

Perspectieven voor
veredeling op resistentie
tegen meeldauw in
aardbei: een literatuur-
studie

9651 1981 61

cpro-dlo



sign. VS 68925 stacks

**PERSPECTIEVEN VOOR VEREDLING OP
RESISTENTIE TEGEN MEELDAUW IN
AARDBEI**

**Een literatuurstudie in opdracht van
STIVEKTU**

**Ir. P.C.L. van Rijbroek & ir. E.J. Meulenbroek
Afdeling Groente- en Fruitgewassen,
CPRO-DLO**

**Dienst Landbouwkundig onderzoek (DLO)
Centrum voor Plantenveredelings- en
Reproductieonderzoek (CPRO-DLO)
Droevendaalsesteeg 1
Postbus 16
6700 AA Wageningen
Telefoon: 0317-477000
Telefax: 0317-418094**

IGN 910461

Voorwoord

Dit onderzoek is uitgevoerd in het kader van het onderzoeksproject 'Veredelingsonderzoek naar resistentie tegen roodwortelrot in aardbei'(looptijd: 1 oktober 1993 - 30 september 1996) dat mede gefinancierd is door de Stichting Veredeling Tuinbouwgewassen (Stivektu). In het kader van dit onderzoek is genetisch onderzoek verricht om een efficiënte veredeling op resistentie tegen roodwortelrot te ondersteunen. Daarnaast is op verzoek van de begeleidingscommissie een oriënterend onderzoek uitgevoerd naar de mogelijkheden van veredeling op meeldauwresistentie bij aardbei.

Meeldauwresistentie is vooral van belang in de beschermde teelten van aardbeien. De belangrijkste beschermde teelt is momenteel de doorteelt, hierbij worden gekoelde wachtbedplanten opgeplant in juli/augustus. Dit gewas geeft een matige produktie in het najaar en levert in het voorjaar een tweede grotere produktie. De najaarsproduktie valt in een periode waarbij de problemen met meeldauw groot zijn en de bestrijding moeilijk is. Het onderzoek naar meeldauwresistentie is tweeledig. Enerzijds is een uitgebreid literatuuronderzoek verricht en anderzijds zijn een aantal oriënterende proeven uitgevoerd. Dit verslag betreft het literatuuronderzoek.

Bij de totstandkoming van dit verslag zijn wij dank verschuldigd aan de collega's Remmelt Groenwold, Cees van de Lindeloof, Ton den Nijs en Henk Schouten voor kritisch commentaar.

Februari 1996
Pieter van Rijbroek
Bert Meulenbroek

Inhoudsopgave

1. Inleiding	1
2. De schimmel	2
3. Toetsmethoden	4
3.1 Inoculatiemethoden	4
3.2 Toetsmethoden bij aardbei	5
3.3 Toetsmethoden bij andere gewassen	5
3.4 Zaailingtoetsen	6
3.5 Ontwikkelingsstadium van de plant	7
4. Beoordeling van het resistentieniveau	8
5. Genetisch onderzoek	10
5.1 overerving	10
5.2 resistentiebronnen	11
6 Conclusies en aanbevelingen	12
7 Literatuur	14
Bijlage: Beschreven resistentieniveau tegen meeldauw van een aantal aardbeirassen	17

1. Inleiding

Echte meeldauw van aardbei, veroorzaakt door (*Sphaerotheca alchemillae* (Grev.) Junell. (synoniem: *S. macularis* (Wall. ex Fr.) f.sp. *fragariae* is, mondiaal gezien, een groot probleem in de aardbeienteelt waarbij de economische schade aanzienlijk kan oplopen. Naast produktieverlies, als gevolg van verminderde assimilatie, is er sprake van een ernstig kwaliteitsverlies als gevolg van aangetaste vruchten. Gooding et al.(1981) rapporteerde verliezen die opliepen tot 60%.

De schimmel komt overal ter wereld voor waar aardbeien geteeld worden (Corke & Jordan, 1978). In de gematigde gebieden zijn de problemen kleiner vanwege het vochtige klimaat (MacLachlan, 1978; Gooding et al., 1981).

Momenteel speelt in de vollegrondsteelt in Nederland meeldauw nog geen grote rol. Door teeltmaatregelen en de inzet van chemische bestrijdingsmiddelen kan de ziekte goed onder controle worden gehouden. De kans op aantasting wordt groter door de sanering van middelen en/of het optreden van schimmelresistenties tegen bepaalde middelen. In de beschermde teelten, waar de aardbeienteelt naar toe tendeert, zijn de problemen groter. Mede door de gunstige milieuomstandigheden in de kas/tunnel kan de schimmel zich snel ontwikkelen. Voor de korte termijn liggen grootste problemen bij de doorteelt. De bestrijdingsmogelijkheden zijn in het najaar beperkt vanwege de vruchtproductie. Een lichte aantasting heeft al snel produktieverlies tot gevolg, maar leidt ook tot een verhoogde infectiedruk waardoor in het voorjaar al vroeg aantasting op kan treden.

2. De schimmel

De schimmel *S. macularis* is een strikt biotrofe ectoparasiet en behoort tot de klasse van de ascomyceten. De schimmel vermeerderd zich hoofdzakelijk ongeslachtelijk via conidiën en onder slechte klimaatomstandigheden geslachtelijk via ascosporen in cleistothecia.

S. macularis f.sp. *fragariae* is zeer gewasspecifiek. Naast aardbei en aan aardbei verwante soorten kan deze schimmel alleen ganzerik (*Potentilla fragariastrum*) aantasten (Peries, 1962a; Maas, 1984).

