe ontwikkelt de infectie zich afhankelijk van het (micro)klimaat?
- Welke infectieroutes kent de schimmel in de keten van teelt t/m veiling?
- Wat is het effect van teeltmaatregelen (watergift, gewasonderhoud, plukken, etc.)?
- Welke kennis is nog nodig om een voorspellingsmodel voor *Botrytis*-aantasting in gerbera te ontwikkelen?
- Welke opties zijn er voor energiezuinig stookgedrag zonder risico op *Botrytis*-besmetting?

De inventarisatie is een opstap naar de volgende fasen in het parapluplan, waarin laboratorium- en bedrijfsonderzoek zal plaatsvinden.

In onze inventarisatie is nagegaan hoe en onder welke omgevingscondities een *Botrytis*-aantasting zich vestigt en verspreidt in de kas. *Botrytis cinerea* of grauwe schimmel groeit het beste op beschadigd of zwak weefsel, en kan in verhouding tot bijvoorbeeld meeldauw veel minder makkelijk op levend weefsel parasiteren. Dit betekent dat wonden aan de plant en organen met zachte weefsels, zoals rijpe bloemen en vruchten, sterk vatbaar zijn. Ook bij gerbera is de bloem het meest kwetsbaar. *Botrytis*-aanwezigheid in de kas wordt meestal pas geconstateerd na oogst en verkoop, als er smet op de bloemblaadjes is te zien in de vorm van grijze vlekjes. Deze vlekjes bestaan uit afgestorven, necrotisch bloemweefsel als gevolg van kiemende en uitgroeiende schimmelsporen, die het betreffende weefsel hebben gekoloniseerd. De sporenbron is hoogstwaarschijnlijk oud plantenweefsel in de kas, waarop zich schimmelmycelium heeft gevormd. Dit mycelium vormt sporendragers, die na aanraking of na plotselinge RV-verlaging hun sporen verspreiden. De sporen belanden niet ver van de plant op naburige planten, bloemen en bodem, tenzij verspreid door sterke luchtstroming of via transport van besmet plantmateriaal.

Op basis van veel eerder onderzoek naar *Botrytis cinerea*, vooral bij gewassen in de open teelt zoals aardbei, zijn relaties bekend tussen luchtvochtigheid, straling en temperatuur enerzijds, en infectie en groei van de schimmel anderzijds. Naast de condities van de kaslucht zijn voeding en watergeefregime van invloed op de vatbaarheid voor *Botrytis*. Het klimaat rond de spore is optimaal voor kieming wanneer er water beschikbaar is (vrij water, of een relatieve luchtvochtigheid hoger dan 95%). Daarnaast verloopt de kieming optimaal bij temperaturen tussen de 18 en 25° C, maar *Botrytis* kan als koudeminnende schimmel ook bij veel lagere temperaturen planten infecteren. Tenslotte stimuleren suikers (wondweefsel, rijpe vruchten, mogelijk ook via stuifmeel) de infectie.

Ondanks al deze kennis is beheersing van het *Botrytis*-probleem moeilijk, omdat het ontstaan van schade een combinatie van kansen is t.a.v. sporendruk, kiemomstandigheden en plantweerbaarheid. Er is nog betrekkelijk weinig kennis over het verloop van sporenaantallen in de kas, over het aantal infectiehaarden en over de weerstand van het gewas. Ondanks deze witte vlekken in kennis, is uit de literatuur een aantal aanbevelingen naar voren gekomen t.a.v. de vermindering van het risico op schimmelaantasting.

Deskundigen zijn het in elk geval eens over de onderstaande maatregelen:

- 1) In de teelt moet in eerste instantie worden vermeden dat schimmelsporen kunnen kiemen. Hoge luchtvochtigheden of vrij water dichtbij het plantoppervlak gedurende meerdere uren (max. 6-8 uur) moeten dus worden voorkomen. De droogteperioden tussen natte perioden mogen ook niet te kort zijn, omdat anders de kiemende spore niet door de droogte wordt afgedood.
- 2) Lokale verschillen in de kas voor wat betreft temperatuur en RV moeten worden voorkomen. Deze verschillen worden o.a. veroorzaakt door lokaal warmteverlies, waterreservoirs, stilstaande lucht. Verhoogde luchtcirculatie blijkt volgens enkele studies een goede remedie hiertegen te zijn. Een betere menging van de kaslucht

vermindert namelijk de kans op dode, te vochtige en te koude plekken en condensatie op het gewas, en reduceert aldus de kans op infectie door *Botrytis*. De lokaal optredende afkoeling en mogelijke condensatie wordt vermeden. Een verhoogde luchtcirculatie kan tevens de vochtige grenslaag rond bloem en blad openbreken, indien de vochtige lucht wordt afgevoerd (via bijv. luchten of een vochtkier in het scherm). Dit vermindert ook de kans op sporenkieming op het plantorgaan.

- 3) Het infectievermogen van de sporen wordt verminderd door zonnestraling en hoge temperaturen. Dit sluit aan bij de praktijkervaring dat infecties minder plaats vinden in de zomer, maar meer optreden in voor- en najaar. De lage stralingsniveaus leiden tot infecties in combinatie met gematigde temperaturen en een hoge RV in een niet zo actief kasklimaat. Over het algemeen wordt invloed van het kasklimaat op infectierisico groter geacht dan op gewasgevoeligheid. Toch blijft ook de gevoeligheid van de plant van groot belang:
- 4) De gevoeligheid van het gewas moet zo laag mogelijk worden gehouden. Deze gevoeligheid is o.a. cultivar-afhankelijk, maar wordt door de volgende zaken verhoogd:
  - Ontstaan van wonden, door bijv. bloem- en bladpluk.
  - Verhoogde worteldruk, die tot verhoogde water- en nutriëntenbeschikbaarheid voor *Botrytis* bij kwetsbare plantendelen (bloem, wond) leidt. Dit is wellicht in gerbera nog een wat onderbelicht fenomeen en weinig onderzocht. In de groenteteelt zijn verschillende mensen er van overtuigd dat worteldruk een erg belangrijke rol speelt.
  - Te weinig stikstofvoeding vermindert de groeikracht, teveel stikstof geeft zachte, welige gewassen.
  - In het algemeen een bemesting waarin de verhouding van de elementen erg verstoord is.
  - Een door andere ziekten reeds verzwakt gewas.
- 5) De ziekte(sporen)druk verminderen door een goede hygiëne:
  1. Vermijden van (teveel) oude, afstervende plantorganen.
  2. Aanwezige oude plantenresten zo droog mogelijk houden.
  3. Vermijden gewashandelingen bij besmette plantorganen geeft minder sporenverspreiding.
- 6) Voorkomen is beter dan genezen: het is namelijk moeilijk om uitgroei van een bestaande aantasting (laesie) via klimaatregeling of voeding tegen te gaan. Zo komen schimmelgroei en sporulatie (vrijzetting van sporen) gelijktijdig voor in de kas, maar reageren verschillend op het klimaat.

Bovenstaande aspecten zijn al in grote mate in algemene praktijkadviezen verwerkt (o.a. bij DLV Facet), maar een echte beheersing van het *Botrytis*-probleem vergt nog nader onderzoek.

Op basis van de huidige kennis kan een computermodel worden ontwikkeld dat de processen van kieming, groei en sporenvorming van *Botrytis* simuleert in afhankelijkheid van het lokale klimaat. Dit zal onderdeel worden van een model dat een geschikte klimaatregeling in de kas kan uitrekenen ter voorkoming van schimmelaantasting, en bij een beperkt gebruik van energie. Hiervoor wordt verder onderzoek gedaan in het Parapluplan *Botrytis* t.a.v. klimaatregeling, sporenverspreiding, plantweerbaarheid en mogelijke beheersmaatregelen in teelt en naoogst. Zowel bedrijfsvergelijkend als experimenteel onderzoek zal hiervoor worden uitgevoerd.

# 1. Achtergrond

*Botrytis* is een groot probleem in de gerberateelt. Duidelijk is dat het (kas)klimaat hier een belangrijke rol bij speelt. Met name hoge luchtvochtigheid rondom bloem en blad is een belangrijke klimaatfactor, maar ook temperatuur en in- en uitstraling spelen een rol. Met het doel om *Botrytis* tegen te gaan, past de teler de klimaatinstellingen aan, wat meestal tot toename van energieverbruik en mogelijk tot een niet optimale productie leidt. Het gasverbruik ter voorkoming van *Botrytis* zal vermoedelijk sterk omlaag kunnen wanneer rekening wordt gehouden met (on-)gevoelige perioden en rasverschillen en wanneer de oorzaken voor *Botrytis* bekend zijn

In dit verslag wordt een literatuurinventarisatie gerapporteerd t.a.v. de ontwikkeling van *Botrytis* bij gerbera in relatie tot klimaat en teeltomstandigheden. Meer kwantitatieve kennis over de relaties tussen het kasklimaat, het microklimaat en het optreden van schimmelinfecties kan leiden tot een gericht stook- en ventilatiegedrag om daarmee energiewinst te behalen zonder infectierisico. Voor gerbera is het duidelijk dat de bloem het meest kwetsbare orgaan is m.b.t. schimmelinfectie, en dat bloemaantasting tot veilingkeur en inkomstenderving voor het bedrijf zal leiden. Om dergelijke schimmelrisico's m.b.v. een geschikter kasklimaat te reduceren zonder een al te hoog stookregime, is hiervoor allereerst kennis nodig over de kans dat en de condities waaronder de infecties plaats vindt. Wat zijn de meest risicovolle (micro)klimaatomstandigheden? Het is na veel *Botrytis*-onderzoek inmiddels duidelijk dat de sporen pas kunnen kiemen, en dus infecteren, als terplekke de relatieve luchtvochtigheid (RV) hoog is. De vraag is, wanneer is het zo vochtig bij de bloem, in relatie tot welke RV in de gemiddelde kaslucht, en wat is de invloed van temperatuur, straling e.d.? Daarnaast is kennis nodig over de schimmeldynamiek in afhankelijkheid van afwisselend natte en droge perioden. Er is inmiddels de nodige kennis over de invloed van de bladnatperiode op het ontkiemen van schimmelsporen (zie o.a. Yunis *et al.*, 1994). Maar kennis over de lengte van de droogteperiode die het kiemproces of de verdere ontwikkeling van de schimmels kan stoppen ontbreekt.

Naast deze aspecten die met de 'receptor' kant van de schimmelziekte te maken hebben, is ook kennis gewenst t.a.v. de aanvoerkant. Een hoge sporendruk zal eerder leiden tot een aantasting. Het lijkt of zich hier een blinde vlek in de kennis van *Botrytis* bevindt: waardoor wordt de sporendruk in de kas bepaald, en wat is hierbij de invloed van bedrijfshygiëne, teeltmanagement en telersactiviteit?

Verder is er aandacht nodig voor de weerbaarheid van plantensoort en -ras voor *Botrytis*. Er zijn grote verschillen in gevoeligheid tussen rassen geconstateerd (van den Boogaard *et al.*, 2004). Bovendien kan de nutriëntenstatus en de groeihabitus van de plant mogelijk een rol spelen.

Alvorens mogelijke klimaatsturingen en teeltstrategieën te gaan beproeven op bedrijven, is een screening van de meest recente literatuur noodzakelijk. De verzamelde kennis kan vervolgens ondersteuning bieden in het opstellen van een doelmatig onderzoeksplan.

Het streven van de literatuurstudie is om de kennis zoveel mogelijk in oorzaak-gevolg relaties te duiden en deze zo kwantitatief mogelijk te beschrijven als voorbereiding op de ontwikkeling van een voorspellend simulatiemodel.

Hierbij worden onder andere de volgende aspecten beschreven:

- Ontstaan en verspreiding van *Botrytis cinerea*.
- Effect van omgevingsfactoren op het ontstaan van infecties.
- Preventie en controle door teeltmaatregelen en klimaatmaatregelen.
- Overzicht van huidige simulatiemodellen *Botrytis*.

De aanwezige wetenschappelijke en praktijkkennis zal worden geëvalueerd op bruikbaarheid in het modelgebaseerd voorspellen van *Botrytis*-aantasting op grond van omgevingsfactoren. Hiervoor wordt een conceptueel model beschreven. Er zullen suggesties worden gedaan voor aanvullend onderzoek om een dergelijk model beter kwantitatief te onderbouwen.

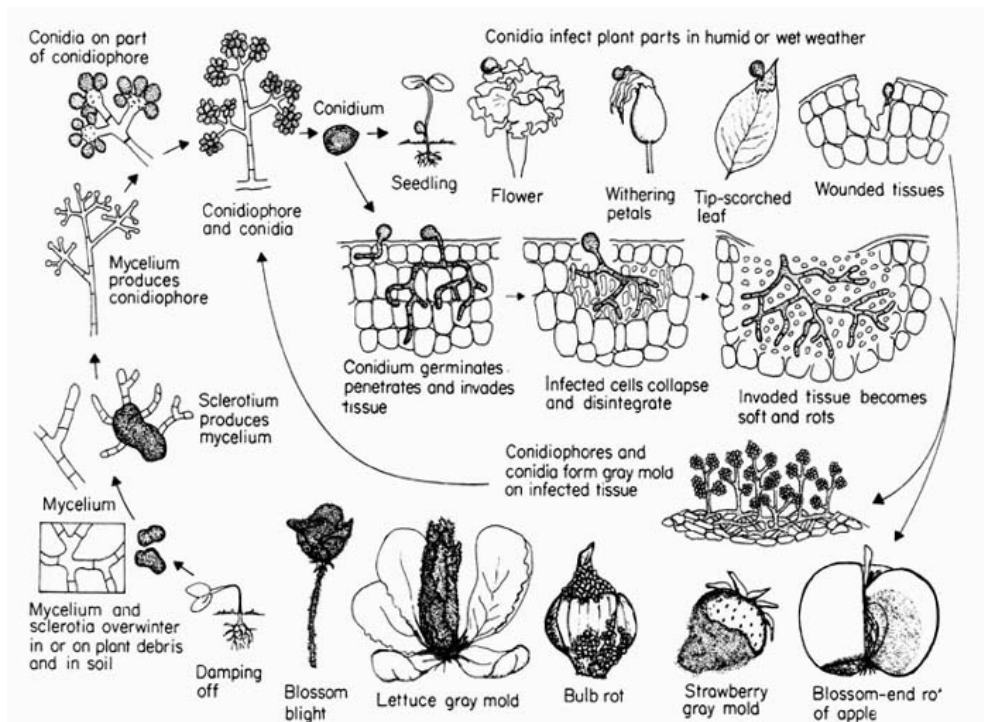


## 2. *Botrytis cinerea* : kenmerken

### 2.1 Gastheerreeks

*Botrytis cinerea* is een in gematigde klimaatzones zeer algemeen voorkomende schimmel. De schimmel koloniseert voornamelijk bovengronds afgestorven plantenweefsel. Hierbij is geen specificiteit voor bepaalde plantensoorten of plantendelen te constateren. Alleen houtweefsel is geen geschikt substraat voor *B. cinerea*. *B. cinerea* is een van de eerste kolonizatoren, consumeert gemakkelijk afbreekbare planteninhoudsstoffen en wordt in een typische successie van micro-organismen later teruggedrongen door secundaire kolonizatoren. Bij schimmels kunnen twee typen kolonizatoren worden beschouwd: r-strategen die snel koloniseren, zich snel vermeerderen en verspreiden om vervolgens nieuw substraat te kunnen koloniseren, en k-strategen die zich langzaam ontwikkelen maar een veel grotere competitiekracht bezitten dan r-strategen. Kenmerk van *B. cinerea* is de overlevingsstrategie als r-strateg: de competitiekracht op het substraat zelf is beperkt.

Naast zijn ecologische rol bij de afbraak van plantenresten, heeft *B. cinerea* een belangrijke rol als ziekteverwekker. De waardplantreeks met meer dan 200 waarden is zeer groot (Jarvis, 1980a). In het algemeen is er geen specialisatie van *B. cinerea* populaties wat betreft de levenswijze als saprofyt of pathogeen (i.e. levend van voedingsstoffen van de gastheer). Ook is er geen specialisatie van *B. cinerea* populaties als ziekteverwekker op specifieke gastheren. Dit is ook in recent onderzoek van Ma and Michailides (2005) bevestigd. Isolaten van *B. cinerea* afkomstig van druif, kiwi, erwt of pompoen waren genetisch zeer divers, maar er was geen waardplantspecifieke groepering van genetische eigenschappen mogelijk. Dit soort subpopulaties met meer of mindere specialisatie op de levenswijze als saprofyt of pathogeen zijn wel gevonden in druif door Giraud *et al.* (1999) maar de verschillen zijn gering en de betekenis voor epidemieën van de ziekte op druif nog niet duidelijk (Martinez *et al.*, 2003, 2005).



Figuur 1. Levencyclus van *Botrytis cinerea* als plantepathogeen.

Opmerking: In de figuur is niet weergegeven dat *B. cinerea* ook op afgestorven plantenweefsel, dat niet door *B. cinerea* zelf is afgedood, kan vestigen en sporuleren. Dit soort saprofytische vermeerdering kan in bepaalde gewassen een zeer belangrijke bron voor nieuwe infecties zijn.