Aantasting kan in alle plant-, bloem- en vruchtstadia plaatsvinden. Aangetast blad vertoont bruine en paarse vlekken. Aantasting van de bloem leidt tot een verminderde pollenproductie en -kieming wat resulteert in een slechte vruchtzetting. Aangetaste groene vruchten worden hard en rijpen niet af. Rijpe aangetaste vruchten worden zacht en pulpachtig en zijn waardeloos (Corke & Jordan, 1978; Maas, 1984; Leu et al., 1990; Strand, 1994). Licht besmette vruchten worden na de oogst aangetast, wat resulteert in een verkort uitstalleven en gewichtsverlies (Corke & Jordan, 1978).

Het mycelium van de schimmel overwintert op oud levend blad in het veld, kas of tunnel van waaruit in het voorjaar het jonge blad wordt geïnfecteerd. De schimmel verspreidt zich via de wind (Peries, 1962a; Maas, 1984; Paulus, 1990; Strand 1994), waarbij de aanwezigheid van obstakels de verspreiding sterk kan belemmeren. Indien een infectie heeft plaatsgevonden, kan de schimmel zich onder gunstige omstandigheden snel vermeerderen. De levenscyclus van kieming tot sporulatie bedraagt dan ± 5 dagen (Peries, 1962a; Corke & Jordan, 1978). Elke dag worden periodiek conidiën uitgestoten, met een hoogtepunt in de namiddag (Peries, 1962a). De infectiedruk neemt hierdoor, zeker in beschermde ruimten, zeer snel toe. Een hoge luchtvochtigheid (80-100%) bevordert de kieming van de conidiën, maar heeft geen effect op de schimmelgroei (Peries 1962a; Leu et al., 1990). Wel moet het blad droog blijven. In water (regen) 'verdrinken' de conidiën (Peries, 1962a; Ishchenko & Petrova, 1975; Maas, 1984; Leu et al., 1990).

De schimmel kan zich vermeerderen bij temperaturen tussen 15 en 28 °C. Het optimum ligt bij 18 a 20 °C. (Peries, 1962a; Ishchenko & Petrova, 1975; Maas, 1984; Leu et al., 1990; Strand, 1994). Volgens Peries (1962a) heeft de lichtintensiteit geen effect op de groei van de schimmel, hoewel schaduw de kieming van conidiën bevordert. Van Uffelen et al. (1992) constateerde op beschaduwde bladeren en plantedelen van komkommer een verhoogde -aantasting.

Op lange dagen met een sterke lichtinstraling is een verminderde meeldauwaantasting waargenomen bij granen *Erysiphe graminis* DC en bij suikerbieten *Erysiphe betae* (Vanha) Weltzien (Jones & Hayes, 1971; Russell & Evans, 1972; Russell & Hudson, 1973; Jones, 1975). Als verklaring voor de verminderde aantasting wordt gegeven een verhoogd gehalte aan suikers en aminozuren in de plant (Russell & Evans, 1972) en/of een veranderde hormoonhuishouding (Russell & Hudson, 1973). Echter zowel schaduwvorming als lichtintensiteit zijn van invloed op de relatieve luchtvochtigheid en dus op de kieming van de schimmelconidiën. Het bestaan van fysio's is bij *S. macularis* f.sp. *fragariae* niet aangetoond (Peries 1962b; Maas, 1984), maar we mogen het bestaan ervan niet uitsluiten. Het ras 'Gorella' is nu beduidend vatbaarder voor meeldauw dan 25 jaar geleden (pers. med., C. v.d. Lindeloof), wat wijst op mogelijke fysiovorming.

Bij de gewassen *Ribes* en roos is, bij meeldauwresistente rassen van meer dan 50 jaar oud, nog steeds geen doorbreking van deze resistentie opgetreden (Schlösser, 1990). Voor deze gewassen is een veelvoorkomende vorm van partiële resistentie tegen *Sphaerotheca* species, welke mogelijk bij aardbei ook een rol speelt, beschreven. Dat daarnaast andere resistentiemechanismen een rol spelen is mogelijk.

Kaur en Jhouty (1985) hebben verschillen aangetoond in pathogeniteit bij *Sphaerotheca fulginea* isolaten op diverse soorten van *Cucurbitis* (komkommerachtigen) en McCreight et al. (1987) beschrijven het bestaan van fysio's van *Sphaerotheca fulginea* bij meloen (*Cucurbitis melo* L.).

Bij gerst tegen *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* (Jørgensen, 1987; Knudsen et al., 1987; Newton, 1989b) en wilde (emmer) tarwe tegen *Erysiphe graminis* f.sp. *tritici* (Van Silfhout & Gerechter-Amitai, 1988) zijn naast fysiovorming zowel partiële als absolute resistentiemechanismen beschreven.

Voor de ontwikkeling van een epidemie is het essentieel dat de klimatologische omstandigheden goed te beheersen zijn, waarbij het noodzakelijk is een constant hoge luchtvochtigheid te handhaven bij een temperatuur van 18 à 20 °C. Om te zorgen voor een uniforme besmetting moeten de planten kunstmatig worden besmet. Nader onderzoek naar fysiovorming is wenselijk.

3. Toetsmethoden

In dit hoofdstuk worden eerst de inoculatiemethoden bij diverse gewassen beschreven. Hierna wordt ingegaan op toetsmethoden uitgevoerd bij aardbei en andere gewassen, mits de methode perspectieven voor aardbei biedt. Als laatste wordt ingegaan op het toetsen van zaailingen.

3.1 Inoculatiemethoden

Vele inoculatiemethoden zijn beschreven. De meest belangrijke hiervan voor aardbeiveredeling zijn hieronder beschreven.

Peries (1962a en b) heeft aardbeiblad geïnoculeerd door schimmelconidiën met een haarfohn van besmet blad over te inficeren bladeren te blazen. Reeser et al. (1983) bereikten bij erwt een gelijkmatige verdeling door conidiën te verstuiven met behulp van een compressor. Een andere minder omslachtige methode is het 'uitschudden' van geïnfecteerde planten boven het te besmetten gewas (Peries, 1962b).