## 2.2 Necrotrophe levenswijze

Ziekteverwekkers kunnen op de gastheer een biotrofe of necrotrofe levenswijze hebben. Biotrofe ziekteverwekkers trekken voedingsstoffen uit de levende gastheercel en profiteren van een gezonde en sterke gastheer. Alleen voor zeer specifieke combinaties is een parasitische interactie tussen levende cellen van waard en pathogeen mogelijk. De waardplantreeks van biotrofe pathogeen is vandaar meestal zeer beperkt. Een voorbeeld hiervoor zijn de echte meeldauw schimmels die alleen één plantensoort kunnen aantasten. Daarentegen trekken de necrotrofe ziekteverwekkers voedingsstoffen uit afgestorven cellen van de gastheer. Voordat nutriënten kunnen worden opgenomen wordt de gastheercel via de werking van toxines of enzymen aangetast en afgedood. Dit lukt beter naarmate het gastheerweefsel zwakker is. *B. cinerea* is een typisch necrotrofe pathogeen zonder specialisatie op bepaalde gastheren en is als pathogeen in sterke mate afhankelijk van een lage weerstand van het geïnfecteerde weefsel (Jarvis, 1980b). De weerstand van een plant is hierbij sterk afhankelijk van de groeiomstandigheden zoals aanbod van nutriënten, licht en temperatuur. Verder is de weerstand van plantenweefsel sterk afhankelijk van de leeftijd. Oude bladeren, oude bloemdelens en rijpe vruchten zijn veel vatbaarder dan jonge. Mogelijke ingangen zijn ook wonden en beschadigingen van plantenweefsel. Weerstand en stress van gewassen en specifieke plantendelen in de gewassen worden in grote mate beïnvloed door de teeltomstandigheden. Indirect hebben teeltomstandigheden dus ook een sterke invloed op de vatbaarheid van het gewas voor *B. cinerea* en de mate van de optredende schade.

## 2.3 Conclusies

Het risico op aantasting door *B. cinerea* in kasgewassen is afhankelijk van de hoeveelheid aanwezige sporen maar onafhankelijk van de bron van de op het gewas afkomende *B. cinerea*. Omdat er geen waardspecialisatie optreedt zijn alle zieke gewassen, maar ook zieke planten in de natuurlijke vegetatie inclusief onkruiden een even grote bedreiging. Verder gaat dezelfde bedreiging uit van *B. cinerea* die saprofytisch op restanten van natuurlijke vegetatie of gewassen groeit.

Omdat *B. cinerea* als necrotroof pathogeen sterk afhankelijk is van een verminderde weerstand van de gastheer hebben de teeltomstandigheden een grote invloed op het optreden van schade. Een verzwakking van het gewas, door abiotische of biotische stress, de aanwezigheid van oude plantendelen en het veroorzaken van wonden en beschadigingen zijn factoren die het optreden van *B. cinerea* in sterke mate zullen bevorderen.

## 3. *Botrytis cinerea* : verspreiding

### 3.1 Sporulatie

Voorwaarde voor verspreiding van een schimmel is overleven en vermeerderen van inoculum. Mycelium van *B. cinerea* kan overleven in gekoloniseerd weefsel van aangetaste waardplanten maar ook in saprofytisch gekoloniseerd weefsel van niet-waardplanten. Verder kan *B. cinerea* sclerotiën als speciale ruststructuren vormen, die maanden of jaren in de grond en in gewasresten kunnen overleven. Een directe infectie van waardplanten vanuit overlevend mycelium of sclerotiën kan alleen op zeer korte afstand van enkele millimeters. Voor verspreiding op korte en langere afstanden vormt het pathogeen ongeslachtelijke sporen, zogenaamde conidia. De hoeveelheid geproduceerde conidia is afhankelijk van de hoeveelheid gekoloniseerd substraat, de hoeveelheid en samenstelling van de nutriënten in het substraat, de activiteit van microbiële concurrenten in het substraat en de klimaatomstandigheden. Vaak wordt de sporulatie geïnduceerd door stressomstandigheden bij de sporendrager. Tijdens de kolonisatie van weefsel wordt eerst voornamelijk mycelium gevormd, later wordt de productie van conidia getriggerd. De conidia worden in grote hoeveelheden op sporendragers aan de buitenkant van het gekoloniseerd weefsel gevormd. Nieuwe conidia kunnen, afhankelijk van de omstandigheden, binnen enkele uren of dagen worden gevormd. De vorming van conidia op hetzelfde stukje gekoloniseerd weefsel kan dagen tot weken doorgaan.

### 3.2 Vrijzetting van sporen

Rijpe conidia komen onder bepaalde omstandigheden vrij in de omgevende lucht (spore release). Het loskomen van de rijpe conidia van de sporendragers is vooral gestuurd door de klimaatomstandigheden. Door regendruppels kunnen conidia worden losgeslagen. Dit leidt tot korte afstandsverspreiding (centimeters) van het pathogeen. Veel belangrijker is een spore release tijdens de snelle daling van de relatieve luchtvochtigheid rond de sporendrager (Fitt *et al.*, 1985). De meest gunstige omstandigheden voor het vrijzetten van sporen onder veldomstandigheden zijn aanwezig tijdens het opdrogen van het gewas in de late ochtenduren. Sporendragers laten conidia actief los vooral bij snelle veranderingen in de relatieve luchtvochtigheid in het traject tussen 85% en 65% (Jarvis, 1960). Sporenmetingen in het veld laten dan ook typische pieken aan sporenconcentraties van *B. cinerea* zien. Bijvoorbeeld droogt een gewas op zomerdagen na een mistige nacht tegen 11 uur op en tussen 11 en 12 uur zijn dan veel meer conidia te meten in de lucht boven het gewas dan op andere tijdstippen van de dag. Vergelijkbare resultaten zijn ook voor *B. fabae* gepubliceerd (Fitt *et al.*, 1985). Ook binnen een kas in een gerberagewas zijn overdag significant meer sporen in de lucht gevonden dan gedurende de nacht (Keressies, 1993a). Sporenmetingen in geraniumgewassen laten zien dat pieken van sporenconcentraties als gevolg van telersactiviteiten kunnen ontstaan. In de lucht boven pelargoniumgewassen werden meestal minder dan 50 conidia van *B. cinerea* per m<sup>3</sup> lucht aangetoond. Alleen tijdens telersactiviteiten in de gewassen en gedurende enkele uren daarna zijn pieken van sporenluchten geconstateerd. In deze situaties werden tussen 500 en 2000 conidia van *B. cinerea* per m<sup>3</sup> gevangen. Opvallend hierbij is dat de concentraties sporen in de lucht van meer dan 1000 conidia per m<sup>3</sup> lucht na het vrijzetten van conidia weer zeer snel afnemen en in het algemeen al na 2 uur weer op een niveau van lager dan 50 conidia per m<sup>3</sup> zaten (Hausbeck en Pennypaker, 1991). Deze observaties laten zien dat de meerderheid van *B. cinerea* conidia na een spore release niet gedurende lange perioden in de lucht zweven maar op oppervlakten terecht komen. Keressies (1993a) vond binnen de kaslucht een homogene verdeling van sporen en concludeert dat er een 'snel' transport en verspreiding van conidia binnen een kas plaatsvindt. Metingen van Keressies (1993a) zijn gebaseerd op sporenvangsten gedurende meetperioden van 8 of 16 uur met sporenvangers op verschillende hoogtes in het gewas. Daarentegen geven Hausbeck en Pennypaker (1991) meetgegevens per uur. De duur van de meetperiode heeft een sterke invloed op uitspraken over de homogeniteit van sporenluchten in tijd of ruimte. Hoe langer de meetperioden en hoe verder weg van een lokale bron hoe minder duidelijk tijdelijke of lokaal beperkte pieken worden waargenomen. Rijpe conidia op droge sporendragers komen hierbij vrij zonder verdere mechanische inwerkingen. Indien er mechanische krachten werkzaam zijn, bij voorbeeld wind of bewegingen van het gewas zal de spore release bevorderd worden. Dit kan in kassen een zeer belangrijke rol spelen indien spore release door plotselinge daling van luchtvochtigheid matig is maar de omstandigheden voor sporulatie gunstig zijn. Onder deze omstandigheden hopen zich

grote hoeveelheden van rijpe sporen op aan de sporendragers en mechanische krachten zorgen voor het plotseling loskomen van sporen zodat ook met het oog zichtbare sporenwolken ontstaan. Een bijzondere rol hierbij spelen de activiteiten van telers in het gewas zoals het oogsten, blad plukken, verplaatsen van planten, watergeven of gewas-besputtingen (Hausbeck en Pennypacker, 1991). Het is bijvoorbeeld in *Pelargonium* gemeten dat er tijdens gewas-besputtingen tegen *Botrytis* bijzonder veel *B. cinerea* sporen in de kaslucht aan te tonen zijn en de ziekte als ongewenst gevolg van de bestrijdingsmaatregel zich kan verspreiden (Hausbeck en Pennypacker, 1991).

### 3.3 Verspreiding van sporen

Transport van de conidia gebeurt passief. De concentratie van conidia per m<sup>3</sup> lucht neemt snel af met toenemende afstand van de sporenbron omdat het luchtvolume met r<sup>3</sup> toeneemt en zo en verdunningseffect optreedt. Zo kunnen binnen een aangetast gewas duidelijk hogere concentraties van sporen in de lucht worden gemeten dan buiten het gewas (Köhl *et al.*, 1995; Boff *et al.*, 2003). Tijdens het transport zijn conidia blootgesteld aan voor schimmels ongunstige omstandigheden. Vooral de UV-straling van de zon heeft invloed op de vitaliteit van schimmelsporen (Rotem *et al.*, 1985). *B. cinerea* is relatief gevoelig voor zonlicht en UV-straling vergeleken met andere schimmels die bovengrondse plantendelen kunnen aantasten (Rotem en Aust, 1991). Met toenemende transporttijd zal de vitaliteit van de conidia dan ook dalen. Conidia komen na passief transport op een oppervlakte terecht en hechten op het oppervlak. Bij het landen van conidia speelt sedimentatie als gevolg van de zwaartekracht waarschijnlijk een belangrijke rol. Zo zijn op horizontaal geplaatste sporenvangers in kassen significant meer sporen gevangen dan op verticaal geplaatste sporenvangers (Kerssies *et al.*, 1998). Er zijn ons geen metingen in kassen bekend hoelang individuele conidia van *B. cinerea* in de lucht worden getransporteerd en over wat voor afstanden. In veldgewassen is gevonden dat 95% van de conidia binnen een straal van 1 m op oppervlakten terechtkomen (Seyb, 2003, in Holz: 2004). In een kas vindt minder luchtcirculatie plaats dan buiten. In de kas is er een tendens om ventilatoren op te hangen waarmee een horizontale luchtstroming veroorzaakt wordt. Dit is nog steeds minder dan de gemiddelde luchtstroming in de buitenlucht. Misschien verloopt daarom de verspreiding van *B. cinerea* via conidiavluchten nog lokaler dan buiten in vollegrondsgewassen.

Metingen van sporenvluichten in de lucht laten voor *B. cinerea* duidelijk een dagelijks patroon zien (Jarvis, 1980b). Hoge concentraties treden op na de karakteristieke omstandigheden voor spore release en nemen vervolgens weer af. In de nacht zijn sporenconcentraties laag. Hieruit kan geconcludeerd worden dat de meerderheid van de conidia alleen korte perioden in de lucht zitten en zich binnen enkele uren aan oppervlakten hechten. Een ander fractie van sporen zal in de buitenlucht in hogere luchtlagen terecht komen en bij de verspreiding van ziektes geen rol meer spelen. Mogelijk heeft Kerssies met name deze sporenfractie gemeten waarvan de horizontale variatie waarschijnlijk veel geringer is dan die van sporen geproduceerd binnen de kas (zie §3.4). De actieve aanzuiging kan mogelijkerwijs veel lucht van boven zijn geweest, want de bemonstering kan niet te dicht bij sporulerend oppervlak plaats vinden om schade door sterke turbulentie aan het gewas te vermijden.

Pilot experimenten lieten zien dat sporenvluichten van *B. cinerea* ook in gesloten systemen van korte duur kunnen zijn (Stevens, Goossen en Köhl, niet gepubliceerd). In een ruimte die sporenvrij was werden droge sporen van *B. cinerea* geblazen. Direct na het vrijzetten van de sporen waren deze met behulp van sporenvangers aantoonbaar. Maar al naar ca 15 minuten werden geen sporen meer gevangen. Deze resultaten geven aan dat de sporen waarschijnlijk op oppervlakten gingen hechten en hierdoor de lucht relatief snel weer schoon werd.

### 3.4 Sporenachtergrond in de buitenlucht

Conidia binnen kassen kunnen afkomstig zijn van het gewas zelf of inwaaien van buiten de kas. Wat betreft de vluchten van conidia van *B. cinerea* van aangetaste gewassen buiten de kas kan het volgende beeld afgeleid worden. Conidia worden gevormd op aangetaste gewassen en voor een belangrijk deel ook op de natuurlijke vegetatie en restanten van de vegetatie. De hoeveelheid sporen is afhankelijk van de hoeveelheid substraat, de mate van kolonisatie door *Botrytis* en de klimaatomstandigheden. Dagelijks komen er nieuwe conidia in de lucht en de meerderheid van de conidia zal alleen enkele uren in de lagere luchtlagen verblijven. De hoeveelheden conidia in de buitenlucht schommelen dus tijdens de dag waarbij een piek op de late ochtend te verwachten is. Verder treden grote verschillen op tussen de dagen. Deze schommeling is sterk afhankelijk van de klimaatomstandigheden. Tijdens vochtige



perioden zoals regenachtige dagen of nachten met lange dauwperioden worden veel nieuwe conidia gevormd die vervolgens vrij kunnen komen. Gedurende het jaar is ook een vast patroon te constateren. In de winter is relatief weinig vegetatie aanwezig die als gastheer van het pathogeen kan dienen en de temperaturen zijn laag. Gedurende het voorjaar begint de *B. cinerea* populatie met de opbouw en de vermeerdering gaat in vele cycli gedurende de zomer door. Toename van vegetatie, toename van de gevoeligheid van de vegetatie en de polycyclische vermeerdering van het pathogeen hebben als gevolg dat in de late zomer de hoogste concentratie van sporen in de lucht gemeten worden. In het late najaar zal de concentratie weer sterk dalen. Metingen van *B. cinerea* gehalten in de lucht (buiten bereik van zieke gewassen) zijn onder ander gepubliceerd door Gregory en Hirst (1957). Gemiddeld hebben zij in de buitenlucht op 2 m hoogte 53 conidia per m<sup>3</sup> lucht van *B. cinerea* gevonden gedurende de meetperiode tussen 1 juni tot 25 oktober. Dit was 0,4% van de totale hoeveelheid schimmelsporen die in de lucht aanwezig was. In de zomermaanden werden gemiddeld over meetperioden van 6 dagen vaak meer dan 100 sporen per m<sup>3</sup> lucht gevangen. De hoogste meetwaarde was 288 sporen per m<sup>3</sup> lucht. In de maanden september en oktober waren de metingen veel lager met circa 25 sporen per m<sup>3</sup> lucht. Detailmetingen van sporenluchten per uur geven een beter inzicht in de processen dan de door Gregory en Hirst (1957) of Kerssies (1993a) gepubliceerde gemiddelde sporenvangsten gedurende meetperioden van enkele dagen. Jarvis (1962) heeft bijvoorbeeld op 8 augustus 1958 in een frambozengewas in de periode van 0:00 tot 9:00 bijna geen sporen gevangen, maar tussen 13:00 en 14:00 een piek gevonden met meer dan 12.000 sporen per m<sup>3</sup> lucht. Tegen 16:00 waren er weer minder dan 1000 sporen per m<sup>3</sup> lucht aan te tonen. Dit voorbeeld geeft aan hoe variabel sporenluchten in een gewas kunnen zijn. Hierbij is niet alleen belangrijk dat sporenvrijzetting in sterke mate van lokale omstandigheden afhangen, maar ook dat vrijgezette sporen niet gedurende lange perioden in het gewas aanwezig blijven. Volgens Hausbeck en Pennypaker (1991) kunnen sporencentraties van *B. cinerea* in de kaslucht sterk schommelen, waarbij een relatief constante achtergrondconcentratie afgewisselt met duidelijke pieken. Dit patroon wijkt af van het patroon in de buitenlucht. Pieken binnen kassen waren in het onderzoek van Hausbeck en Pennypaker (1991) te verklaren met activiteiten van telers in de kasgewassen. Deze observaties laten zien dat de conidia voornamelijk binnen de kassen geproduceerd worden en vluchten van conidia van buiten de kas een minder belangrijke rol spelen. Sporenluchten binnen gerberakassen laten geen seizoenseffect zien (Kerssies, 1993a). Ook hieruit kan geconcludeerd worden dat er geen sterke samenhang bestaat tussen de grootte van sporenluchten van *B. cinerea* buiten de kassen en binnen de kassen. In tegenstelling tot het ontbreken van een kwantitatieve relatie, is echter kwalitatief een duidelijke relatie tussen buiten- en binnenpopulatie van *B. cinerea* gevonden: tussen individuele isolaten van *B. cinerea* is een grote genetische variatie gevonden (Kerssies *et al.*, 1997) die identiek is voor zowel isolaten die van buiten of van binnen een kas afkomstig zijn. Het is daarom waarschijnlijk dat er geen gespecialiseerde kaspopulaties van *B. cinerea* ontstaan maar constant een tenminste beperkte uitwisseling tussen populaties binnen en buiten de kassen plaats vindt waardoor de grote genetische variatie in stand gehouden wordt. Epidemiologisch gezien speelt deze uitwisseling alleen een rol op momenten van zeer grote pieken van sporenluchten in de buitenlucht of in situaties waar binnen de kas via sanitaire maatregelen gestreefd wordt naar een zeer absolute onderdrukking van de vermeerdering van *B. cinerea*.

### 3.5 Conclusies

De buitenlucht kan in meer of mindere mate kassen binnenkomen. Hierbij dringen ook conidia van *B. cinerea* de kas binnen en vormen een risico voor de gewassen in de kas. Hoe hoog dit risico is, is naast de omstandigheden binnen de kas en de gevoeligheid van het gewas afhankelijk van de hoeveelheid conidia. Omdat de hoeveelheden sterk kunnen schommelen binnen een dag, tussen dagen en vooral ook tijdens het jaar, zal het risico wat uitgaat van het binnenkomen van buitenlucht ook sterk schommelen. Het risico hangt niet alleen van de hoeveelheid van de conidia af maar ook van de vitaliteit van de conidia. De kwaliteit van conidia (vigour) en de levensvatbaarheid neemt af met toenemende leeftijd van de conidia. Sleutelfactoren hierbij zijn de duur hoelang conidia op een sporendrager zitten voordat de sporen vrijkomen, de duur van het transport door de lucht en de intensiteit van de UV straling tijdens deze periode. Kwantitatieve data over de kwaliteit en vitaliteit van sporen in afhankelijkheid van deze factoren zijn niet beschikbaar. De kwaliteit van conidia is in principe meetbaar (Wolf *et al.*, 2003) maar systematische metingen zijn niet uitgevoerd.

We kunnen stellen dat voor het ontstaan van ziekte binnen een kas voornamelijk de binnen de kas geproduceerde sporen een rol spelen omdat:

1. *B. cinerea* sporenluchten in de buitenlucht een sterk seizoenspatroon laten zien,
2. sporenluchten binnen de kassen geen seizoensafhankelijkheid laten zien,
3. duidelijke pieken in sporenluchten binnen kassen ontstaan door telereactiviteiten,
4. een overmaat aan sporen alleen een korte periode in de lucht kan verblijven en relatief snel op oppervlakten deponeren, en
5. sporen die langere tijd in de lucht zweven minder levensvatbaar zullen zijn.

Metingen van (Kerssies, 1993a) geven aan dat de verdeling van conidia van *B. cinerea* binnen de kaslucht homogeen is. Tegenstrijdig met deze constatering is de waarneming dat conidia vooral vrijkomen door (lokale) telereactiviteiten, dat pieken van sporenluchten alleen enkele uren aantoonbaar zijn (Hausbeck en Pennypaker, 1991) en dat de meeste sporen alleen over korte afstanden zweven (Seyb, 2003). Hieruit ontstaat eerder het beeld dat vluchten van grotere hoeveelheden conidia lokaal en tijdelijk beperkt plaats vinden. Dit kan betekenen dat besmetting van het gewas ook lokaal en in de tijd zeer verschillend kan zijn en lokale gebeurtenissen in het gewas (sporulatie, sporen-vrijzetting, sporenluchten over korte afstanden) het ziekteverloop in sterke mate sturen.

## 4. *Botrytis cinerea* : effect van omgevingsfactoren

### 4.1 Vitaliteit van sporen

Conidia van *B. cinerea* kunnen alleen schade veroorzaken indien deze kiemkrachtig en ook infectieus zijn.

Sporentellingen in lucht en op plantenweefsel baseren zich meestal op de hoeveelheid microscopisch waarneembare sporen zonder onderscheid te maken tussen infectieuze en niet-infectieuze sporen. Epidemiologisch gezien is de bepaling van het aantal infectieuze sporen essentieel, maar in de praktijk lastig uit te voeren.

Enkele conidia van *B. cinerea* kunnen op de oppervlakte van gerberabloemen onder droge omstandigheden ten minste gedurende het gehele bloemleven vitaal blijven (Salinas *et al.*, 1989). In het laboratorium bij kamertemperatuur is het overleven van conidia gedurende meer dan 14 maanden aangetoond. Conidia waren na deze periode ook nog infectieus op gerbera bloembladeren. Echter het percentage van conidia die langere perioden konden overleven was laag. Al na twee tot drie weken is de meerderheid van de conidia niet meer kiemkrachtig (Salinas *et al.*, 1989). Kerssies (1994) onderzocht het effect van de temperatuur tijdens de droge bewaring van geïnoculeerde gerberabloemen op de infectiviteit van *B. cinerea* conidia. De kiemkracht en infectiviteit van conidia op gerberabloemen nam af in loop van de bewaartijd van 7 dagen. Dit effect was sterker bij hoge bewaartemperaturen.

In hetzelfde onderzoek is gevonden dat de infectiviteit van *B. cinerea* conidia in een gerberakas lager is in het voorjaar en de zomer dan in andere tijden van het jaar. Kerssies (1994) verklaart dit effect door de hoge temperaturen in de kas die een negatief effect hebben op de kwaliteit van de conidia. Dit heeft tot gevolg dat zelfs bij een vergelijkbare hoeveelheid kiemkrachtige sporen die gedurende het jaar aanwezig zijn in de kaslucht in de maanden met hoge zonne-instraling en kastemperaturen minder infecties op de gerberabloemen optreden.

Ook Moyano en Melgarejo (2002) bevestigen dat conidia van *B. cinerea* gevoelig zijn voor hoge temperaturen, vooral ook in combinatie met lage relatieve luchtvochtigheden. In kasgrond kunnen conidia bij 22° C enkele weken overleven. Daarentegen waren bij 40° C conidia al bij de eerste meting van hun experiment na 7 dagen niet meer kiemkrachtig. Alderman en Lacy (1983) onderzochten het overleven van conidia van de nauw verwante schimmel *Botrytis squamosa* op bladeren van ui. Zij inoculeerden uienplanten met droge conidia, incubeerden de planten onder gecontroleerde omstandigheden bij een relatieve luchtvochtigheid van 60% gedurende een aantal dagen en vervolgens onder vochtige omstandigheden. Indien planten gedurende 3 dagen onder de droge omstandigheden werden geïncubeerd was het aantal bladvlekken na de vochtperiode 50% minder dan bij een directe incubatie onder vochtige omstandigheden. Droge incubatie gedurende 6 dagen had een reductie van het aantal bladvlekken met 75% tot gevolg.

Het overleven van conidia van *B. cinerea* onder veldomstandigheden is onderzocht in Nieuw Zeeland op kiwivruchten in een boomgaard (Walter *et al.*, 1999). De kiemkracht van kunstmatig op jonge vruchten opgebrachte conidia is gedurende 16 weken gevolgd in meerdere veldproeven. De kiemkracht daalde tijdens deze lange expositie aan veldomstandigheden van 80% na circa 40%. Een mogelijke verklaring van dit lange overleven van conidia is de aanwezigheid van haren op de oppervlakte van de vruchten waardoor de conidia beschermd zijn tegen de directe instraling van zonlicht. Verder blijkt de kieming van sporen op de oppervlakte van jonge kiwivruchten geremd te zijn door phenolische verbindingen. Opvallend in deze studie is dat de aantallen van conidia per vrucht na de kunstmatige besmetting constant afnam en na 16 weken minder dan 10 - 1% teruggevonden werden. In ander onderzoek in Nieuw Zeeland is gevonden dat de kiemkracht van conidia van *B. cinerea* als gevolg van zonnestraling al binnen 8 uur sterk daalde (Seyb, 2003, in: Holz *et al.*, 2004). Dit is in onderzoek van Rotem en Aust (1991) bevestigd.

### 4.2 Sporenkieming

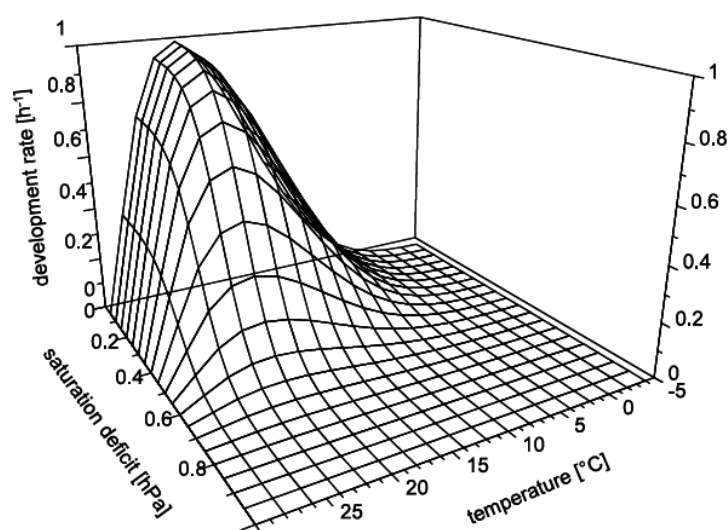
Sporenkieming kan vergeleken worden met de kieming van zaad. Voorwaarde is de opname van water. Het metabolisme wordt actief na een rustsituatie. Energie wordt gebruikt om nieuwe structuren te vormen zoals de kiembuis. Pas nadat de kiembuis is uitgegroeid zal de schimmel nutriënten kunnen opnemen uit de omgeving en minder afhankelijk zijn van de endogene nutriënten. Een kiemingsproces verloopt gedurende enkele uren. Onder gunstige

omstandigheden begint *B. cinerea* al binnen 1-3 uur met het kiemingsproces en kan binnen 6 uur infectiestructuren (appressoria) vormen.

Kieming, groei en infectie door *B. cinerea* kan plaats vinden in een breed temperatuurtraject. *B. cinerea* is koude-minnend en is al bij 2° C actief. Zelf bij nog lagere temperaturen kan de schimmel bij de langdurige bewaring van vruchten of plantenmateriaal aantastingen veroorzaken. Het optimum voor *B. cinerea* is tussen 20 en 25° C, de maximumtemperatuur bij 30° C (Jarvis, 1992; Kerssies, 1994). De temperatuur zal in een kas daarom geen beperkende factor zijn voor het optreden van *B. cinerea*. Voor kieming en groei is de beschikbaarheid van water een voorwaarde. Kieming van *Botrytis* spp. vindt in een agar-gel plaats bij een water potentiaal van -1 tot -5 MPa (Köhl *et al.*, 1992). Bij circa -2 MPa verloop de kieming optimaal maar is vanaf -3 MPa al sterk geremd. Ook voor myceliumgroei is een water potentiaal van -2 MPa optimaal, maar bij -4 MPa wordt de groei al voor 50% geremd. Een trage ontwikkeling van mycelium is nog bij -7 MPa mogelijk (Alderman en Lacy, 1984a; Köhl *et al.*, 1992). Waterpotentialen van -1; -3; -5 en -7 MPa komen hierbij bij kamertemperatuur overeen met relatieve luchtvochtigheden van ongeveer 99,3; 97,9; 96,4 en 95,0%. Temperatuur en vochtgehalte samen kunnen de groei van de schimmel verklaren, en zijn o.a. door Tantau en Lange (2003) in een gewasbeschermingsmodule verwerkt (Figuur 2).

De waterbeschikbaarheid in de directe omgeving van de schimmels is afhankelijk van het dampdrukdeficiet (VPD of vapour pressure deficit), en deze wederom van temperatuur en relatieve luchtvochtigheid. Door de wisselwerking van omgevingstemperatuur, gewastemperatuur en luchtvochtigheid kan ook vrij water in vorm van dauw neerslaan op het plantenoppervlak. De oppervlakte van levend plantenweefsel wordt gekoeld door de transpiratie van de plant (Burrage, 1976). Door transpiratie is ook de relatieve luchtvochtigheid in de directe omgeving van het weefsel in de boundary layer hoger. Door deze combinatie van koeling en verhoging van de relatieve luchtvochtigheid is de VPD lager in de boundary layer dan in de omgeving van het plantenweefsel. Of het VPD laag genoeg is in de boundary layer om kieming van *B. cinerea* mogelijk te maken zal dan verder afhankelijk zijn van de gradiënt van vochtigheid tussen boundary layer en de omgevende lucht en mogelijke luchtcirculatie die voor een disruptie van de luchtlaag in de boundary layer zorgt.

Succes van de infectie is hoger indien de schimmel tijdens de kieming al exogene voedingsstoffen kan opnemen. Voedingsstoffen op het plantoppervlak via pollen, honingdauw of plantenexudaten stimuleren dus de infectie. Groeiomstandigheden van gewassen die tot een sterkere exudatie van voedingsstoffen zoals suikers leiden, kunnen daardoor de infectie door *B. cinerea* bevorderen. Succes van infectie is ook afhankelijk van de concentratie van conidia op het plantenoppervlakte. In het algemeen wordt ook de symptoomontwikkeling, i.e. de myceliumbiomassa, op de plant sterker naar mate de concentratie van conidia en de aanwezigheid van voedingsstoffen hoger is (Holz *et al.*, 2004).



Figuur 2. Ontwikkelingsnelheid van *B. cinerea* in afhankelijkheid van temperatuur en VPD (Tantau en Lange, 2003).

Wordt met droge conidia geïnoculeerd infecteren deze met een korte kiembuis. Indien conidia in suspensies van water worden opgebracht infecteren deze met lange kiembuizen (Holz *et al.*, 2004). Ook het infectieproces en de symptoomontwikkeling verlopen verschillend. Zo constateren Salinas *et al.* (1989) dat de karakteristieke beperkte vlekjes op bloembladeren van gerbera ontstaan naar inoculatie van droge conidia, maar dat na inoculatie met waterige sporensuspensies uitgroeiende laesies ontstaan die niet typisch zijn voor de schade onder praktijkomstandigheden. Voor experimenten met kasgewassen heeft droge inoculatie de voorkeur boven natte inoculatie omdat dit overeenkomt met de luchtverspreiding van droge conidia in kassen. Alleen in buitengewassen speelt daarnaast de verspreiding van conidia in waterdruppels, tijdens regen, een belangrijkere rol.

### 4.3 Gekiemde sporen

Gekiemde sporen zijn zeer gevoelig voor stress. Zo kunnen gekiemde sporen dood gaan indien de vochtperiode tijdens het kiemproces wordt onderbroken door een droogteperiode. De mate van gevoeligheid is zeer verschillend tussen schimmels (Diem, 1971; Köhl *et al.*, 2001). Over de gevoeligheid van *B. cinerea* zijn geen data gepubliceerd. Het is niet bekend of kiemende conidia van *B. cinerea* na een droogteperiode afsterven of hergroei mogelijk is. Kennis hierover is voor het schatten van risico's van korte vochtperiodes op de ziekteontwikkeling cruciaal. Voor de nauw verwante schimmel *B. squamosa* zijn gedetailleerde proeven uitgevoerd om het effect van onderbrekingen van de vochtperiode tijdens het kiemingsproces van conidia te bepalen (Alderman *et al.*, 1985). Conidia van de schimmel werden op uienplanten geïncubeerd onder diverse omstandigheden en vervolgens het optreden van blad-vlekken beoordeeld. Kiemende sporen waren bij 20° C na 6 uur het meest gevoelig voor uitdrogen vergeleken met kortere of ook langere incubatieperiodes onder vochtige omstandigheden voordat de vochtperiode werd onderbroken. Alderman *et al.* (1985) concluderen dat kiembuizen net voordat het blad geïnfecteerd kan worden het meest gevoelig zijn. Reeds korte onderbrekingen van de vochtperiode van slechts 20 minuten hadden in dit gevoelige ontwikkelingsstadium tot gevolg dat de infectiekans daalde. Er was een trend dat kiemende conidia gevoeliger waren voor een onderbreking van de vochtperiode gedurende 20 minuten bij een lage relatieve luchtvochtigheid (30%) dan bij een hoge luchtvochtigheid (90%).

### 4.4 Infectie

Vooraf in de gewassen aardbei, druif en ui is uitgebreid epidemiologisch onderzoek verricht naar de effecten van omgevingsfactoren op het infectieproces door *B. cinerea*. Diverse modellen zijn ontwikkeld om voorspellingen van infecties te kunnen doen. Voor de infectie van bloembladeren van aardbei in de vollegrondsteelt ontwikkelden Xu *et al.* (2000) modellen die infecties zeer goed kunnen voorspellen. Belangrijke parameter in de modellen zijn dagelijkse VPD en temperatuur en de hoeveelheid aanwezige sporen.

Druivenbessen worden geïnfecteerd na vochtperiodes langer dan 4 uur (Bromme *et al.*, 1995) in het gehele temperatuurtraject tussen 12 en 30° C. Langere vochtperiodes bevorderen de infectie. Temperatuuroptimum voor infectie is 20° C. Broome *et al.* (1995) ontwikkelden modellen voor het voorspellen van infecties van druivenbessen en gebruiken hierbij de parameter duur van de vochtperiodes, temperatuur en de interactie tussen deze twee parameters. Voor de infectie van druivenbloemen ontwikkelden Nair en Allen (1993) vergelijkbare modellen. Ook zij benadrukken hoe belangrijk temperatuur, duur van vochtperiodes en hun interacties zijn. In hun onderzoek is gevonden dat voor infecties van druivenbloemen vochtperiodes van 1,3 uur al voldoende kunnen zijn.

Voor een vertaling van de modellen van Nair en Allen (1993), Bromme *et al.* (1995) en Xu *et al.* (2000) naar de kas-situatie zal de parameter temperatuur relatief minder bijdragen aan verklaring van verschillen in schimmelontwikkeling, aangezien in de kas de range van temperaturen veel kleiner is. Een groot verschil is wel, dat in de kas voor *B. cinerea* vrijwel altijd gunstige temperaturen optreden. Voor de modellen voor de vollegrondssituatie is met een breder temperatuurtraject rekening gehouden: van 2 tot 25° C (aardbei) en 5 tot 30° C (druif). Van belang is het verschil tussen orgaan-temperatuur en omgevingstemperatuur, wat kan resulteren in natslag bij bepaalde luchtvochtigheid.

#### 4.4.1 Infectie van wonden

*B. cinerea* is in staat waardplanten direct te infecteren en is niet afhankelijk van wonden. Hierbij zijn diverse enzymen en toxines betrokken. Succes van infectie hangt af van de infectieusiteit (kwaliteit) van de conidia, de hoeveelheid conidia, aanwezigheid van stimulerende nutriënten op het plantenoppervlak, wateractiviteit in de boundary layer, temperatuur en de weerstand van de plant. Wonden zijn vaak geen voorwaarde voor infecties maar worden gemakkelijker geïnfecteerd door *B. cinerea*. In wonden is vocht aanwezig wat schimmelgroei bevordert. Verder stimuleren in wonden voedingsstoffen de groei van *B. cinerea* en de lokale weerstand van de plant is lager. In kasgewassen worden wonden die mogelijk de *Botrytis*-aantasting bevordert veroorzaakt door oogsten van vruchten of bloemen, maar ook door het dieven van de zij scheuten. Verder ontstaan wonden door beschadigingen door insecten.