Reifschneider & Boitreux (1988) hebben een inoculatietoren ontwikkeld. Hiermee worden de te besmetten planten op de bodem van een kast geplaatst. Boven in deze kast wordt besmet blad of een petrischaal met conidiën geplaatst. Hierna wordt de kast afgesloten en vacuüm gezogen. De stop in de deksel wordt eruit getrokken, zodat het vacuüm plotseling wordt opgeheven. Hierdoor ontstaat turbulentie waardoor een conidiënwolk wordt gevormd die neerdaalt op de bladeren. Deze methode is arbeidsintensief en niet geschikt voor grote aantallen planten. Op het CPRO-DLO zijn hiermee goede ervaringen opgedaan bij komkommer (Zijlstra & Groot, 1992). Nelson et al. (1995) verkregen met deze toepassing een goede inoculatie op aardbeiblad (500 conidiën per cm²).

Een andere methode is het vernevelen van een suspensie met conidiën via een plantespuit (Van Uffelen et al., 1992; Zijlstra et al. 1994; Aalbersberg, 1995). Hiervoor worden de conidiën van een besmet blad geschraapt en in een bak water opgevangen. Na bepaling van conidiënconcentratie en eventuele verdunning kan de suspensie worden verspoten. Dit moet, vanwege afnemende vitaliteit, binnen 1.5 uur plaatsvinden. In de tussenliggende periode moet regelmatig geroerd worden. Reeser et al. (1983) heeft goede resultaten bereikt met het verspuiten van meeldauwsporen (*Erysiphe pisi* f.sp. *pisii*) van erwt via een suspensie van water met 0.1% wateragar en 0.0025% tween-20.

Een conidiënconcentratie van 1000 tot 2000 conidiën per ml is voldoende voor een gelijkmatige besmetting (Van Uffelen et al., 1992; Grøntoft, 1993). De luchtvochtigheid mag hierbij niet hoog zijn om een snelle droging van het blad te bewerkstelligen. Na besmetten moet, voor een goede kieming van de conidiën, de luchtvochtigheid tot minimaal 80% R.V. worden verhoogd.

Het schatten van de conidiëndichtheid na besmetten kan door conidiën op te vangen in petrischalen met 2% wateragar (Reeser et al., 1983). Op deze schalen kunnen, na een incubatietijd van 24 uur, de gekiemde conidiën worden geteld. Op het CPRO-DLO wordt de conidiëndichtheid bepaald door objectglaasjes bedekt met paraffine tussen de te besmetten objecten te leggen. Peries (1962a,b) bepaalde de conidiëndichtheid door een bandje cellotape, dat omgekeerd op een objectglaasje werd geplakt, op besmet blad te drukken. Na verwijderen van het blad is de conidiëndichtheid en het kiemingspercentage bepaald door telling, na kleuring met katoenblauw. Schwarzbach & Kendlbacher (1977) beschrijven een gelijksoortige methode waarbij de conidiën worden gekleurd met een jood-oplossing (Iodine). Laatstgenoemde methodes verdienen de voorkeur, omdat de conidiën beter kiemen op aardbeiblad (Peries 1962b).

3.2 Toetsmethoden bij aardbei

De meeste onderzoeken bij aardbei zijn gebaseerd op natuurlijke infectie in het veld, kas of tunnel (Peries, 1962a,b; Jordan & Hunter, 1972; MacLachlan, 1978; McNicol & Gooding, 1979; Gooding et al., 1981; Harris et al., 1986; Simpson, 1987; Dalman et al., 1993). Door genotypen te beproeven in een kas of polyethyleen tunnel kunnen, via beperkt watergeven en eventueel een vochtig ondergrond, epidemische omstandigheden worden gecreëerd (Jordan & Hunter 1972; Gooding et al., 1981; Harris et al., 1986; Hellqvist, 1992).

Peries (1962a) beschrijft een methode met afgesneden bladeren, welke na inoculatie gedurende 48 uur in een polyethyleenzak bewaard werden om een hoge luchtvochtigheid te realiseren. Na zes dagen zijn de symptomen visueel waargenomen. Deze methode kwam goed overeen met een veldtoets, echter de (te) korte houdbaarheid van de bladeren is bezwaarlijk, vandaar zijn advies te toetsen in een kas met kunstmatig infectie. Dit advies wordt onderschreven door McNicol & Gooding (1979), Gooding et al. (1981) en Nelson et al. (1995).

McNicol en Gooding (1979) en Gooding et al. (1981) bevestigen de bevindingen van Peries (1962a) over het bestaan van een goede overeenkomst tussen kas- en vollegrondsproeven. Gooding et al. (1981) vonden een hoge correlatie ($r= 0.92$; $p= 0.001$). McNicol & Gooding (1979) vonden in vollegrondsproeven jaarverschillen, veroorzaakt door verschillen in regenval. Nelson et al. adviseren rassen te beproeven bij een zeer hoog infectieniveau in kas of tunnel, omdat bij een hoog infectieniveau de genetische variantie beter geschat kan worden.

Jordan en Hunter (1972) hebben in tunnels met gekleurd (rood, paars, groen en blauw) folie een verminderde lichtintensiteit en een significant hogere aantasting waargenomen dan in een 'heldere' tunnel of kas. Dit als gevolg van een hogere luchtvochtigheid, een lagere gemiddelde temperatuur en een geringere temperatuurschommeling. Door de verminderde lichtintensiteit blijft overdag de relatieve luchtvochtigheid hoger en door minder afkoeling in de nacht zal minder snel condensvorming optreden wat de epidemische ontwikkeling van de schimmel bevordert.