#### 4.4.2 Symptomen na infectie

Na infectie ontstaan symptomen van schade. Indien *B. cinerea* agressief het waardplantweefsel kan koloniseren ontstaan snel uitspreidende laesies. Waardcellen sterven als gevolg van de aantasting af en *B. cinerea* koloniseert het necrotisch weefsel. In minder gevoelige gewassen of voor *B. cinerea* minder gunstige omstandigheden blijft het gebied van aantasting zeer beperkt en ontstaan alleen kleine vlekjes die gevormd worden van enkele plantencellen die als gevolg van de infectie afgestorven zijn. Dit soort kleine lokale reacties van de plant zijn vaak gevolg van hypersensitieve resistentie-reacties. *B. cinerea* blijft zeer beperkt op enkele cellen in het waardplantweefsel aanwezig of kan zich zelfs niet lang handhaven in de aangetaste cellen en is later niet meer terug te isoleren uit de lokale laesies. Voorbeelden zijn de spetters in het voorjaar op tulp of lelie, of ook de zeer lokale vlekken op gerbera. De sierwaarde neemt uiteraard af indien kleine vlekjes aanwezig zijn maar de plant zelf leidt minder schade dan door uitgroeiende laesies. Op dit soort beperkte vlekjes vindt ook geen verder ontwikkeling van *B. cinerea* plaats en de schimmel zal ook niet sporuleren. Voor de verdere ontwikkeling van de ziekte in het gewas spelen de kleine vlekjes dus geen rol.

### 4.5 Sporulatie

Voorwaarde voor sporulatie van *B. cinerea* is beschikbaarheid van water in het substraat. Alderman en Lacy (1984b) onderzochten het effect van waterbeschikbaarheid op sporulatie voor de nauw verwante schimmel *Botrytis squamosa*. Bij een wateractiviteit van -1 MPa (in een agar-gel) is de sporenproductie optimaal en neemt af met afnemende wateractiviteit. Al bij -3 MPa is de sporulatie 75% minder dan in het optimum. Beneden een wateractiviteit van -8 MPa vindt geen sporulatie meer plaats. De productie van sporen is een proces van enkele uren. Hoe snel het sporulatieproces verloopt hangt af van de omgevingstemperatuur. Indien water alleen beschikbaar is voor kortere perioden kunnen geen sporen geproduceerd worden. Zo zijn voor sporulatie op bloemweefsel van geranium bij een optimale temperatuur van 25° C ten minste 4 uur nodig (Sirjusingh en Sutton, 1996). Met langere vochtperioden neemt de hoeveelheid geproduceerde sporen sterk toe. Bij temperaturen van 10° C of lager sporuleert de schimmel ook bij optimale constante waterbeschikbaarheid niet binnen 24 uur.

Xu *et al.* (2000) ontwikkelden modellen voor het voorspellen van aantasting van bloembladeren van aardbei in vollegrondsteelt. Eén van hun modellen voorspelt de hoeveelheid conidia in de lucht boven het gewas. De parameters die een grote invloed hebben zijn de vochtperioden gedurende de 3 tot 11 dagen voor de dag van voorspelling. Er werden meer conidia voorspeld als er lange vochtperioden optraden. Daarentegen was de sporenlucht hoger indien op de dag zelf de vochtperioden kort waren of hoge temperaturen optraden. Deze resultaten laten goed zien dat sporenluchten afhankelijk zijn van gunstige condities voor sporulatie (lange vochtperioden) en sporenvrijzetting (dalende luchtvochtigheid).

De invloed van het herhaaldelijk onderbreken van vochtperioden op het verloop van het sporulatieproces is onderzocht door Sosa-Alvarez *et al.* (1995). Zij vinden dat de sporulatie van *B. cinerea* op aardbeibladeren minder is indien de vochtperioden worden onderbroken. Maar het sporulatieproces zal continueren in een vochtperiode die op een droge periode volgt. De ontwikkeling van sporen wordt dus door een onderbreking van de vochtperiode niet afgebroken, maar alleen tijdelijk stopgezet. In een vochtregime met afwisselende vochtige en droge omstandigheden zal

de sporulatie afhankelijk zijn van het totale aantal uren met vochtige omstandigheden en de duur van de individuele vochtperiodes en droogteperiodes. De resultaten van Sosa-Alvarez *et al.* (1995) maken duidelijk hoe complex een sporulatieproces onder wisselende klimaatsomstandigheden is en dat een exacte voorspelling moeilijk is.

De vermeerdering door sporulatie is, net als sporenkieming en infectie op het gewasoppervlak, afhankelijk van de omgevingsfactoren temperatuur en luchtvochtigheid of VPD. Een belangrijk verschil hierbij is dat infectie plaats vindt op levend plantweefsel, maar sporulatie op dood plantweefsel. Hierbij zit het mycelium van de schimmel in het dode weefsel om zich hiermee te voeden. De dynamiek van de omgevingsfactoren op gezond plantenoppervlakte, op dood plantenweefsel en in dood plantenweefsel is verschillend (Pfender, 1996). Het oppervlak van levend plantenweefsel wordt gekoeld door de transpiratie van de plant (Burrage, 1976). Door transpiratie is ook de relatieve luchtvochtigheid in de directe omgeving van het weefsel in de boundary layer hoger. Door deze combinatie van koeling en verhoging van RV is de VPD lager in de boundary layer dan in de omgeving van het plantenweefsel. Droog dood plantenweefsel vertoont extremere verschillen in temperatuur en luchtvochtigheid als oppervlakten van levend plantenweefsel omdat de regulatie via transpiratie ontbreekt. Vochtig dood plantenweefsel echter kan, vergelijkbaar met een spons, een veel grotere hoeveelheid water vasthouden dat langzaam gaat verdampen. Vochtperiodes kunnen daarom in dood weefsel veel langer duren dan op levend plantenweefsel (Pfender, 1996; Köhl en Fokkema, 1994).

Het omgevingsklimaat heeft een grote invloed op het klimaat op oppervlakten van organen maar ook binnen afgestorven plantenweefsel. De temperatuur en vooral de vochtdynamica verschillen sterk tussen levend en dood plantenweefsel. Zodoende zijn de klimaatseffecten op kiemings- en sporulatieprocessen in deze weefseltypen niet direct te vergelijken. Dit geldt vooral voor sporulatie, zijnde sterk afhankelijk van vochtgehalte en temperatuur in dood plantenweefsel. Vooral als de sporulatie optreedt op compacte dikkere lagen van afgestorven plantenweefsel, bij voorbeeld gevormd door meerdere lagen van dode bladeren, is de waterdynamiek niet eenvoudig direct aan te sturen door sturing van de relatieve luchtvochtigheid van de kaslucht.

Schimmelgroei is afhankelijk van de waterpotentiaal in het dode weefsel, dat bepaald wordt door matrixpotentiaal en osmotische potentiaal en door de VPD van de omringende lucht. Metingen onder kas- of veldomstandigheden van de waterdynamiek in dood weefsel zijn lastig. Er zijn ook weinig data beschikbaar over de waterdynamiek in dood plantenweefsel in relatie tot schimmelgroei en sporulatie (Fernandes *et al.*, 1991; Zhang en Pfender, 1992).

## 4.6 Conclusies

Omgevingsfactoren zijn sturende factoren voor de ontwikkeling van schimmels en infecties van gewassen. Informatie over het overleven van conidia van *B. cinerea* in de gewassen is beperkt aanwezig in de literatuur en gekenmerkt door grote verschillen. Resultaten van experimenten geven soms zeer korte periodes aan met enkele uren (Seyb, 2003), maar ook enkele maanden worden genoemd (Walter *et al.*, 1999), hoewel bij laatstgenoemde studie de conidia mogelijk door vruchtharen beschermd waren.

Invloed van temperatuur en waterschikbaarheid op sporenkieming is kwantitatief bekend. Over het effect op kieming van een onderbreking van de vochtperiode door droogte is minder bekend. Een onderbreking van de vochtperiode heeft op sporulatie geen effect: de sporendragers ontwikkelen zich gewoon weer opnieuw.

De sturing van kasklimaat is vaak gericht op luchtvochtigheid en temperatuur op enkele representatieve meetpunten in de kas met als doel schimmelontwikkeling te voorkomen. Maar voor de ontwikkeling van schimmels op de plant is niet het kasklimaat maar het milieu op de plant bepalend. Tantau en Lange (2003) vergelijken metingen van temperatuur en VPD tussen de kaslucht en rondom en binnen het gebladerte. Beide parameters blijken tussen microklimaat rond het blad en in de kaslucht vaak te verschillen. De auteurs ontwikkelen ook rekenmodules voor het modelleren van bladtemperaturen en VPD in de directe omgeving van het blad. Dit biedt mogelijkheden voor een klimaatssturing die sterker is gericht op de groeiomstandigheden van pathogene schimmels.





## 5. *Botrytis cinerea* : preventie en bestrijding

### 5.1 Gewasconditie

De keuze van gewas, cultivar en teeltomstandigheden bepalen de gevoeligheid van het gewas. De genetisch vastgelegde resistentie van een plantensoort (en binnen de soort van de diverse cultivars) bepaalt in sterke mate welke risico's op schade in het een gewas kunnen optreden. Binnen elke cultivar zal de weerstand verder afhangen van de teeltomstandigheden. In het algemeen zijn de teeltomstandigheden van kasgewassen in moderne productiesystemen geoptimaliseerd om een hoge productie te bereiken zodat in theorie er geen verzwakte gewassen voorkomen met een bijzonder hoge gevoeligheid voor *Botrytis*. Toch zijn er tal van afwijkingen denkbaar t.o.v. de algemene stelling dat een productief gewas ook een t.a.v. ziekten sterk gewas is. Zo kan de specifieke bemesting in een gewas optimaal zijn voor de productie maar bepaalde nutriënten ook een specifieke invloed hebben op de weerstand van de plant tegen *B. cinerea*. Ook kan het aanhouden van een relatief hoge teelttemperatuur bij lage stralingsniveaus, t.b.v. het 'actief houden' van het gewas, leiden tot zwakker weefsel. Verder kunnen de groeiomstandigheden tijdelijk suboptimaal zijn voor het gewas om kosten voor verwarming of belichting te besparen. In deze fases zou de weerstand van het gewas lager kunnen zijn. In het gewas is verder plantenweefsel aanwezig dat een lagere natuurlijke weerstand heeft maar geen betekenis heeft in de productie. Zo is de weerstand van afstervend blad laag. Ook is de weerstand van bloembladeren relatief laag. Uiteindelijk hebben bloembladeren na het aantrekken van bestuivende insecten net als rijpe vruchten voor de plant geen functie meer en de selectiedruk op het ontwikkelen van resistentie is dus laag.

De algemene uitspraak dat *B. cinerea* bevordert wordt door een zwak gewas gaat minder op in het geval van grote wonden aan stengels. De open wonden zijn een zeer geschikte aanvalsplek voor *B. cinerea*. De necrotische cellen die rond een wond ontstaan zijn ook na wondheling een ideale brug voor *B. cinerea* om hierop te vestigen en uitgaand van de gekoloniseerde dode weefselstukken (de 'laesie') het aansluitend gezonde weefsel te infecteren. Er zijn middelen om de verdere uitgroei van laesies te remmen: het uitsnijden van aangetast weefsel, het insmeren met een fungicidepap e.d.. Dit vraagt veel scouting en arbeid. Het al of niet uitgroeien van een laesie wordt voor een belangrijke mate bepaald door de weerstand van het gewas.

In een productief gewas met sterke worteldruk verlopen wondhelingsprocessen eventueel trager dan in minder productieve gewassen. De infectiekansen zijn dus mogelijk ook hoger (Paternotte, 2006; Kaarsemaker, 2004). In de praktijk is al jarenlang veel belangstelling voor het telen van een sterk gewas. Hierbij betreft men belichting, temperatuur, watergift, bemesting, verhouding vegetatief/generatief, enz. Tot op heden is de invloed hiervan op de weerstand tegen ziekten niet kwantitatief onderbouwd.

### 5.2 Effect van kasklimaat op gewasgevoeligheid en sporenvitaliteit

Hammer en Evensen (1996) onderzochten de relatie tussen omgevingsfactoren in een praktijkkas en de gevoeligheid van rozen in de naoogstfase. De volgende klimaatfactoren werden in de kas gemonitord: luchttemperatuur, bladtemperatuur, relatieve luchtvochtigheid, VPD, condensatie op oppervlakten, windsnelheid en instraling. De rozen werden regelmatig geoogst en onder geconditioneerde omstandigheden met *B. cinerea* conidia geïnokuleerd. De gevoeligheid van de rozen was niet afhankelijk van de luchttemperatuur, de relatieve luchtvochtigheid of de VPD tijdens de productiefase. Daarentegen bevorderden vooral verminderde windsnelheden en in mindere mate grotere temperatuurverschillen tussen blad en lucht de gevoeligheid. Het effect van windsnelheid op de weerbaarheid van roos werd bevestigd in een experiment onder gecontroleerde omstandigheden. De auteurs verklaren dit effect met een mogelijke invloed van wind op de opbouw van het bladoppervlak, de cuticula. Zij geven ook aan dat een hogere windsnelheid tot gevolg heeft dat temperatuurverschillen tussen lucht en blad kleiner zijn, bladnatperioden in de boundary layer korter zijn en de verdamping van de plant groter is. In de studie van Hammer en Evensen (1996) is de variatie tussen gevoeligheid van rozen relatief klein. De achtergrond infecties, te verklaren door invloeden van de wisselende omstandigheden in de kas op het pathogeen, varieerden veel sterker. De auteurs geven dan ook aan dat

een sturing van het kasklimaat gericht op de beheersing van pathogeen efficiënter zal zijn dan gericht op het verhogen van het resistentieniveau van het rozengewas.

Dit beeld wordt bevestigd door de studie van Kerssies en Frinking (1994). Zij onderzochten het mogelijke effect van seizoensafhankelijke klimaatsfactoren op de gevoeligheid van gerberabloemen. Variatie in kasklimaat (relatieve luchtvochtigheid, temperatuur en instraling) had geen effect op de mogelijke resistentiefactoren zoals dikte van de waslaag of de cuticula van de bloembladeren. Aanleiding voor het onderzoek was het feit dat het optreden van schade op gerbera wel een seizoensafhankelijkheid laat zien, maar de hoeveelheid van conidia van *B. cinerea* niet. Gesteld dat Kerssies conclusie juist is t.a.v. de constante hoeveelheid conidia (dit is ons inziens twijfelachtig, bovendien is de bron, i.e. de hoeveelheid sporulerend weefsel, nooit gekwantificeerd), dan zou de seizoensfluctuatie in schade door variabele infectiviteit van conidia veroorzaakt kunnen worden. De conclusie van bovengenoemde studie en van nader onderzoek van Kerssies (1994) was, dat de kwaliteit van conidia sterk afhangt van omgevingsfactoren. Het optreden van schade in perioden met lage instraling heeft te maken met een grotere kans dat de sporen overleven. In perioden met hoge instraling gaat de kwaliteit en daarmee de infectiviteit en uiteindelijk de levensvatbaarheid van de sporen snel achteruit. Kerssies resultaten kunnen in de gerberateelt direct tot een praktisch instrument voor schimmelvoorspelling leiden: wanneer de gemiddelde RV in de kas 6, 7 en 8 dagen voor de bloemenoogst hoger is dan 70% en de gemiddelde stralingssom buiten de kas de 3 dagen voorafgaand aan de oogst lager is dan  $1500 \text{ J cm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ , is de kans op een onacceptabele *Botrytis*-aantasting erg groot. Een verband tussen *Botrytis*-aantasting en straling vinden ook Slootweg *et al.* (2005) in Lisianthus. Hoge instraling tijdens de teelt heeft weinig aantasting in de naoogstfase tot gevolg.

Nicot en Baille (1996) presenteren opties voor een verbetering van de strategie van klimaatsbesturing door het integreren van gedetailleerdere kennis rond de epidemiologie van de ziekte. Zij benadrukken twee aspecten:

1. Het klimaataspect: voorwaarde voor infectie is een bepaalde periode van hoge luchtvochtigheid. De aansturing van het kasklimaat hoeft dus niet constant voor lage luchtvochtigheden te zorgen zonder dat schade ontstaat omdat korte perioden met hoge luchtvochtigheden geen schade kunnen veroorzaken.
2. Het sporenaspect: de hoeveelheid van de aanwezige conidia van *B. cinerea* is van belang. Bij afwezigheid of aanwezigheid van lage aantallen conidia zal het risico op aantasting veel lager zijn dan bij hoge aantallen.

Het klimaataspect wordt verder behandeld in §5.5, het sporenaspect in §5.3 en §5.4, en naast het gewasgevoelheidsaspect (zie §5.1) willen we ook het bovenvermelde aspect van de sporenvitaliteit hieraan toe voegen.

### 5.3 Sporenluchten

Preventieve maatregelen kunnen zich niet alleen op de gevoeligheid van het gewas maar ook op de ziekteverwekker zelf richten. Zulke maatregelen kunnen dan gericht zijn op het binnendringen van de ziekteverwekker in het gewas, de vermeerdering, de verspreiding, het raken van het gastheerweefsel, de infectie en de symptoomvorming na infectie.

Conidia van *B. cinerea* in de buitenlucht kunnen de kas binnendringen via open ramen. Dit risico is afhankelijk van de sterk wisselende sporenconcentraties in de buitenlucht. De vermeerdering van *B. cinerea* binnen de kas vindt plaats op door de schimmel aangetaste plantendelen en op gekoloniseerde gewasresten. De hoeveelheden geproduceerde sporen is afhankelijk van de hoeveelheid substraat en de klimatologische omstandigheden. Indien dode bladeren in de gewassen in grote hoeveelheden aanwezig blijven en niet worden verwijderd zal er altijd een belangrijke bron voor sporen aanwezig zijn in een kasgewas. Het sturen van het kasklimaat kan invloed hebben op het vermogen van *B. cinerea* om op deze gewasresten te sporuleren. Hierbij is rekening te houden met het feit dat de waterdynamiek in dood weefsel anders is dan op intacte plantendelen. Dood blad, vooral als dit ook nog in grotere hoeveelheden op elkaar gaat liggen, kan als een spons grote hoeveelheden water opnemen. Dit water kan afkomstig zijn uit de lucht tijdens omstandigheden met hoge luchtvochtigheden maar kan ook van plekken komen waar waterdruppels ontstaan door condensatie of lekkages van watergeefsystemen, etc. Dit opgenomen vocht is dan beschikbaar voor de schimmel. Een kasklimaat gestuurd op een droog gewas heeft daarom niet automatisch tot gevolg dat, naast de remming van infectie van het gewas, ook de vermeerdering van het pathogeen wordt onderdrukt.

Omstandigheden en maatregelen in het gewas hebben invloed op het loskomen van conidia van de sporendragers. Indien er sporulerende schimmels aanwezig zijn in het gewas of op de gewasresten kunnen door teleractiviteiten zoals oogsten, verplaatsen van planten, gewasbespuitingen grote hoeveelheden aan sporen loskomen en zo via

transport door de lucht tot nieuwe besmetting leiden (Hausbeck en Pennypacker, 1991). Keuze en afstemming van timing van handelingen in gewassen kunnen preventief werken.

Conidia in de kaslucht worden passief verspreid via de luchtcirculatie. Metingen van sporenluchten binnen kassen geven aan dat de verdeling van de sporen homogeen is (Kerssies, 1993a). Extra luchtcirculatie zal het risico op verspreiding dus niet verhogen. Het optreden van ziektehaarden is dan meer een gevolg van inhomogene klimaat-omstandigheden of groeiomstandigheden dan van een inhomogene inoculumverdeling. Maar het beeld van homogene sporenverdelingen binnen een kas kan ook te maken hebben met de relatief lange tijdsduur van elke sporenvang (Kerssies, 1993a). Mogelijkerwijs zijn de processen binnen de cyclus van sporenproductie, spore release naar besmetting van het gewas ook korte, zeer lokale gebeurtenissen. Daarentegen kan het verblijf van conidia en schimmelmycelium wel enkele maanden zijn, waardoor risico op een nieuwe infectie langdurig aanwezig is.

## 5.4 Infectie

De rakingskans van gevoelig weefsel is afhankelijk van hoeveelheid sporen in de lucht, de oppervlakte van het weefsel en de tijdsduur hoelang het weefsel aanwezig respectievelijk gevoelig is. Een korte periode van opengaan van bloemen en snelle oogsthandelingen verminderen dus de kans op besmetting. Het infectieproces door *B. cinerea* wordt niet alleen gestimuleerd door gevoeliger plantenweefsel, maar is ook afhankelijk van de micro-klimaatomstandigheden in de directe omgeving, de boundary layer boven het weefsel. Temperatuur en aanwezigheid van zeer hoge RV (>95%) spelen hierbij een cruciale rol. Verder wordt de sporenkieming en infectie van *B. cinerea* bevorderd door de aanwezigheid van exogene nutriënten. In wonden en op bloemen zijn deze ruim aanwezig, in andere situaties bij voorbeeld op bladeren kunnen lage nutriënten niveaus limiterend zijn voor *B. cinerea*. Ook spelen concurrerende micro-organismen een belangrijke rol.

Bij middelengebruik ter bestrijding van *B. cinerea* of van andere ziekten, bijvoorbeeld echte meeldauw, kan door beroering en vernatting *B. cinerea* ook bevorderd worden via stimulering van het vrijkomen van conidia van de sporendragers en bevochtiging van het microklimaat.

## 5.5 Klimaat

Verhogen van de temperatuur binnen de kas door verwarmen heeft geen direct remmend effect op *B. cinerea* omdat de schimmel in een breed temperatuurtraject actief kan zijn. Evenwel vertoont de activiteit van de schimmel een optimumcurve (zie boven) in relatie tot temperatuur. Bij de ziektebeheersing met behulp van verwarmen gaat het om een indirect effect op de VPD. Ziektebeheersing is ook mogelijk door verlagen van het vochtgehalte in de directe omgeving van de planten via andere fysische processen als verwarmen. Hierbij gaat het niet om de beschikbaarheid van water in de kaslucht maar alleen in de zeer dunne boundary layer op de gewasoppervlakten wat betreft de kieming- en infectieprocessen. Berlinger *et al.* (1999) benadrukken dat de sturing van het kasklimaat gericht moet zijn op het sturen van het 'boundary layer microclimate'. Metingen in de directe omgeving van het plantoppervlak met speciale sensoren zijn moeilijk. Voorspellingen op basis van relatieve luchtvochtigheid, temperaturen, luchtbewegingen en instraling in de meetbox zijn volgens Berlinger *et al.* (1999) vaak niet voldoende precies om op de condities van de boundary layer te voorspellen en te sturen.

Ziektebeheersing door klimaatsturing moet ook gericht zijn op de locaties van sporulatie: de door *B. cinerea* gekoloniseerde afgestorven plantendelen. Daarbij kan klimaatsturing van de waterdynamiek van die plantendelen van grote invloed zijn op de mate van sporulatie. Ook kan, bij voortschrijdende kennis, het gevoelige orgaan in kwestie beïnvloed worden: zo kunnen gerberabloemen gericht verwarmd worden door in hoogte variabele verwarmingsbuizen (Dik en Wubben, 2004).

Sporulatie-, kiemings- en infectieprocessen zijn afhankelijk van temperatuur en beschikbaarheid van water gedurende een periode van enkele uren. Vooral kieming en infectie zijn gevoelig voor onderbreken van de waterbeschikbaarheid. Kortere perioden van voor kieming en infectie geschikte omstandigheden hebben geen schade tot gevolg. Onderbreken van vochtperioden kunnen daarom een even goed preventief effect hebben als het voorkómen van vochtperioden.

Sturing van het kasklimaat op temperatuur en relatieve luchtvochtigheid heeft een indirect effect op vermeerdering en infectie door *B. cinerea*. Sturing op een gemeten of gemodelleerd bladnat (Tantau en Lange, 2003; Körner en

Challa, 2003; 2004) zal een direct effect hebben op het pathogeen. Voor sporulatie is bladnat van afgestorven blad belangrijk, voor infectie hoge vochtigheid (>95%) van de voor schade gevoelige plantenorganen zoals bloembladeren. Omdat *Botrytis* spp. ook al bij een water potentiaal van boven -7 MPa (in agar-gel) kan groeien (Köhl *et al.*, 1992) is de definitie van bladnat wat genuanceerder te hanteren. Niet alleen perioden met vrij water, te bepalen door dauwpuntsmetingen, zijn belangrijk maar ook perioden met een relatieve luchtvochtigheid in de boundary layer van circa 95% of hoger.

Op zich is gezien het procesverloop van infectie en sporulatie een sturing op een vaste drempelwaarde voor relatieve luchtvochtigheid, VPD (of meer direct op bladnat) niet per sé nodig omdat tijdelijke overschrijding van een drempelwaarde geen schade tot gevolg heeft indien de tijdsduur van overschrijdingen bekend en beheersbaar is zodat kiemings- en infectieprocessen op tijd gestopt kunnen worden. Hiervoor is gedegen kennis van de interacties tussen kiemende sporen en omgevingsfactoren nodig. Een dynamische sturing van temperatuur en luchtvochtigheid kan significante energiebesparing opleveren ten opzichte van een sturing op constante setpoints (Körner en Challa, 2003; 2004).

## 5.6 Preventie op basis van belangrijkste besmettingsbron

Voorwaarde voor aantasting is de aanwezigheid van *B. cinerea* sporen in de kaslucht, alsmede het juiste klimaat voor sporenkieming. Bij de meeste schimmelaantastingen is niet helder wat de belangrijkste sporenbronnen zijn: aangetast weefsel binnen het gewas of binnenwaaiende buitenlucht. Keressies (1993a) vermoedt dat sporenvorming binnen de kas een belangrijke sporenbron zal zijn, gezien de trend naar een toename van de hoeveelheid sporen in de kaslucht met de leeftijd van het gewas. Bij een ouder wordend gewas neemt ook de hoeveelheid oud en dood bladmateriaal aan de onderkant van de plant toe.

De keuze van de juiste maatregelen voor preventie en controle zijn in sterke mate afhankelijk van het juiste inzicht in de epidemiologie van de ziekte. Rekening houdend met de genoemde onzekerheden wordt hieronder een aanpak voorgesteld in afhankelijkheid van de belangrijkste weg waarlangs besmetting optreedt.

### 5.6.1 Sporen van buiten de kas

Indien conidia met de buitenlucht de kas binnen komen zal het belangrijk zijn de zeer karakteristieke schommeling van sporengeltes goed in kaart te brengen. Risicoperioden zijn dan duidelijk aan te geven en maatregelen hierop af te stemmen. Kennis van pieken in sporenluchten, bijvoorbeeld aan het eind van de ochtend op zomerdagen, kan gebruikt worden voor de besturing van de ramen. Dit kan mogelijk conflicteren met de behoefte om te luchten omdat de kaslucht dan opwarmt. Ook kunnen bepaalde sporenbronnen in de omgeving van kassen worden geïdentificeerd en verwijderd. Binnenkomende lucht kan in principe ook via ionisatie of UV-bestraling behandeld worden met als doel sporen af te doden. Een dergelijke optie is slechts mogelijk in een gesloten kas.

### 5.6.2 Een gevoelig gewas

De grote hoeveelheid nutriënten stimuleert vervolgens de kieming van *B. cinerea* conidia. In vruchtgroenten doet dit proces zich zelfs in sterkere mate voor in de stengelwond. Ook in deze wond kan via een voedingsoplossing, die tot een hoge turgor in de levende wondcellen leidt, de gevoeligheid voor *B. cinerea* zijn verhoogd. Uit onderzoek bij gerbera blijkt dat bloemen gevoeliger zijn voor infecties door *B. cinerea* bij hoge temperaturen (Keressies, 1994). Hoge temperaturen leiden tot een hogere turgor, wat een sterkere exudatie van nutriënten op de oppervlakte van de bloembladeren tot gevolg heeft (Keressies, 1994). Desalniettemin is er in de praktijk nooit guttatie waargenomen op de bloemen, die altijd droog leken te zijn (pers. comm. F. van Noort). Zowel verlaagde N-gift als verhoogde Ca-gift kan in algemeenheid tot een 'harder' gewas leiden, met steviger celwanden. Een goede kalivoorziening acht men meestal ook van belang voor een sterk en weerbaar gewas (o.a. Vakblad Bloemisterij, 1993). Bij gerberakwekers met weinig tot geen *Botrytis*-smet is een tendens naar ruimer gebruik van calciumchloride in de voeding gevonden, en vond men meer K, S en Cl, en minder nitraat in de drain (Wessels en Van der Mei, 2003).

De verbanden tussen stengelwondcondities en omgevingsfactoren zijn niet duidelijk genoeg om de kennis voor het ontwikkelen van preventieve maatregelen te gebruiken.

### 5.6.3 Binnen de kas geproduceerde sporen

De hoeveelheid conidia die in een gewas aanwezig zijn is afhankelijk van de hoeveelheid dood plantenmateriaal dat door *B. cinerea* gekoloniseerd kan worden. Dit verband is in diverse gewassen aangetoond, o.a. in tomaat (Dik en Wubben, 2004) en in ui (Köhl *et al.*, 1995). Verwijderen van dood bladmateriaal uit een gewas kan een efficiënte maatregel zijn om risico's te voorkomen. Naast het verwijderen van voor sporulatie geschikt substraat heeft deze maatregel ook tot gevolg dat het gewas opener wordt en ventilatie voor een sneller opdrogen van de resterende afstervende plantendelen zorgt. Voorlichters Wessels en Van der Mei (2002) noemen dit als aspect van de bedrijfs-hygiëne als een belangrijke preventieve maatregel om *B. cinerea* in gerbera beheersbaar te maken.

Sporulatie van *B. cinerea* is afhankelijk van de vochtigheid in het door *B. cinerea* gekoloniseerd afgestorven plantenweefsel. Hausbeck *et al.* (1996) onderzochten het effect van verwarmde lucht die met behulp van een ventilator continue langs de onderkant van een geraniumgewas geblazen werd op de sporulatie van *B. cinerea* op aangetast weefsel in het gewas. Het aantal geproduceerde sporen was significant lager op de met verwarmde lucht geventileerde planten vergeleken met de controle planten. De sporenhoeveelheden in de lucht, gemeten tijdens teleractiviteiten boven het gewas, was 60 tot 99% lager dan in de controle gewassen. Friedrich *et al.* (2005) gebruiken een ventilatiesysteem dat alleen bij hogere risico's aangeschakeld wordt. Ook met deze energiebesparende aansturing is het mogelijk de sporulatie in het gewas significant te reduceren.

Sporulatie kan ook onder gunstige omstandigheden pas na enkele uren optreden (Sirjusingh en Sutton, 1996). Bij de sturing van het kasklimaat kan hiermee rekening gehouden worden. Korte vochtige perioden in de door *B. cinerea* gekoloniseerde gewasresten vormen geen risico voor nieuwe sporenproductie, maar zijn misschien zelfs gunstig om de decompositie van de gewasresten en de hierin aanwezige concurrenten van *B. cinerea* te stimuleren (Köhl en Fokkema, 1998). Bij het aansturen van het gewasklimaat kan hiermee rekening worden gehouden en gewasresten niet via verwarmen of ventilatie constant droog gehouden worden.

Doordat mechanische krachten het vrijzetten van sporen bevorderen, zou de teler bij het uitvoeren van werkzaamheden aan het gewas hiermee rekening moeten houden. Indien er dood blad op de kasvloer ligt, kan beroering hiervan ook de sporen uit eventuele sporendragers vrijzetten.

### 5.6.4 Microklimaat rond de plant

Kieming van *B. cinerea* vindt alleen plaats in een omgeving met zeer hoge luchtvochtigheid of vrij water. Hierbij is de beschikbaarheid van water in de directe omgeving van de sporen van enkele tientallen van  $\mu\text{m}$  belangrijk. Kieming en infectie kunnen dus alleen plaats vinden indien er veel vocht beschikbaar is op de oppervlakte van bladeren en bloembladeren en in de dunne luchtlag erboven, de boundary layer (Burrage, 1971). De relatieve luchtvochtigheid of VPD in de omgevende lucht binnen het gewas of zelfs in de het gewas omgevende kaslucht heeft dus geen direct effect op de kieming- en infectieprocessen. De hoeveelheid water in deze niche is afhankelijk van de relatieve luchtvochtigheid en VPD van de omgevende lucht, maar ook van de verdamping van de plant en het neerslaan van water, condensatie, als gevolg van temperatuurverschillen op plantenoppervlakte en omgevende lucht. Opbouw van een zone met hogere luchtvochtigheid tot condensatie met als gevolg een te hoge RV op het orgaanoppervlak, is dus het resultaat van het samenspel van plant, temperatuurverschillen en watergehalte in de lucht binnen het gewas. Een belangrijke verdere factor hierbij is luchtcirculatie. Alleen zonder luchtcirculatie zal de stabiele opbouw van een laag met hoge luchtvochtigheid op en boven een plantendeel mogelijk zijn. Door luchtcirculatie wordt de opbouw van een zone met hoge relatieve luchtvochtigheid verstoord en zo het verschil tussen de waterbeschikbaarheid binnen en buiten de boundary layer minder of zelfs nihil.

Meting van de waterbeschikbaarheid in de boundary layer is experimenteel zeer moeilijk. Sturing van het kasklimaat op grond van metingen van waterbeschikbaarheid in de boundary layer zal dus technisch (nog) onmogelijk zijn maar in principe zeer doelgericht. Sturing op grond van metingen van luchtvochtigheden op een meetpunt in de kaslucht is technisch goed te realiseren, maar zal vergezeld moeten gaan van een gemodelleerde grenslaagsituatie. Dergelijke berekeningen zijn gecompliceerd en vereisen uitgebreide experimentele toetsing.

Het openbreken van de met water verzadigde boundary layer met behulp van ventilatie kan een effectief middel zijn om kieming en infectie te voorkomen. Hausbeck *et al.* (1996) gebruiken hiervoor continue verwarmde en geventileerde lucht. Een nog verder geavanceerd systeem dat berust op een op het VPD gestuurde ventilatie van de gewasoppervlakten is door Friedrich *et al.* (2005) getoetst. De infectie van fuchsia (en ook de sporulatie van *B. cinerea* op aangetaste planten) werd hierdoor gereduceerd. Wessel en Van der Mei (2003) onderzochten gerberabedrijven met en zonder *B. cinerea* problemen. Een van de verschillen tussen deze bedrijfsgroepen was dat in bedrijven met minder *Botrytis*-problemen vaker gebruik gemaakt werd van ventilatoren. Wessels en Van der Mei (2003) verklaren het effect van ventilatie via een vermindering van temperatuurverschillen in de kas met als gevolg minder kans op condensatie. Maar ook het 'openbreken' van boundary layers waardoor een verhoging van de luchtvochtigheid in de directe omgeving van de bloembladeren wordt voorkomen kan een verklaring zijn voor een verminderde aantasting door *B. cinerea*.

Het openbreken van de dunne luchtlaag in de boundary layer met behulp van gestuurde ventilatie in situaties met een hoog risico op lage VPD of vrij water binnen de boundary layer vraagt waarschijnlijk minder energie dan het verwarmen van kaslucht met als doel het VPD in de kaslucht te verhogen en hierdoor indirect de hoeveelheid aan beschikbaar water in boundary layers te verlagen. Sturing van het boundary layer klimaat i.p.v. het kasklimaat vraagt kennis van het voorspellen van de waterbeschikbaarheid in de dunne laag op en rond gewassen. Verder is detailkennis nodig over kieming- en infectieprocessen van *B. cinerea* bij gecontroleerde, constante en fluctuerende omstandigheden. Daarbij moet de infectiekans niet alleen worden gerelateerd aan de relatieve luchtvochtigheid of de VPD, maar ook aan luchtbeweging, temperatuurverschillen en plantverdamping. Uitspraken over de infectie van planten bij luchtvochtigheden van bijvoorbeeld 54% RH (Weden *et al.*, 1996) zeggen niet dat *B. cinerea* bij deze luchtvochtigheid kan kieming en infecteren. Er kan dan alleen geconcludeerd worden dat onder de experimentele omstandigheden binnen de boundary layer kennelijk omstandigheden optraden die, o.a. in afhankelijkheid van de relatieve luchtvochtigheid in de omgevende lucht, een duidelijk hogere relatieve luchtvochtigheid tot gevolg hadden.