3.3 Toetsmethoden bij andere gewassen

De toets beschreven door Grøntoft (1993) voor koolzaadzaailingen is geschikt voor aardbei. Plantjes worden uitgeplant op stellingen die kleine bogen bevatten waarover plastic folie kan worden getrokken.

Daarnaast zijn in de literatuur diverse toetsmethoden beschreven die uitgaan van het toetsen van planten- en/of bladdelen. Veel gebruikt worden bladponsjes die in een petrischaal op een 'matje' met substraat worden gelegd. Na kunstmatige besmetting worden ze onder geconditioneerde omstandigheden weggezet (RV: 80%; lichtintensiteit: 20 W/m²; daglengte: 12 uur; temperatuur: dag/nacht 25 en 19 °C). Zo bereikte Cohen (1993) bij meloen goede resultaten, echter bij komkommer was de houdbaarheid te kort (Aalbersberg, 1995; Zijlstra, pers med.), waardoor verschillen in partiële resistentie niet naar voren kwamen. Door benzimidazol aan het substraat toe te voegen kon de houdbaarheid van een week tot maximaal drie weken worden verlengd. Vanwege de (te) korte houdbaarheid van de bladponsjes kon, als gevolg van geelverkleuring, met behulp van beeldanalyse geen bepaling van de hoeveelheid schimmel worden gedaan (Zijlstra, pers med.). Visuele schattingen van de aantasting op ponsjes correleerde goed met een kastoets met zes weken oude komkommerplanten.

Bij aardbei zal de houdbaarheid van bladponsjes beter zijn vanwege het stugge blad wat minder snel uitdroogt. De lichte bladnerven bij aardbei kunnen problemen geven met het schatten van de schimmelhoeveelheid. Het CPRO-DLO onderzoek met bladponsjes bij apperassen tegen meeldauw (*Podosphaera leucotricha*) is gestopt vanwege een slechte correlatie met de veldproef (pers. med. R. Groenwold).

Kaur & Jhouty (1985) en Cohen et al. (1989) meldden betrouwbare verschillen bij het toetsen van afgesneden bladeren van komkommerachtigen (*Cucurbitis*). Deze bladeren werden in petrischalen op vochtige katoen gelegd en geïnoculeerd. Aalbersberg (1995) bewortelde

gestekte bladeren in een voedingsoplossing waarna kunstmatig werd geïnoculeerd. Deze toetsen zijn succesvol uitgevoerd onder geconditioneerde omstandigheden in een klimaatcel.

Reeser et al. (1983) staken afgesneden erwtenstengels met blad in een glazen petrischaal met steriel, gedestilleerd water. Over de schaal was een laag parafilm getrokken, waar de bladstelen doorgestoken werden. De bladeren verouderden te snel. Toevoeging van Hoaglands-oplossing, een suiker-oplossing, kinetin of benzimidazol hebben niet tot een leeftijdsverlenging van het blad geleid.

Meeldauwtoetsingen bij granen zijn succesvol uitgevoerd door zowel plantdelen met blad als losse bladeren in petrischalen met agar te plaatsen en daarna kunstmatig te besmetten (Jones, 1975; Hovmoller, 1989).

Hartleb en Opel (1987) legden afgesneden bladeren van gerstrassen in vlakke PVC-schalen in een 40 ppm-oplossing van benzimidazol. Newton (1989b) gebruikte schalen met agar en benzimidazol. Na het stekken werden de bladeren geïnoculeerd en in een belichte ruimte onder geconditioneerde omstandigheden geplaatst. Beide beschreven toetsen correleerden goed met vergelijkbare veldtoetsen.

3.4 Zaailingtoetsen

In een veredelingsprogramma dient resistentietoetsing van grote aantallen planten in een zo vroeg mogelijk stadium te gebeuren. Doordat in vroeg stadium veel planten kunnen worden uitgeselecteerd, wat leidt tot een aanzienlijke kostenbesparing. Een eis hierbij is, dat jonge planten hetzelfde reageren als volwassen planten.

Uit Schots onderzoek van meeldauwresistentie bij aardbei (McNicol & Gooding, 1979; Gooding et al., 1981) bleek dat tussen zaailingpopulaties (3.5 maanden oud) in de kas en volwassen planten op het veld interacties optraden (omkering van de rasvolgorde in vatbaarheid). Tussen twee (vollegronds)proeven met volwassen planten werd in twee opeenvolgende jaren een significante correlatie gevonden voor 22 van de 25 populaties (McNicol & Gooding, 1979).

In CPRO-DLO onderzoek bij meeldauw op appel werden drie weken oude zaailingen in een kastoets volledig aangetast, terwijl in een veldproef op een tweejarig gewas duidelijke rasverschillen in meeldauwaantasting voorkwamen (Janse et al., 1994; Wietsma et al., 1994). Stegmark (1991) vond bij lijnen van het gewas erwt in alle gevallen een afname van de vatbaarheid bij het ouder worden van de zaailingen.

Diverse auteurs adviseren bij aardbei, niet op meeldauw te selecteren in het zaailingstadium maar in het volwassen stadium (McNicol & Gooding, 1979; Gooding, 1981; Maas, 1984). Door een foute inschatting van de vatbaarheid kan waardevol materiaal verloren gaan.

McNicol & Gooding (1979) suggereren dat er mogelijk een correlatie bestaat tussen de vatbaarheid van aardbeizaailingen en de vatbaarheid voor bloem en vrucht. Dit is gebaseerd op ervaringen met slechts één selectie '60CE5' die nauwelijks vatbaar was op het blad en zeer vatbaar op bloem en vrucht.