## 5.7 Conclusies

Een sterk gewas is minder gevoelig voor de zwakteparasiet *B. cinerea*. Optimale voeding en belichting werken daarbij preventief. Ook het kasklimaat heeft een direct effect op het gewas en kan de gevoeligheid beïnvloeden. Toch lijkt vooral het effect van het klimaat op het pathogeen de grootste invloed te hebben op de ziekteontwikkeling. Dit effect bestaat uit de vermindering van de sporeninfectieusiteit bij lage instralingsniveaus en uit hoge vochtigheid rond de spore die de kieming mogelijk maakt. Sporenluchten zijn sterk afhankelijk van de condities die sporulatie bevorderen, namelijk de hoeveelheid dood weefsel in de kas en het vocht in dit weefsel, en de condities die de vrijzetting van sporen bevorderen. Teleractiviteiten zijn hierbij een belangrijke factor. Voor infecties en als gevolg hiervan het optreden van schade is niet direct het kasklimaat verantwoordelijk maar indirect via het klimaat in de boundary layer rond het gevoelige plantenweefsel. Het proces van kieming en infectie kan binnen enkele uren zijn voltrokken. Klimaatsturing moet dus gericht zijn op het microklimaat rond het weefsel en kan met dynamische set points werken die afgestemd zijn op de ontwikkelingsprocessen van het pathogeen.

## 6. Gerbera en *Botrytis cinerea*

### 6.1 Ziektebeelden en schade

Tijdens de teelt van gerbera in verwarmde kassen is symptoomontwikkeling na aantasting door *B. cinerea* zelden te constateren. Conidia van de schimmel komen echter wel op de bloemen terecht. Salinas *et al.* (1989) geven aan dat sporulatie van *B. cinerea* optreedt bij een relatieve luchtvochtigheid van 85-95% in een gerberagewas. Ook Kerssies laat zien dat een periode met hoge relatieve luchtvochtigheden voorafgaand aan de oogstperiode positief gecorreleerd is met aantasting in de naoogstfase. Dit geeft aan dat bij een hoge relatieve luchtvochtigheid in de kas meer conidia voor de oogst op de gerberabloemen terecht komen (Kerssies, 1994). Kerssies (1993a) heeft sporenvluchten binnen gerberakassen gemeten en hierbij geen seizoensafhankelijkheid van sporenvluchten aangetoond. Omdat in de buitenlucht sterke seizoensafhankelijkheid optreedt is te vermoeden dat de conidia voor een groot gedeelte van sporulerend mycelium binnen de kas afkomstig waren. Sporen die op de bloembladeren terecht gekomen zijn kunnen niet kiemen zo lang er niet voldoende vocht op de bloembladeren aanwezig is. Volgens Salinas *et al.* (1989) kunnen conidia op de bloembladeren voor een lange periode overleven voordat symptomen ontstaan. De literatuur geeft zeer tegenstrijdige resultaten over het overleven van conidia op plantenoppervlakten. Het overleven op gerberabloemen in afhankelijkheid van omgevingsfactoren is nog niet goed in kaart gebracht. Of in dit stadium ook latente infecties kunnen plaats vinden, dat wil zeggen de schimmel al de bloembladeren gaat binnedringen zonder symptomen te veroorzaken is niet zo duidelijk (Dik en Wubben, 2004). Na perioden van voldoende vocht op de bloemen kan *B. cinerea* kiemen en infecteren. Dit proces kan tijdens de teelt, de verwerking, het transport of de bewaring plaats vinden. De symptomen zijn kleine vlekjes die verder niet uitgroeien. Al enkele vlekjes verminderen de sierwaarde van het product. Omdat gerbera vaak in boeketten verwerkt worden is de economische schade als gevolg van *Botrytis* vaak enorm.

### 6.2 Relatie tussen omgevingsfactoren en optreden van schade

In het onderzoek van Kerssies (1994a) is gevonden dat de relatieve luchtvochtigheid in de kas en de instraling van buiten de kas een sterke invloed hebben op het optreden van schade door *B. cinerea* in gerbera. Een groot aantal verder mogelijke factoren is meegenomen in het onderzoek van Wessels en Van der Mei (2003). De behaalde resultaten zijn niet eenduidig omdat vele omgevingsfactoren verstrengeld zijn. Verder is het ontstaan van schade door een ziekte een gevolg van een reeks van processen. Omgevingsfactoren hebben mogelijk verschillende effecten op de diverse processen, bijvoorbeeld een verhoogde temperatuur bevordert schimmelgroei en infectie, maar de pathogeniteit van de schimmelsporen gaat met toenemende temperatuur ook sneller achteruit, dus is het netto resultaat dat hogere temperaturen juist een remmend effect op de ziekte hebben.

In freesia veroorzaakt *B. cinerea* net zoals bij gerbera schade in de naoogstfase. In een uitgebreide studie onderzochten Darras *et al.* (2004) of er een relatie bestaat tussen diverse klimaatsfactoren tijdens de productiefase en het risico op schade op de bloem. Symptomen van aantasting waren vooral in het voorjaar en in mindere mate in het najaar te constateren. De volgende omgevingsfactoren werden gedurende een jaar (2000) gemeten: temperatuur, relatieve luchtvochtigheid en VPD binnen de kas en temperatuur, zonnestraling, regen, windsnelheid buiten de kas. Er was geen enkele correlatie tussen schade en de gemeten omgevingsfactoren aan te tonen. Darras *et al.* (2004) concluderen dat de relaties tussen omgevingsfactoren en *B. cinerea* schade zeer complex zijn en daarom geen eenduidige correlaties tussen bepaalde factoren te identificeren zijn. De auteurs verwijzen ook naar een grote hoeveelheid tegenstrijdige resultaten uit de literatuur, o.a. van Kerssies en collega's (1993a, 1994, 1995), Salinas en collega's (1989, 1995), die ook geen eenduidige conclusies mogelijk maken. Een van de conclusies van Darras *et al.* (2004) is dat bladnat op bloembladeren een cruciale factor is voor de processen sporenkieming en infectie en dat de relatieve luchtvochtigheid alleen indirect samenhangt met deze processen.

## 6.3 Preventie en controle

Voorwaarde voor het ontstaan van aantasting op gerberabloemen is de aanwezigheid van infectieuze conidia van *B. cinerea* op de bloembladeren en een vochtperiode die voldoende lang is om het infectieproces mogelijk te maken. Het is niet altijd duidelijk wanneer de infecties plaats vinden: in de kas tijdens de teelt of later in de naooogst-fase. Het optreden van infectie is ook afhankelijk van de infectiositeit van de conidia en de gevoeligheid van de bloem. Ook hierbij is niet altijd duidelijk of bepaalde factoren zoals instraling en temperatuur een direct effect hebben op de plant of op de schimmel. Voorwaarde voor aantasting is verder de aanwezigheid van *B. cinerea* sporen in de kaslucht. Ook hierbij is niet altijd helder wat de belangrijkste bronnen zijn: op aangetast weefsel binnen het gewas geproduceerde sporen of ook sporen die van buiten de kas binnen komen. Kerssies (1993a) heeft wel aanwijzingen dat de hoeveelheid sporen in de kaslucht toeneemt met de leeftijd van het gewas. Bij een ouder wordend gewas neemt ook de hoeveelheid oud en dood bladmateriaal aan de onderkant van de plant toe. Dit kan een belangrijke bron voor *Botrytis* sporen zijn.

De keuze van de juiste maatregelen voor preventie en controle zijn in sterke mate afhankelijk van de juiste inzicht in de epidemiologie van de ziekte. Rekening houdend met de genoemde onzekerheden worden hieronder enkele scenario's besproken.

### 6.3.1 Scenario 'Schade afhankelijk van sporen van buiten de kas'

Indien conidia die met de buitenlucht de kas binnen komen voor het ontstaan van schade een belangrijke rol spelen zal het belangrijk zijn de zeer karakteristieke schommeling van sporengehaltes goed in kaart te brengen. Risicoperioden zijn dan duidelijk aan te geven en maatregelen hierop af te stemmen. Kennis van pieken in sporenvluchten bijvoorbeeld rond de middagstijd op zomerdagen kan gebruikt worden voor de besturing van de ramen. Ook kunnen bepaalde sporenbronnen in de omgeving van kassen geïdentificeerd worden en verwijderd. Binnenkomende lucht kan in principe ook via ionisatie of UV-bestraling behandeld worden met als doel sporen af te doden.

### 6.3.2 Scenario 'Schade afhankelijk van gevoeligheid van gewas'

Gerberabloemen zijn gevoeliger voor infecties door *B. cinerea* bij hoge temperaturen (Kerssies, 1994). Hoge temperaturen leiden tot een hogere turgor, wat een sterkere exudatie van nutriënten op de oppervlakte van de bloembladeren tot gevolg heeft (Kerssies, 1994). De grote hoeveelheid nutriënten stimuleert vervolgens de kieming van *B. cinerea* conidia. Ook wordt geconcludeerd dat een voedingsoplossing die tot een hoge turgor in de cellen van de bloemen leidt de gevoeligheid tegen *B. cinerea* zal verhogen. Bij schone kwekers wordt meestal meer calciumchloride in de voeding gebruikt, en wordt in de drain meer K, S en Cl, en minder nitraat gevonden. Minder N-gift kan tot een 'harder' gewas leiden, met steviger celwanden (Wessels en Van der Mei, 2003).

In de bloembladeren van gerbera is anthocyaan aanwezig. Deze kleurstofgroep is essentieel voor het ontwikkelen van de bloemkleuren. De productie van anthocyaan is gereguleerd door de lichtinstraling tijdens de verschillende ontwikkeling stadia van de bloem. Proanthocyanidinen zijn inhoudsstoffen in vele planten die betrokken zijn bij de resistentie van planten tegen diverse ziekten en andere schadeorganismen, zoals aardbei (Van Baarlen *et al.*, 2004; Jersch *et al.*, 1989) en druif (Hills *et al.*, 1981). Mogelijkerwijs is het resistentieniveau van gerberabloemen mede bepaald door de aanwezigheid en concentraties van diverse voorproducten van de syntheseketen van anthocyanidinen. Omdat licht, vooral in de vroege ontwikkeling van bloemen, een belangrijke rol speelt voor de regulatie van de anthocyanidine synthese heeft het lichtregime in een gewas mogelijkerwijs invloed op het resistentieniveau van gerberapartijen.

De verbanden tussen gevoeligheid van gerberabloemen en omgevingsfactoren zijn niet duidelijk genoeg om de kennis voor het ontwikkelen van preventieve maatregelen te gebruiken.



### 6.3.3 Scenario 'Schade afhankelijk van binnen de kas geproduceerde sporen'

De hoeveelheid conidia die in een gewas aanwezig zijn is afhankelijk van de hoeveelheid dood plantenmateriaal dat door *B. cinerea* gekoloniseerd kan worden. Dit verband is in diverse gewassen aangetoond, o.a. in tomaat (Dik en Wubben, 2004) en in ui (Köhl *et al.*, 1995). Verwijderen van dood bladmateriaal uit een gerberagewas kan een efficiënte maatregel zijn om risico's te voorkomen. Naast het verwijderen van voor sporulatie geschikt substraat heeft deze maatregel ook tot gevolg dat het gewas opener wordt en ventilatie voor een sneller opdrogen van de resterende afstervende plantendelen (zoals restanten van bloemstelen van geogoste bloemen) zorgt, zodat ook hier minder sporulatie optreedt. Ook Wessels en Van der Mei (2002) noemen bedrijfshygiëne als een belangrijke preventieve maatregel om *B. cinerea* in gerbera beheersbaar te maken.

Sporulatie van *B. cinerea* is afhankelijk van de vochtigheid in het door *B. cinerea* gekoloniseerd afgestorven plantenweefsel. Hausbeck *et al.* (1996) onderzochten het effect van verwarmde lucht die met behulp van een ventilator continue langs de onderkant van een geraniumgewas geblazen werd op de sporulatie van *B. cinerea* op aangetast weefsel in het gewas. Het aantal geproduceerde sporen was significant lager op de met verwarmde lucht geventileerde planten vergeleken met de controle planten. De sporenhoeveelheden in de lucht, gemeten tijdens teleractiviteiten boven het gewas, was 60 tot 99% lager dan in de controle gewassen. Friedrich *et al.* (2005) gebruiken een ventilatiesysteem dat alleen bij hogere risico's aangeschakeld wordt. Ook met deze energiebesparende aansturing is het mogelijk de sporulatie in het gewas significant te reduceren.

Sporulatie kan ook onder gunstige omstandigheden pas na enkele uren optreden (Sirjusingh en Sutton, 1996). Bij de sturing van het kasklimaat kan hiermee rekening gehouden worden. Korte vochtige perioden in de door *B. cinerea* gekoloniseerde gewasresten vormen geen risico voor nieuwe sporenproductie, maar zijn misschien zelfs gunstig om de decompositie van de gewasresten en de hierin aanwezige concurrenten van *B. cinerea* te stimuleren (Köhl en Fokkema, 1998). Bij het aansturen van het gewasklimaat kan hiermee rekening worden gehouden en gewasresten niet via verwarmen of ventilatie constant droog gehouden worden.

Indien sporulatie binnen het gewas voor het ontstaan van schade een belangrijke rol speelt is hiermee rekening te houden bij het uitvoeren van werkzaamheden die het vrijzetten van sporen bevorderen.

### 6.3.4 Scenario 'Schade afhankelijk van pre-harvest infecties'

Kieming van *B. cinerea* vindt alleen plaats in een omgeving met zeer hoge luchtvochtigheid of vrij water. Hierbij is de beschikbaarheid van water in de directe omgeving van de sporen van enkele tientallen van  $\mu\text{m}$  belangrijk. Kieming en infectie kunnen dus alleen plaats vinden indien er water beschikbaar is op de oppervlakte van bladeren en bloembladeren en in de dunne luchtlag erboven, de boundary layer (Burrage, 1971). De relatieve luchtvochtigheid of VPD in de omgevende lucht binnen het gewas of zelfs in de het gewas omgevende kaslucht heeft dus geen direct effect op de kieming- en infectieprocessen. De hoeveelheid water in deze niche is afhankelijk van de relatieve luchtvochtigheid en VPD van de omgevende lucht, maar ook van de verdamping van de plant en het neerslaan van water, condensatie, als gevolg van temperatuurverschillen op plantenoppervlakte en omgevende lucht. Opbouw van een zone met hogere luchtvochtigheid tot condensatie met als gevolg van bladnat, vrij water op de oppervlakte, is dus het resultaat van het samenspel van plant, temperatuurverschillen en watergehalte in de lucht binnen het gewas. Een belangrijke verdere factor hierbij is luchtcirculatie. Alleen zonder luchtcirculatie zal de stabiele opbouw van een laag met hoge luchtvochtigheid op en boven een plantendeel mogelijk zijn. Door luchtcirculatie wordt de opbouw van een zone met hoge relatieve luchtvochtigheid verstoord en zo het verschil tussen de waterbeschikbaarheid binnen en buiten de boundary layer minder of zelfs nihil.

Metingen en ook modeleren van de waterbeschikbaarheid in de boundary layer is ook experimenteel zeer moeilijk. Sturing van het kasklimaat op grond van metingen (of modeleren) van waterbeschikbaarheid in de boundary layer zal dus technisch (nog) onmogelijk zijn maar in principe zeer doelgericht. Sturing op grond van metingen van luchtvochtigheden op een meetpunt in de kaslucht is technisch goed te realiseren maar geeft alleen zeer indirect de situatie op de potentiële infectieplaats weer.

Het openbreken van de met water verzadigde boundary layer met behulp van ventilatie kan een effectief middel zijn om kieming en infectie te voorkomen. Hausbeck *et al.* (1996) gebruiken hiervoor continue verwarmd en geventileerd lucht. Een verder geavanceerd systeem dat berust op een op het VPD gestuurde ventilatie van de gewasoppervlak-

ten is door Friedrich *et al.* (2005) getoetst. De infectie van fuchsia (en ook de sporulatie van *B. cinerea* op aangestaste planten) werd hierdoor gereduceerd. Wessel en Van der Mei (2003) onderzochten gerberabedrijven met en zonder *B. cinerea* problemen. Een van de verschillen deze bedrijfsgroepen was dat in bedrijven met minder *Botrytis* problemen vaker gebruik gemaakt werd van ventilatoren. Wessels en Van der Mei (2003) verklaren het effect van ventilatie via een vermindering van temperatuurverschillen in de kas met als gevolg minder kans op condensatie. Maar het 'openbreken' van boundary layers waardoor een verhoging van de luchtvochtigheid in de directe omgeving van de bloembladeren wordt voorkomen kan ook een verklaring zijn voor een verminderde aantasting door *B. cinerea*.

Het openbreken van de dunne luchtlaag in de boundary layer met behulp van gestuurde ventilatie in situaties met een hoog risico op lage VPD of vrij water binnen de boundary layer vraagt waarschijnlijk minder energie dan het verwarmen van kaslucht met als doel het VPD in de kaslucht te verhogen en hierdoor indirect de hoeveelheid aan beschikbaar water in boundary layers te verlagen. Sturing van het boundary layer klimaat i.p.v. het kasklimaat vraagt kennis rond het voorspellen van de waterbeschikbaarheid in de dunnen laag op en rond gewassen. Verder is detailkennis nodig over kieming- en infectieprocessen van *B. cinerea* bij gecontroleerde, constante en fluctuerende omstandigheden. Resultaten van klimaatkastproeven en onderzoek in gewassen waarbij infectiekansen aangegeven werden alleen in afhankelijkheid van de relatieve luchtvochtigheid of de VPD in de het gewas omgevende lucht zijn hiervoor minder bruikbaar omdat er meer factoren zoals luchtbewegingen, temperatuurverschillen en verdamping door de plant meespelen. Uitspraken over de infectie van planten bij luchtvochtigheden van bijvoorbeeld 54% RH (Weden *et al.*, 1996) zeggen niet dat *B. cinerea* bij deze luchtvochtigheid kan kieming en infecteren. Het kan alleen geconcludeerd worden dat onder de experimentele omstandigheden binnen de boundary layer kennelijk omstandigheden optraden die, o.a. in afhankelijkheid van de relatieve luchtvochtigheid in de omgevende lucht, een duidelijk hogere relatieve luchtvochtigheid tot gevolg had.