3.5 Ontwikkelingsstadium van de plant

Volgens McNicol & Gooding (1979) is de variatie tussen genotypen groter in het volgroeide stadium dan bij kleine planten. Dit wordt bevestigd door de Dalman et al. (1993). Zij vonden bij 'Senga Sengana' en 'Hiku' een zware aantasting in jong plantstadium welke afnam naarmate de planten ouder werden. Beoordeling van de genotypen op de mate van resistentie is daarom alleen zinvol in een volgroeid stadium.

Dit effect van plantleeftijd hangt mogelijk samen met de bladleeftijd.

Bij appel is, op het CPRO-DLO, op de jonge bladeren het eerst een meeldauwaantasting gevonden (Wietsma & Janse, 1995). Stegmark (1991) beschrijft hetzelfde verschijnsel bij erwt. Deze verschillen in vatbaarheid blijken te berusten op verschillen in samenstelling van de epidermiscellen. Uit onderzoek bij diverse gewassen (Temmen et al., 1980; Temmen,

1983; Aist, 1983; Heitefuss & Ebrahim-Nesbat, 1986; Schlösser, 1990; Bayles et al., 1990), is gebleken dat de hyfen van de schimmel alleen penetreren in epidermiscellen die volledig gevuld zijn met cytoplasma. Vanuit deze cellen treedt een verdere aantasting op van cellen volledig gevuld met cytoplasma waardoor een epidemie kan ontstaan. Bij grote celvacuolen vormen de epidermiscellen papillen waardoor in de cel geen haustoriën worden gevormd (Aist, 1983; Heitefuss & Ebrahim-Nesbat, 1986; Schlösser, 1990; Bayles et al., 1990). Met het ouder worden van de epidermiscellen neemt de vacuolevorming in de cel toe. Hierdoor neemt de penetratiekans van de schimmel af, immers de kans een geschikte cel te vinden neemt af (Schlösser, 1990). Deze vorm van partiële resistentie is bij diverse gewassen aangetoond zoals bij *Cucurbitis* soorten (o.a. komkommer, meloen) tegen *Sphaerotheca fulginea* (Schlösser, 1990), roos tegen *Sphaerotheca pannosa* var. *rosa* (Temmen et al., 1980; Schlösser, 1990), *Ribes*-soorten (o.a. zwarte bes) tegen *Sphaerotheca mors-uvae* (Temmen, 1983; Schlösser, 1990) en *Malus*-soorten tegen *Podosphaera leucotricha* (Schlösser, 1990), bij tomaat tegen *Fusarium oxysporum* (Brammall & Higgins, 1988), bij gerst (Aist 1983; Temmen et al., 1980; Bayles et al., 1983; Murray & Ye, 1986) en tarwe (Heitefuss & Ebrahim-Nesbat, 1986) tegen *Erysiphe graminis*.

Goede correlaties tussen de vacuolevorming en het resistentieniveau tegen meeldauw zijn aangetoond bij rassen van roos (Temmen et al., 1980; Schlösser, 1990) en meloen en bij soorten van *Ribes* en *Malus* (Temmen et al., 1980).

Bij de gewassen haver (Jones, 1975), gerst (Jørgensen, 1987) en komkommer (Aalbersberg, 1995) is een zwaardere aantasting op oudere bladeren geconstateerd. Dit suggereert, dat er ook andere resistentiemechanismen bestaan.

Toetsen op zaailingen is op basis van de huidige kennis niet mogelijk, terwijl toetsen in een volwassen plantstadium veel tijd en geld kost. Zeker als grote aantallen planten getoetst moeten worden.

Het is aannemelijk dat resistentie gebaseerd is op de inhoud van epidermiscellen, echter er kunnen ook nog andere resistentiemechanismen bestaan. In hoeverre dit geldt voor aardbei is niet bekend. Op basis van deze kennis kunnen mogelijk methoden voor een snelle selectie op kruisingsouders worden ontwikkeld. Nader histologisch onderzoek naar de resistentiemechanismen is daarom wenselijk. Voor het sreenen van zaailingen is histologisch onderzoek te tijdrovend en dus te kostbaar.

Het onderzoek naar alternatieve methoden als het toetsen van bladponsjes, kleine bladdelen of het stekken van een neus met een of twee bladeren dient nadere aandacht te krijgen. Bladstekken bieden geen perspectief (pers. med. B. Meulenbroek).

Momenteel biedt toetsen in de kas of tunnel het beste alternatief. Gelet op de conclusies van Nelson et al. (1995) is kunstmatige besmetting sterk aan te raden. Bij kleine aantallen planten kan de inoculatietoren worden gebruikt. Bij grote aantallen planten verdient het nat of droog vernevelen van de conidiën de voorkeur.

4. Beoordeling van het resistentieniveau.

Meeldauwresistentie wordt in de meeste gevallen bepaald op basis van de visuele waarneming van het aantastingsniveau. Sommige onderzoekers hebben geprobeerd dit schatten te baseren op de epidemische ontwikkeling van de schimmel (Johnson & Taylor, 1976; Asher & Thomas, 1983; Carver, 1986; Clarke, 1986; Newton, 1989a; Aalbersberg, 1995).

Verder zijn diverse onderzoeken beschreven op basis van biochemische analyse van schimmelcomponenten of inhoudstoffen van de plant via o.a. spectrografie, chromospectrografie en gaschromatografie (Ride & Drysdale, 1972; Seitz et al., 1979; Griffiths et al., 1985; Hartleb & Opel 1987; Newton, 1989b). Toepassing van de laatstgenoemde methodes bij aardbei kost veel extra onderzoek. Daarnaast zijn deze methoden arbeidsintensief en dus duur voor grote aantallen planten.

Bij de visuele beoordeling staat een hoog cijfer meestal voor veel aantasting. Opvallend is dat alle gedocumenteerde onderzoeken bij aardbei alleen uitgaan van de bladaantasting. Over rasverschillen in aantasting van vruchten is niets beschreven.