### 6.3.5 Scenario 'Schade door naogstinfecties'

Droge conidia kunnen ook op de droge gerberabloem landen zonder een symptoom en schade te veroorzaken (Salinas en Schots, 1994). Omdat conidia ongekiemd overleven op de oppervlakte bestaat in deze situatie het risico dat conidia later in de naogstfase gaan kiemen en schade gaan veroorzaken. Het onderzoek van Salinas en Schots (1994) was gericht op de specifieke detectie van conidia op gerberabloemen om dit risico te kunnen voorspellen. In principe was het mogelijk met behulp van monoklonale antilichamen *Botrytis* conidia aan te tonen en te onderscheiden van andere schimmelsporen. Naast de hoeveelheid conidia op de bloem zijn voor een risicovoorspelling verdere variabelen belangrijk: de gevoeligheid van de bloem, afhankelijk van de cultivar en de teeltoomstandigheden, en de kwaliteit van de conidia, hun vitaliteit en infectieusiteit. De ontwikkeling van een exacte risicovoorspeller is vandaar zeer complex.

Productie van gerbera bij een hoge instralingintensiteit geeft minder aantasting van het product in de naogst (Kerssies, 1994). Dit wordt bevestigd door Wessel en Van der Mei (2002) die instraling en keuringsgegevens voor gerbera voor een periode van een jaar vergelijken. Het effect van straling kan te maken hebben met een direct effect op de infectieusiteit van de conidia. Volgens Kerssies (1994) heeft instraling geen direct effect op de weerstand van de gerberabloem. Maar instraling kan ook een effect hebben op het microklimaat, bijvoorbeeld op de verhoging van de temperatuur van gewasoppervlakten met als gevolg lagere infectiekansen voor *B. cinerea*. Verder kan instraling sporulatie van *B. cinerea* stimuleren (Nicot *et al.*, 1996), maar instraling ook de vitaliteit van conidia van *B. cinerea* verlagen (Rotem en Aust, 1991). Het overall effect van instraling is nog niet goed in te schatten en op grond van de vele mogelijke interacties ook lastig te onderzoeken.

De contaminatie van bloemen met conidia van *B. cinerea* en hun aantasting is afhankelijk van de concentratie van infectieuze sporen in de kaslucht (Kerssies, 1994). In de zomer is de infectieusiteit van de conidia laag als gevolg van de hoge instraling en de hoge VPD. In het najaar en winter zijn dus lagere gehalten aan sporen in de lucht voldoende om schade te veroorzaken. Verlaging van de sporenconcentraties in de kaslucht is in beide situaties een maatregel om de ziekte te beheersen. Verwijderen van voor sporulatie geschikt afgestorven gewasresten is een optie, de andere optie is het droog houden van de gewasresten als potentiële bronnen van conidia van *B. cinerea* (Kerssies, 1994).

## 6.4 Conclusies

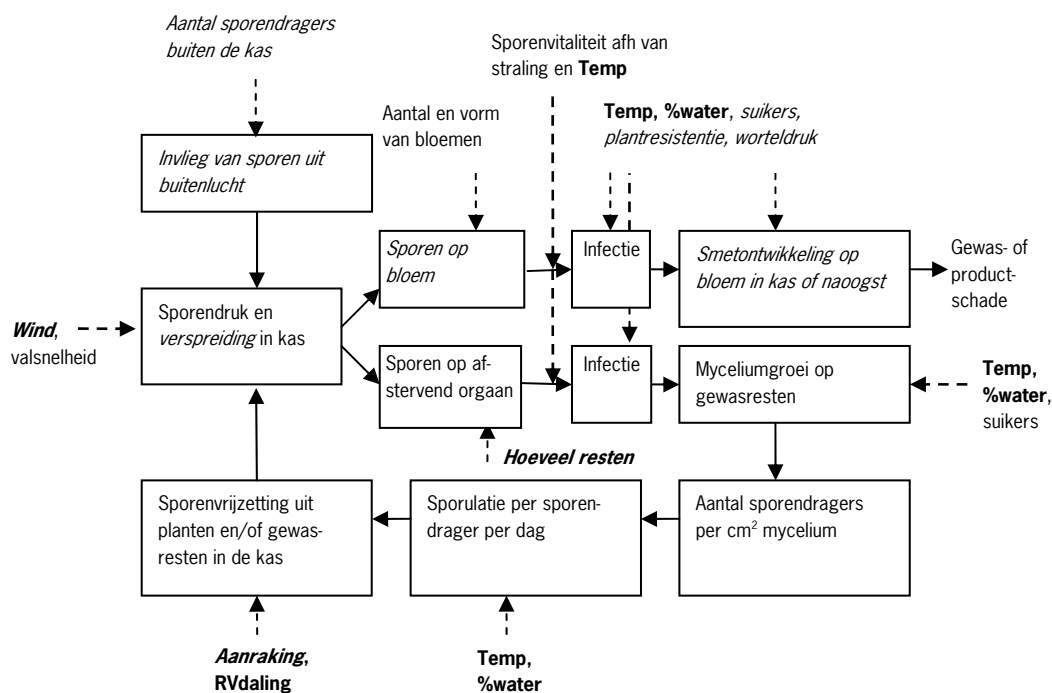
Het effect van teeltfactoren op de gevoeligheid van gerbera of andere snijbloemgewassen is moeilijk in kaart te brengen. Gegevens uit de literatuur zijn tegenstrijdig en vaak niet eenduidig. Verder berusten veel gegevens op onderzoek naar correlaties tussen omgevingsfactoren en het optreden van aantasting door *B. cinerea* (Kerssies, 1994; Wessels en Van der Mei, 2002, 2003; Sloomweg *et al.*, 2005). Vooral indien veel variabelen in dit soort onderzoek mee worden genomen, dan zijn geïdentificeerde correlaties vaak niet sterk en met elkaar verstrengeld. Uitspraken over correlaties kunnen voor de ontwikkeling van hypothesen gebruik worden. Het is dan altijd noodzakelijk de hypothesen te toetsen in experimenteel onderzoek om aan te tonen of er een werkelijke oorzakelijke samenhang bestaat. Indien er bij voorbeeld een (zwakke) samenhang wordt geconstateerd tussen de situatie in de verwerkingsruimte van de geogste gerbera en *Botrytis*-aantasting kan dit leiden tot de hypothese dat dagelijks schoon maken van de verwerkingsruimte schade zal verminderen. Maar aannemelijker is dat een bedrijfsvoering die op een schone verwerkingsruimte let ook op een schone kas zal letten. Het oorzakelijke verband is dan te zoeken in de lagere sporendruk in de kas. Het schoonhouden van de verwerkingsruimte zal dan ook geen enkele invloed hebben op de productkwaliteit. Met onderzoek naar de sporenconcentraties in kaslucht en de lucht in verwerkingsruimtes en experimenteel onderzoek naar het effect van de sporenconcentraties in de diverse productiefasen kunnen de hypothesen getoetst worden. Het ontwikkelen van maatregelen alleen op grond van gevonden correlaties zonder verdere kritische toetsing is niet raadzaam.



## 7. Evaluatie en conclusies

### 7.1 Is er voldoende kwantitatieve kennis voor het modelmatig voorspellen van *Botrytis cinerea* aantasting in gerbera?

De opeenvolging van de processen van *Botrytis*-aantasting, en het relatieve belang ervan, is in grote mate bekend. Een overzicht van deze processen is gegeven in Figuur 2. Dergelijke kennis is te benutten in een voorspellend model, maar daarbij constateren we nog hiaten in de kennis (schuingedrukt in Figuur 2), zoals de aanvoer van sporen uit de buitenlucht, de kwetsbaarheid van de bloem en de bijdrage van gewasresten aan sporendruk.



Figuur 2. Processen die een rol spelen bij *Botrytis*-schade in gerbera. Doorgetrokken pijl: stroom; onderbroken pijl: factor; schuingedrukt: kwantitatief weinig van bekend; vet: door teler te sturen.

De vraag is of er momenteel voldoende kennis is om een voorspellend simulatiemodel mee te construeren. Er bestaan meerdere studies waarin voorspellingen en beslissingsondersteuning t.a.v. mogelijke aantasting worden gerealiseerd (Kerssies, 1994; Tantau en Lange, 2003; Wanders, 2004; Xu *et al.*, 2000), maar alleen bij Kerssies lijkt de verklaarde variantie voldoende voor verdere toepassing. Dergelijke kennis geldt specifiek voor de betreffende locatie, en studies aan andere gewassen verlenen alleen kwalitatief inzicht t.a.v. *Botrytis* bij gerbera. De resultaten van Salinas *et al.* (1989) en Kerssies (1994) zijn bruikbaar als risicoschatter, maar Darras *et al.* (2004) toont in o.a. hun werk veel tegenstrijdigheden aan in hun werk. Darras vindt zelf, ondanks zorgvuldig experimenteel onderzoek, geen relatie tussen aantasting (bij Freesia) en omgevingsfactoren. Op grond van alle literatuur kunnen we stellen dat een relatie tussen schimmelontwikkeling en groeiomstandigheden op het blad goed kwantificeerbaar is, maar dat voor de relatie tussen kasklimaat en microklimaat goed onderbouwde, kwantitatieve kennis vooralsnog ontbreekt. Deze witte

vlek geldt vooral voor relatieve luchtvochtigheid in de kas: aantasting zou volgens Kerssies (1994) boven 70% (in combinatie met laag lichtniveau), en volgens een praktijkadvies boven 85% (Rijdsijk en De Groot, 2005) optreden. Maar het gaat om de RV op het blad: als daar de RV hoger dan 95% is, ontstaat schimmelinfectie (Köhl *et al.*, 1992). Kerssies' relatie tussen stralingsniveau en optreden van infectie is zeer nuttig voor voorspellingen. Nadeel is dat zijn relatie geen onderscheid maakt tussen effect op de sporenvitaliteit en effect op plantweerbaarheid. Het effect van licht op sporenvitaliteit apart is wel bepaald (Rotem en Aust, 1991). Plantweerbaarheid wordt door vele teeltmaatregelen beïnvloed (rassenkeuze, water- en meststoffengif, etc.), maar ook een verschil in kastransmissie zal de relatie met straling wijzigen.

Bovengenoemde aspecten betreffen vooral de condities m.b.t. infectie. De kans op infectie wordt tevens bepaald door de sporendruk. Hiervoor is kwantitatieve kennis nodig over de hoeveelheid sporulerend weefsel. Dit is m.b.t. een gerberagewas nooit gekwantificeerd. In kwalitatieve zin weten we dat deze hoeveelheid afhankelijk is van de leeftijd van het gewas en of de teler wel of niet regelmatig (jaarlijks of meerdere keren per jaar) het oude blad afmaait en afvoert. De hoeveelheid sporulatie op dit dode blad zal wel sterk afhankelijk zijn van vocht. Publicaties over de waterdynamiek in dood bladmateriaal zijn niet vindbaar.

Om het modelgebaseerd voorspellen en sturen mogelijk te maken, zou er in aanvulling op het vele reeds uitgevoerde *Botrytis*-onderzoek nog antwoord op de volgende vragen moeten komen:

- Wat bepaalt of een bloem weerbaar is of niet. Wat is het belang van de fysieke stevigheid van het weefsel, en van mogelijke chemische processen, in relatie tot voeding.
- Waar in de keten vindt de infectie van de bloemen plaats. Zijn sporen op de bloembladeren al gekiemd voordat het de naooogst ingaat of is er alleen sprake van hechting.
- Hoeveel sporulerend weefsel is aanwezig, en wat geeft dat voor sporendruk.
- Wat is de relatie tussen kasklimaat, gemeten in de meetbox, en het microklimaat rond bloem en (dode) bladeren. Dit is te berekenen, mits we meer weten over luchtbeweging, de hoeveelheid stilstaande vochtige lucht binnen het gewas en de temperatuurdynamiek van blad en bloem (i.v.m. condensatie).

Welke metingen zijn noodzakelijk om bovengenoemde vragen met kwantitatieve kennis te beantwoorden?

- Studie van fysiologie, morfologie en schimmelinfectiegevoeligheid in afhankelijkheid van groeicondities. Hierbij betreffen de groeicondities zowel de water- en nutriëntenhuishouding als het klimaat rond de bloem, in en boven het bladpakket.
- Monitoren van optreden van infecties op de bloem, in de kas en in de naooogst, en bijbehorend klimaat.
- Metten van hoeveelheid besmet weefsel (% *Botrytis*) op dood blad.
- Door monitoring van klimaatcondities op het blad en condities in de kaslucht (i.e. meetbox) kan de relatie tussen beide condities gekwantificeerd worden, met de nadruk op luchtvochtigheid en temperatuur.

## 7.2 Conclusies en witte vlekken

*Botrytis* is de meest voorkomende en meest schadelijke schimmel in de gerberateelt. Bloemweefsel is een zeer toegankelijk infectiepunt voor *Botrytis*, waarvan de sporen alleen bij vocht kunnen ontkiemen. Het risico op schimmelaantasting lijkt niet even groot gedurende de teelt: combinatie van vatbaarheid en vitaliteit van sporen komen meestal voor in voorjaar en najaar. Kennis is nog nodig over de vatbaarheid van bloemen en de periode hoe lang bloemen nat blijven, en de omstandigheden die daarop van invloed zijn. Verder is de aantasting afhankelijk van de hoeveelheid conidia van *B. cinerea* die op de bloemen terecht kunnen komen. Onderzoek van Kerssies toont de relatie tussen sporendruk en aantal kiemende sporen op de bloem aan. Er bestaan voorspellingsmodellen voor: een modelmatige kwantificering van sporendruk (primair inoculum) als gevolg van groeiomstandigheden (o.a. temperatuur, rv, aantal sclerotia) zijn voor *Botrytis elliptica* in lelie ontwikkeld door De Kraker *et al.* (2005). Dit model is goed toepasbaar in gerbera.

Infecties op bloem, blad en vrucht ontstaan alleen na natslag, en dit vindt alleen plaats als de organen kouder zijn dan de omgevingslucht (en de RV hoog genoeg is voor dauwvorming), of indien er weinig of niet gestookt wordt. Dit laatste blijkt vooral uit ervaringen in niet verwarmde kassen in Zuid Europa (Nicot en Baille, 1996). Voor modelleren van optreden en duur van bladnat of lage VPD in de boundary layer, zullen relatie tussen temperatuur in kas en gewas, RV en luchtbeweging via metingen vastgesteld moeten worden. Als eenmaal het microklimaat bij blad en

bloem bekend is, is de infectiekans te berekenen via de reeds aanwezige kennis van de relaties tussen bladnatduur, temperatuur en infectie, zie bijv. de risicoschatter bij aardbei (BoWaS, Opticrop©; Wander (2004); Van den Ende *et al.* (2000)).

De vraag is welke teeltomstandigheden de weerbaarheid van de plant c.q. bloem beïnvloeden zodat de infectie en laesieontwikkeling zich minder snel voordoen. Praktijkervaringen wijzen op een snellere uitgroei als de plant minder vitaal en groeikrachtig is. Inderdaad zal de schimmel op snellere wijze een zwakke cel kunnen infecteren (minder stevige celwand, minder fysieke druk door lagere turgor). De vraag is echter, welke teeltcondities tot dit zwakkere weefsel leiden. Gesteld dat zwakker weefsel synoniem is met een minder sterk gewas, worden vanuit de teeltpraktijk veel redenen genoemd hoe een gewas te versterken maar dit is meestal niet wetenschappelijk onderbouwd. Onderzoeksresultaten m.b.t. smetgevoeligheid van het gewas berusten meestal op correlaties tussen omgevingsfactoren en het optreden van aantasting door *B. cinerea* (Kerssies, 1994; Wessels en Van der Mei, 2002, 2003; Slootweg *et al.*, 2005). Dergelijk onderzoek kan geen onderscheid maken tussen gewasgevoeligheid enerzijds, en sporendruk en sporenvitaliteit anderzijds. De gewasgevoeligheid wordt daarbij afgeleid uit een aspect dat niet apart gemeten is (i.e. worteldruk), en de onderliggende mechanismen zijn niet goed geduid. Het is noodzakelijk hiervoor hypothesen op te stellen en te toetsen in experimenteel onderzoek om aan te tonen of er een werkelijke oorzakelijke samenhang bestaat. Het ontwikkelen van maatregelen alleen op grond van gevonden correlaties zonder verdere kritische toetsing is niet verstandig. In vakbladen wordt gesproken over straling-afhankelijk stoken als maatregel om een weerbaar gewas te telen. Het lijkt verdedigbaar dat een goede balans tussen planttemperatuur en lichtcondities, maar ook tussen CO<sub>2</sub>-assimilatie en stikstofvoorziening het meeste bijdraagt aan een goed plantfunctioneren. Een verdere verhoging van de weerbaarheid is wellicht mogelijk door de kasplant bloot te stellen aan een lichte, in de natuur vaak voorkomende, stress zoals verlaagde beschikbaarheid van stikstof of water. Dit lijkt plausibel maar is niet wetenschappelijk onderzocht.

Hierboven is ingegaan op aspecten t.a.v. het optreden van infectie. Ten aanzien van de aanvoer van sporen kunnen mogelijk ook enkele teeltmaatregelen worden voorgesteld aan de hand van de in deze literatuurstudie genoemde onderzoeksresultaten. Zo kan de sporendruk o.a. verminderd worden door het regelmatig verwijderen van dood blad, een goede bedrijfshygiëne (schone kas en verwerkingsruimte), het vermijden van koude, vochtige plekken in de kas waar de schimmel zich kan vermeerderen. Er blijft echter onderzoek nodig t.a.v. de kwantificering van sporendruk op basis van de teeltsituatie.