Jordan & Hunter (1972) hebben het percentage aangetast blad geschat van vijf volledig uitgegroeide bladeren per plant. Dit is gelet op de effecten van bladleeftijd aanbevelenswaardig. Bij de beoordeling van grote aantallen planten zal toch de gehele plant beoordeeld worden, waarbij het accent moet liggen op de volgroeide bladeren. De klasse-indeling voor bladaantasting bij aardbei beschreven door Gooding (1981) is hierbij praktisch goed toepasbaar.

De klassen zijn:

- 1= zeer zwaar aangetast veel opgerold blad, roodverkleuring van de onderste bladeren en een begin van necrose;
- 2= aanzienlijk gevlekt en omgekruld blad;
- 3= gemiddelde meeldauwaantasting met iets blodomkrulling;
- 4= sporen van meeldauw maar geen blodomkrulling;
- 5= geen meeldauw.

Verscheidene onderzoekers hebben geprobeerd de ontwikkeling van de schimmel te kwantificeren. Aalbersberg (1995) beschrijft voor komkommer de latente periode aangevuld met een waarderingscijfer voor de koloniekleur (maat voor conidiënproductie) als de beste parameters om partiële resistentie te kwantificeren. Dit wordt ondersteund door Asher & Thomas (1983) en Johnson & Taylor (1976) die bij gerst, de snelheid van epidemische ontwikkeling beschrijven als een maatstaf voor het resistentieniveau. Deze parameters beschrijven niet duidelijk de schade aan de gastheer.

Het percentage kiemende conidiën (Asher & Thomas; 1983; Carver, 1986) en koloniegrootte (Clarke, 1986; Newton, 1989a; Aalbersberg, 1995) lijken betere methodes om betrouwbaar het resistentieniveau te bepalen. Bij *Cucurbitis*-soorten is gebleken dat de conidiën van *Sphaerotheca fulginea* kiemen en appressoria vormen op het blad van zowel resistente als vatbare rassen. Bij resistente rassen groeide de schimmel niet verder, omdat geen haustoriën in de cel gevormd werden (Kaur & Jhooty; 1985). Voorzichtigheid met deze parameter is dus geboden.

Indien een goede toets beschikbaar komt via het toetsen van plant- of bladdelen kunnen met behulp van beeldanalyse parameters als koloniegrootte (aangetaste oppervlakte) en koloniekleur (conidiënproductie) snel worden bepaald.

Bij toetsing in de kas of tunnel is een visuele beoordeling van het gewas de meest efficiënte methode. De in het veredelingsprogramma toegepaste klasse-indeling is ook goed toepasbaar voor het onderzoek. Hierbij wordt het percentage aantasting geschat volgens de volgende schaal:

0= geen aantasting; 1= 1-20% aantasting; 2= 21-40% aantasting;

3= 41-60% aantasting; 4= 61-80% aantasting; 5= 81-100% aantasting.

Zowel voor de kas- en/of tunneltoetsen, als voor een toekomstige bladtoets is verder onderzoek gewenst naar de statistische betrouwbaarheid. Dit betreft het onderscheidend vermogen (proefgrootte, aantal benodigde herhalingen) en de robuustheid (herhaalbaarheid) van een toets.

5. Genetisch Onderzoek.

5.1 Overerving

Er zijn grote verschillen in vatbaarheid aangetoond zowel tussen rassen als tussen en binnen zaailingpopulaties (Peries, 1962b; Canova & D'Ercole, 1977; MacLachlan, 1978; McNicol & Gooding, 1979; Gooding et al., 1981; Dzhilyanov, 1982; Harris et al., 1986; Simpson, 1987; Paulus, 1990; Govorova, 1993; Nelson et al., 1995). Verder is onderzoek verricht naar meeldauwresistentie in verwante soorten en de overerving hiervan. Resistenties zijn gevonden in de volgende verwante soorten: *F. viridis* (Russische typen), *F. monofilla*, *F. yezoensis* (Govorova, 1993), *F. Vesca* (Hsu et al., 1969; Govorova, 1993) en *F. chiloensis* (Noord Amerikaanse typen) (Peries, 1962b).

De soorten *F. viridis*, *F. chiloensis* (Zuid Amerikaanse typen) (Felix; 1955), en *F. ovalis* (Peries; 1962b) zijn als zeer vatbaar voor meeldauw beschreven. De verschillen binnen het wilde materiaal zijn zeer groot, gelet ook op de bevindingen dat binnen eenzelfde soort zowel zeer vatbare als zeer resistente klonen zijn gevonden. Toetsing vooraf op resistentie is daarom noodzakelijk.

Uit onderzoek van Harland & King (1957), Daubeney et al. (1968), Hsu et al. (1969), MacLachlan (1978), Govorova (1993) en Nelson et al. (1995) blijkt dat de resistentie goed overerft op de nakomelingen. De variatie tussen populaties was groot. Nelson et al. (1995) vonden, bij een hoge infectiedruk, een 'breeding value' (h^2) die varieerde tussen 0.12 en 0.90 welke aangeeft dat snelle vooruitgang via veredeling mogelijk is.

Volgens Dzhilyanov (1982), Govorova (1993) en Harland & King (1957) berust de resistentie op twee recessief overervende genen waarbij een van de genen mogelijk een epistatische werking vertoont. De conclusie van Harland & King is gebaseerd op onderzoek met de diploïde soort *F. vesca*. Hsu et al. (1969) daarentegen veronderstellen dat er sprake is van 2 additief werkende genen die resistentie overerven en een epistatisch werkend gen dat vatbaarheid overerft. Op basis van een kwantitatieve analyse komen zij tot de conclusie dat de 'niet additieve' variantie groter is dan de 'additieve' variantie. Uitgaande van de Mendeliaanse overerving kon 88% van de gevonden resistentie worden verklaard uit overerving door de ouders.

Daarnaast moet rekening worden gehouden met een mogelijk cytoplasmatisch effect dat de additieve overerving van de moeder camoufleert. Bij reciproke kruisingen zijn verschillen in vatbaarheid aangetoond (Harland & King, 1957; MacLachlan, 1978). Harland & King hebben mogelijke cytoplasmatische effecten ook in de F₂ en terugkruisingen aangetoond. MacLachlan (1978) vond bij de kruising van 'Cambridge Favourite' met 'Cambridge Vigour' significante verschillen tussen de reciproke kruisingen. Het is mogelijk dat dit veroorzaakt wordt door een cytoplasmatische overerving van vatbaarheid die de 'additieve' overerving van 'Cambridge Favourite' camoufleert.

Deze veronderstelling wordt tegengesproken door Hsu et al. (1969) en Govorova (1993) die beweren dat de gevonden resistenties uitsluitend genetisch bepaald zijn.

De overerving bij doordragende aardbeirassen lijkt niet af te wijken van de éénmaal dragende rassen (Simpson, 1987). De door hem onderzochte rassen bleken alleen intermediair over te erven.

Op basis van de literatuurgegevens is niet duidelijk hoe resistentie tegen meeldauw overerft. Wel wijzen de resultaten voor een belangrijk deel op additieve overerving. Dit betekent dat door kruisen en selecteren het resistentieniveau verhoogd kan worden. Bij het schatten van deze additieve overerving moet rekening worden gehouden met een epistatisch effect en mogelijke cytoplasmatische effecten. Om niet onaangenaam verrast te worden door een cytoplasmatisch maternaal effect is het zinvol om bij de keuze van de ouders ook de resistentie van de voorouders, mits deze bekend is, te betrekken.

Het advies van Harland & King (1957), Daubeny et al. (1968) en Hsu et al. (1969) om na het kruisen eerst de populaties met een hoge mate van resistentie te selecteren en dan binnen de beste populaties weer de meest resistente individuele planten te selecteren is te overwegen. Het eerst uitvoeren van proefkruisingen om meer inzicht te krijgen in de overerving is zelfs sterk aan te bevelen.

De suggestie van McNicol & Gooding (1979), dat er mogelijk een correlatie bestaat tussen meeldauwresistentie en roodwortelrotresistentie, mag niet onvermeld blijven. Dit is gebaseerd op proefveldervaringen, waarbij de indruk bestond dat minder vatbare genotypen voor roodwortelrot ook minder meeldauwaantasting vertoonden. De kruisingsouders 'Cambridge Favourite' en '60CE5' beide in hoge mate resistent tegen roodwortelrot en meeldauw, terwijl de kruisingsouders 'Glasa' en 'Zefyr' voor beide ziekten zeer vatbaar zijn. Deze bewering wordt echter tegengesproken door de aardbeiveredelaars van CPRO-DLO. Zo zijn b.v. 'Bogota', 'Gorella' en 'Yalova 15' tamelijk resistent tegen roodwortelrot maar vatbaar voor meeldauw (pers. med. B. Meulenbroek).

5.2 Resistentiebronnen

MacLachlan (1978) en McNicol & Gooding (1979) zijn van mening dat rassen met een goede Algemene Combinatie Geschiktheid voor meeldauwresistentie als kruisingsouder moeten worden gekozen. Zij hebben diverse rassen getoetst op hun Algemene Combinatie Geschiktheid (ACG) en hun Specifieke Combinatie Geschiktheid (SCG) voor meeldauwresistentie. Verscheidene rassen bezitten een goede ACG en lijken als zodanig bruikbaar als kruisingsouder. Met betrekking tot de SCG kwamen in de onderzoeken geen rassen naar voren die over een goede SCG beschikten en als zodanig bruikbaar zijn in een veredelingsprogramma. Dit wordt ondersteund door Nelson et al. (1995). Zij vonden bij een hoge infectiedruk een significante ACG maar geen significante SCG-waarden voor meeldauwresistentie.

De meest interessante kruisingsouders zowel voor onderzoek als voor veredeling zijn in de bijlage weergegeven. Uit het genetisch onderzoek worden rassen als 'Cambridge Favourite', 'Tioga'(MacLachlan, 1978; Simpson, 1987) en 'CA 85.22-1' (Nelson et al. 1995) aanbevolen als rassen met een hoge ACG voor meeldauwresistentie. 'Cambridge Vigour'(MacLachlan, 1978; Simpson, 1987), 'Parker' en 'Seascape' (Nelson et al., 1995) zijn slechte kruisingsouders met een lage ACG.

De Russische rassen 'Luch VIRa', 'Bylinnaya' en 'Pamyatnaya' zijn volgens Govorova (1993), in hoge mate resistent tegen meeldauw. Daarnaast zouden deze rassen een hoge mate van resistentie bezitten tegen o.a. roodwortelrot, stengelbasisrot, *Verticillium*, bladverwelking en bladvlekkenziekte. Tegen 'white spot' zou volledige resistentie bestaan. Verder worden deze rassen aangemerkt als goed van kwaliteit, produktie en smaak. Bij dit onderzoek zijn echter de nodige vraagtekens te plaatsen. Hoewel er geen goede wetenschappelijke onderbouwing is, is het wellicht zinvol om deze rassen op te vragen en nader te bestuderen.

Absolute resistentie is binnen het rassensortiment niet beschreven. Wel zijn er een groot aantal rassen beschreven met een vrij hoog tot hoog partieel resistentieniveau. Daarnaast is een hoger resistentieniveau beschreven in aan aardbei verwante soorten. Wanneer deze gebruikt gaan worden in een veredelingsprogramma is toetsing noodzakelijk.