Samenvattend kunnen we de volgende meest belangrijke onderzoeksvragen onderscheiden:

1. De lokale klimaatcondities: we weten weinig van het microklimaat door beperkte kennis van relatie kasklimaat-microklimaat: hierbij speelt de invloed van luchtbeweging op de vochttoestand van de boundarylayer (grenslaag) van blad/bloem een grote rol.
2. De ruimtelijke sporenverspreiding in de kas onder invloed van ventilatie, telersactiviteiten, e.d.
3. De invloed van plantstatus op weerbaarheid tegen infectie (zowel via directe penetratie als via wonden)
4. Welke invloed heeft dood plantenmateriaal op sporendruk

Dit neemt niet weg dat in de praktijk men al bepaalde handvatten heeft om in ieder geval de kans op infectie te minimaliseren. Er bestaan meerdere DLV-praktijkadviezen (Wessels, Verberne) die, ongeacht de hoeveelheid kwetsbare plantorganen en sporendruk, een set maatregelen noemen die als een 'zero-tolerance' de risico's uitbannen. Deze adviezen verhogen echter wel het stookgedrag.





## 8. Referenties

- Alderman, S.C. & M.L. Lacy, 1983.  
Influence of dew period and temperature on infection of onion leaves by dry conidia of *Botrytis squamosa*. *Phytopathology* 73: 1020-1023.
- Alderman, S.C. & M.L. Lacy, 1984a.  
Influence of temperature and water potential on growth of *Botrytis allii*. *Canadian Journal of Botany* 62: 1567-1570.
- Alderman, S.C. & M.L. Lacy, 1984b.  
Influence of temperature and moisture on growth and sporulation of *Botrytis squamosa*. *Canadian Journal of Botany* 62: 2793-2797.
- Alderman, S.C., M.L. Lacy & K.L. Everts, 1985.  
Influence of interruptions of dew period on numbers of lesions produced on onion by *Botrytis squamosa*. *Phytopathology* 75: 808-810.
- Berlinger, M.J., W.J. Jarvis, T.J. Jewett & S. Lebiush-Mordechi, 1999.  
Management the greenhouse, crop and crop environment. In: Albajes, R., M.L. Gullino, J. van Lenteren and Y. Elad (eds.) *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 97-123.
- Boff, P., J. de Kraker, M. Gerlagh & J. Köhl, 2003.  
The role of petals in development of grey mould in strawberry. *Fitopatologia Brasileira* 28: 76-83.
- Boogaard, G. van der, M. Mensink & M. Vollebregt, 2004.  
Houdbaarheid en Koeling, Sierteeltgewassen. PR-rapport 074.
- Broome, J.C., J.T. English, J.J. Marois, B.A. Latorre & J.C. Aviles, 1995.  
Development of an infection model for *Botrytis* bunch rot of grapes based on wetness duration and temperature. *Phytopathology* 85: 97-102.
- Burrage, S.W., 1971.  
The micro-climate at the leaf surface. In: Preece and Dickinson *Ecology of leaf Surface Micro-organisms*, pp 91-101.
- Burrage, S.W., 1976.  
Aerial microclimate around plant surfaces. In: Dickinson, C.H. and T.F. Preece (eds.) *Microbiology of Aerial Plant Surfaces*. Academic Press, London, pp. 173-184.
- Darras, A.I., D.C. Joye & L.A. Terry, 2004.  
A survey of possible associations between preharvest environment conditions and postharvest rejections of cut freesia flowers. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 44: 103-108.
- Diem, H.G., 1971.  
Effect of low humidity on the survival of germinated spores commonly found in the phyllosphere. In: Preece and Dickinson *Ecology of leaf Surface Micro-organisms*, pp. 211-219.
- Dik, A. & A.N.M. de Koning, 1996.  
Influence of climate on epidemiology of *Botrytis cinerea* in cucumber. Abstract X<sup>th</sup> International *Botrytis* Symposium, June 1996, Wageningen, The Netherlands.
- Dik, A.J. & J.P. Wubben, 2004.  
Epidemiology of *Botrytis cinerea* diseases in greenhouses. In: Elad, E., B. Williamson, P. Tudzynski and N. Delen (eds.) *Botrytis: Biology, pathology and control*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 319-331.
- Eden, M.A., R.A. Hill, R. Beresford & A. Steward, 1996.  
The influence of inoculum concentration, relative humidity, and temperature on infection of greenhouse tomatoes by *Botrytis cinerea*. *Plant Pathology* 45: 795-806.
- Fernandes, J.M., J.C. Sutton & T.D.W. James, 1991.  
A sensor for monitoring moisture of wheat residues: Application in ascospore maturation of *Pyrenophora tritici-repentis*. *Plant Disease* 75: 1101-1105.

- Fitt, B.D.L., N.F. Creighton & A. Bainbridge, 1985.  
Role of wind and rain in dispersal of *Botrytis fabae* conidia. Transactions of the British Mycological Society 85: 307-312.
- Friedrich, S., D. Gebelein & C. Boyle, 2005.  
Control of *Botrytis cinerea* in glasshouse fuchsia by specific climate management. European Journal of Plant Pathology 111: 249-262.
- De Kraker, J., J.E. van den Ende, W.A.H. Rossing, 2005.  
Control strategies with reduced fungicide input for *Botrytis* leaf blight in lily – a simulation analysis. Crop Protection 24, 157-165.
- Giraud, T., D. Fortini, C. Levis, C. Lamarque, P. Leroux, K. LoBuglio & Y. Brygoo, 1999.  
Two sibling species of the *Botrytis cinerea* complex, *transposa* and *vacuma*, are found in sympatry on numerous host plants. Phytopathology 89: 967-973.
- Gegory, P.H. & J.M. Hirst, 1957.  
The summer air-spora at Rothamsted in 1952. The Journal of general Microbiology 17: 135-152.
- Groente en Fruit, 2002.  
Week 13.
- Hammer, P.E. & K.B. Evensen, 1996.  
Effects of the production environment on the susceptibility of rose flowers to postharvest infection by *Botrytis cinerea*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 121: 314-320.
- Hausbeck, M.K. & S.P. Pennypacker, 1991.  
Influence of grower activity on concentrations of airborne conidia of *Botrytis cinerea* among geranium cuttings. Plant Disease 75: 1236-1243.
- Hausbeck, M.K., S.P. Pennypacker & R.E. Stevenson, 1996.  
The use of forced heated air to manage Botrytis stem blight of geranium stock plants in a commercial greenhouse. Plant Disease 80: 940-943.
- Hoffland, E., M.L. van Beusichem & M.J. Jeger, 1999.  
Nitrogen availability and susceptibility of tomato leaves to *Botrytis cinerea*. Plant and Soil 210: 263-272.
- Holz, G., S. Coertze & B. Williamson, 2004.  
The ecology of *Botrytis* on plant surfaces. In: Elad, E., B. Williamson, P. Tudzynski and N. Delen (eds.) *Botrytis: Biology, pathology and control*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 9-24.
- Jarvis, W.R., 1960.  
An apparatus for studying hygroscopic responses in fungal conidiophores. Transactions of the British Mycological Society 43: 525-528.
- Jarvis, W.R., 1962.  
The dispersal of spores of *Botrytis cinerea* Fr. in a raspberry plantation. Transactions of the British mycological Society 45: 549-559.
- Jarvis, W.R., 1980a.  
Taxonomy. In: Coley-Smith, J.R., K. Verhoeff and W.R. Jarvis (eds.) *The Biology of Botrytis*. Academic Press, London, pp 1-19.
- Jarvis, W.R., 1980b.  
Epidemiology. In: Coley-Smith, J.R., K. Verhoeff and W.R. Jarvis (eds.) *The Biology of Botrytis*. Academic Press, London, pp 219-250.
- Jarvis, W.R., 1989.  
Managing diseases in greenhouse crops. Plant Disease 73: 190-194.
- Jersch, S., C. Scherer, G. Huth & E. Schlösser, 1989.  
Proanthocyanidins as basis for quiescence of *Botrytis cinerea* in immature strawberry fruits. Journal of Plant Disease and Plant Protection 96: 365-378.
- Kaarsemaker, R., 2004.  
Korte druppelperiode geeft beste herstel bij verticilliumaantasting. LTO gewasnieuws Tomaat 7, 7, 20 nov 2004.
- Kerssies, A., 1994.  
Epidemiology of *Botrytis* spotting on gerbera and rose flowers grown under glass. Proefschrift Landbouwniversiteit, Wageningen.

- Kerssies, A., A.I. Bosker-van Zessen & H.D. Frinking, 1998.  
 Impaction of conidia of *Botrytis cinerea* in glasshouses on different spore trap orientations. *Crop protection* 17: 181-183.
- Kerssies, A. & H.D. Frinking, 1996.  
 Relations between glasshouse climate and dry weight of petals, epicuticular wax, cuticle, pre-harvest flowering period and susceptibility to *Botrytis cinerea* of gerbera and rose flowers. *European Journal of Plant Pathology* 102: 257-263.
- Kerssies, A., A.I. Bosker-van Zessen, C.A.M. Wagemakers & J.A.L. van Kan, 1997.  
 Variation in pathogenicity and DNA polymorphism among *Botrytis cinerea* isolates sampled inside and outside a glasshouse. *Plant Disease* 81: 781-786.
- Kerssies, A., 1993a.  
 Influence of environmental conditions on dispersal of *Botrytis cinerea* conidia and post-harvest infection of gerbera flowers grown under glass. *Plant Pathology* 42: 754-762.
- Kerssies, A., 1993b.  
 Horizontal and vertical distribution of airborne conidia of *Botrytis cinerea* in a gerbera crop grown under glass. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 99: 303-311.
- Kerssies, A., 1994.  
 Effects of temperature, vapour pressure deficit and radiation on infectivity of conidia of *Botrytis cinerea* and on susceptibility of gerbera petals. *European Journal of Plant Pathology* 100: 123-136.
- Köhl, J. & N.J. Fokkema, 1998.  
 Biological control of necrotrophic foliar fungal pathogens. In: Boland, G.J. and L.V. Kuykendall (eds.) *Plant-Microbe Interactions and Biological control*, Marcel Dekker, New York, pp. 49-88.
- Köhl, J., W.M.L. Molhoek, C.H. van der Plas & N.J. Fokkema, 1995.  
 Suppression of sporulation of *Botrytis* spp. as a valid biocontrol strategy. *European Journal of Plant Pathology* 101: 251-259.
- Köhl, M.C. Krijger & G.J.T. Kessel, 1992.  
 Drought tolerance of *Botrytis squamosa*, *B. aclada* and potential antagonists. In: *Recent advances in Botrytis research*, (Verhoeff, K., N.E. Malathrakis and B. Williamson, eds.), Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, pp. 206-210.
- Köhl, J. & W.M.L. Molhoek, 2001.  
 Effect of water potential on conidial germination and antagonism of *Ulocladium atrum* against *Botrytis cinerea*. *Phytopathology* 91: 485-491.
- Körner, O. & H. Challa, 2003.  
 Process-based humidity control regime for greenhouse crops. *Computers and Electronics in Agriculture* 39: 173-192.
- Körner, O. & H. Challa, 2004.  
 Temperature integration and process-based humidity control in chrysanthemum. *Computers and Electronics in Agriculture* 43: 1-21.
- Ma, Z. & T.J. Michailides, 2005.  
 Genetic structure of *Botrytis cinerea* populations from different host plants in California. *Plant Disease* 89: 1083-1089.
- Martinez, F., D. Blancard, P. Lecomte, C. Levis, B. Dubos & M. Fermaud, 2003.  
 Phenotypic differences between *vacuina* and *transposa* subpopulations of *Botrytis cinerea*. *European Journal of Plant Pathology* 109: 479-488.
- Martinez, F., B. Dubos & M. Fermaud, 2005.  
 The role of saprotrophy and virulence in the population dynamics of *Botrytis cinerea* in vineyards. *Phytopathology* 95: 692-700.
- Meng, X.C. & X.T. Wang, 2004.  
 Regulation of flower development and anthocyanin accumulation in *Gerbera hybrida*. *Journal of Horticultural Science and Technology* 79: 131-137.
- Meng, X.C., T. Xing & X.T. Wang, 2004.  
 The role of light in the regulation of anthocyanin accumulation in *Gerbera hybrida*. *Plant Growth Regulation* 44: 243-250.

- Moyano, C. & P. Melgarejo, 2002.  
Survival of *Botrytis cinerea* in soil in South-Eastern Spain. *Journal of Phytopathology* 150: 536-540.
- Nair, N.G. & R.N. Allen, 1993.  
Infection of grape flowers and berries by *Botrytis cinerea* as a function of time and temperature. *Mycological Research* 97: 1012-1014.
- Nicot, P.C. & A. Baille, 1996.  
Integrated control of *Botrytis cinerea* on greenhouse tomatoes. In: Morris, C.E., P.C. Nicot and C. Nguyen-The (eds.) *Aerial Plant Surface Microbiology*, Plenum Press, New York, pp. 169-189.
- O'Neill, T.M., D. Shtienberg & Y. Elad, 1997.  
Effect of some host and microclimate factors on infection of tomato stems by *Botrytis cinerea*. *Plant Disease* 81: 36-40.
- Paternotte, P., 2006.  
Minder *Botrytis* bij komkommer door enten en perliet. *Onder Glas* 3.
- Pfender, W.F., 1996.  
Microbial interactions preventing fungal growth on senescent and necrotic aerial plant surfaces. In: Morris, C.E., P.C. Nicot and C. Nguyen-The (eds.) *Aerial Plant Surface Microbiology*, Plenum Press, New York, pp. 125-138.
- Rotem, J. & H.J. Aust, 1991.  
The effect of ultraviolet and solar radiation and temperature on survival of fungal propagules. *Journal of Phytopathology* 133: 76-84.
- Rotem, J., B. Wooding & D.E. Aylor, 1985.  
The role of solar radiation, especially ultraviolet, in the mortality of fungal spores. *Phytopathology* 75: 510-514.
- Salinas, J., D.C.M. Glandorf, F.D. Pivacet & K. Verhoeff, 1989.  
Effects of temperature, relative humidity and age of conidia on the incidence of spotting on gerbera flowers caused by *Botrytis cinerea*. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 95: 51-64.
- Seyb, A.M., 2003.  
In: Holz, G., S. Coertze and B. Williamson, 2004. The ecology of *Botrytis* on plant surfaces. In: Elad, E., B. Williamson, P. Tudzynski and N. Delen (eds.) *Botrytis: Biology, pathology and control*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 9-24.
- Sirjusingh, C. & J.C. Sutton, 1996.  
Effects of wetness duration and temperature on infection of geranium by *Botrytis cinerea*. *Plant Disease* 80: 160-165.
- Slootweg, G., M.A. ten Hoope & J.P. Wubben, 2005.  
Bedrijfsvergelijkend onderzoek Lisianthus. De invloed van de teeltomstandigheden op *Botrytis*-aantasting en houdbaarheid. *Praktijkonderzoek Plant and Omgeving*, PPO projectnr 41313019.
- Sosa-Alvarez, M., L.V. Maden & M.A. Ellis, 1995.  
Effects of temperature and wetness duration on sporulation of *Botrytis cinerea* on strawberry leaf residues. *Plant Disease* 79: 609-615.
- Tantau, H.-J. & D. Lange, 2003.  
Greenhouse climate control: an approach for integrated pest management. *Computers and Electronic in Agriculture* 40: 141-152.
- Vakblad voor de Bloemisterij, 1993.  
Herkennen van afwijkingen (niet veroorzaakt door ziekten en plagen). Nr. 30a, p.15.
- Van Baarlen, P., L. Legendre & J.A.L. Kan, 2004.  
Plant defence compounds against *Botrytis cinerea*. In: Elad, E., B. Williamson, P. Tudzynski and N. Delen (eds.) *Botrytis: Biology, pathology and control*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 143-155.
- Van den Ende, J.E., M.G. Pennock-Vos, C. Bastiaansen, A.Th.J. Koster & L.J. van der Meer, 2000.  
BoWaS: a weather-based warning system for the control of *Botrytis* blight in lily. *Acta Hort.* 519, 215-220.
- Walter, M., K.S.H. Boyd-Wilson, J.H. Perry, P.A.G. Elmer & C.M. Frampton, 1999.  
Survival of *Botrytis cinerea* conidia on kiwifruit. *Plant Pathology* 48: 823-829.

- Wessels, G. & M. van der Mei, 2002.  
Inventarisatie van bestaande theoretische kennis en in de praktijk uitgevoerde teeltmaatregelen in relatie tot beheersbaarheid van *Botrytis* in gerbera. Projectverslag, DLV Facet.
- Wessels, G. & M. van der Mei, 2003.  
Inventarisatie van bestaande theoretische kennis en in de praktijk uitgevoerde teeltmaatregelen in relatie tot beheersbaarheid van *Botrytis* in gerbera. Projectverslag, DLV Facet.
- Wolf, J.M. van der, P.S. van der Zouwen, J. Köhl, S.O.C. Groot & J.H.W. Bergervoet, 2003.  
Flow cytometry for detection of plant pathogens. Abstract, 8<sup>th</sup> International Congress of Plant Pathology, 2-7 Februari 2003, Christchurch, Nieuw Zeeland.
- Xu, X., D.C. Harris & A.B. Berrie, 2000.  
Modeling infection of strawberry flowers by *Botrytis cinerea* using field data. *Phytopathology* 90: 1367-1374.
- Yunis, H., Y. Elad & Y. Mahrer, 1990.  
Effects of air temperature, relative humidity and canopy wetness on grey mould of cucumbers in unheated greenhouses. *Phytoparasitica* 18: 203-215.
- Yunis, H., D. Shtienberg, Y. Elad & Y. Mahrer, 1994.  
Qualitative approach for modelling outbreaks of grey mould epidemics in non-heated cucumber greenhouses. *Crop Protection* 13: 99-104.
- Wander, J., 2004.  
BOS *Botrytis* heeft perspectief. *Gewasnieuws Aardbei*, 8 mei 2004, nr. 2.
- Zhang, W. & W.F. Pfender, 1992.  
Effect of residue management on wetness duration and ascocarp production by *Pyrenophora tritici-repentis* in wheat residue. *Phytopathology* 83: 1288-1293.