6 Conclusies en aanbevelingen

Zowel bij cultuuraardbeien als in de wilde soorten zijn grote verschillen in resistentie tegen meeldauw gevonden. In de wilde soorten is een hoger resistentieniveau gevonden dan in rassen van de cultuuraardbei. Deze wilde soorten bieden echter in eerste instantie weinig perspectief, doordat sommige soorten moeilijk kruisbaar zijn met de huidige rassen of complicaties geven als gevolg van een verschillend ploëdie-niveau. Mocht kruising wel lukken dan kost veredeling veel extra tijd. Ongewenste (wilde) eigenschappen welke overgaan op de nakomelingen moeten in een intensief (terug)kruisingsprogramma worden uitgekruist, zodat pas op (zeer) lange termijn resultaten te verwachten zijn. Daarentegen biedt veredeling op resistentie tegen meeldauw met bestaande cultuurrassen op de korte termijn meer perspectieven.

De overerving van de resistentie is complex. Uit de literatuur blijkt dat er waarschijnlijk drie genen in het spel zijn. Één of twee additief overervende genen en een epistatisch werkend gen. Daarnaast bestaat er mogelijk een cytoplasmatische overerving. Ook zijn er aanwijzingen voor mogelijke fysiovorming welke de veredeling op meeldauwresistentie nog gecompliceerder, maar niet onmogelijk maken.

Wil de veredeling op meeldauwresistentie een goede kans van slagen maken dan, zal het programma in een aantal stappen moeten worden uitgevoerd:

- * Het maken van testkruisingen met als doel rassen en selecties te screenen op hun geschiktheid als kruisingsouder. Dit door de nakomelingen o.a. te toetsen op hun meeldauwresistentie. In verband met mogelijke cytoplasmatische overerving, moet wel de reciproke kruising worden getoetst. Op basis van de testkruisingen kunnen de kruisingsouders worden gekozen.
- * Uitvoeren van de gekozen kruisingen op grote schaal.
- * Binnen deze populaties eerst selecteren op individuen met goede tuinbouwkundige eigenschappen en vervolgens selecteren op een hoog resistentieniveau, want zolang er geen betrouwbare zaailingen- of plantedelentoets is, zal het niet mogelijk zijn grote aantallen planten (>1000) te toetsen.

Voor de korte termijn biedt een toets gebaseerd op volwassen planten in een kas of tunnel het meeste perspectief. Hierbij dienen de klimaatsomstandigheden voor de schimmel zoveel mogelijk te worden geoptimaliseerd. De beste toetsperioden zijn het voor- of najaar, omdat er dan voldoende licht is en de temperatuur het best constant gehouden kan worden. Voor deze toetsen kan gebruik worden gemaakt van gekoelde planten of verse planten in het najaar. Afhankelijk van de grootte van de proef moet gekozen worden voor kunstmatige besmetting met de inoculatietoren of het vernevelen van een sporensuspensie over de planten.

Het gebruik van een van de beschreven zaailingtoetsen is niet zinvol, omdat de plantleeftijd een te grote invloed heeft op de resistentie.

Voor een onderbouwing van het veredelingsprogramma is verder additioneel onderzoek aan te bevelen naar:

- * De invloed van de fysiologische toestand van de plant of het blad op het aantastingspatroon. Reageren verse planten in een najaarteelt hetzelfde als gekoelde planten in een voor- en najaarstoets.
- * Een efficiënte en betrouwbare toetsmethode gebaseerd op plantedelen. Vanwege het grote aantal te toetsen planten is deze dringend gewenst. Omdat zaailingen niet rechtstreeks getoetst kunnen worden verdient het aanbeveling te onderzoeken of een goede toets met b.v. bladponsjes ontwikkeld kan worden.
- * Het mogelijke bestaan van fysio's.

- * De relatie tussen bladaantasting en aantasting van andere plantedelen, zoals bloem(trossen) en de vruchten.
- * Het voorkomen van resistentiemechanismen.
- * Naar de overerving van resistenties.

7. Literatuur.

- Aalbersberg U.W., 1995. Bepaling van de mate van meeldauwresistentie van komkommerrassen. Intern verslag CPRO-DLO.
- Aist J.R., 1983. Structural responses as resistance mechanisms. In: The dynamics of host defence, 33-70. Academic Press, Sydney.
- Asher M.J.C. & C.E. Thomas, 1983. The expression of partial resistance to *Erysiphe graminis* in spring barley. *Plant Pathology* 32: 79-89.
- Bayles C.J., M.S. Ghemawat & J.R. Aist, 1990. Inhibition by 2-deoxy-D-glucose of callose formation papilla deposition, and resistance to powdery mildew in an *ml-o* barley mutant. *Phycological and Molecular Plant Pathology*, 36: 63-72.
- Brammall R.A. & V.J. Higgins, 1988. A histological comparison of fungal colonization in tomato seedlings susceptible or resistant to *Fusarium* crown and root rot disease. *Canadian Journal of Botany* 66: 915-925.
- Canova A. & N. D' Ercole, 1977. Powdery mildew of strawberry. *Informatore Fitopatologico* 27 (5): 3-7.
- Carver T.L.W., 1986. Histology of infection by *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* in spring barley lines with various levels of partial resistance. *Plant Pathology* 35: 232-240.
- Clarke D.D., 1986. Tolerance of parasites and disease in plants and its significance in host-parasite interactions. *Advances in Plantpathology* 5: 161-197.
- Cohen R., 1993. A leaf disk assay for detection of resistance of melons to *Sphaerotheca fulginea* race 1. *Plant Disease* 77(5): 513-517.
- Cohen Y. H. Eyal, J. Hanania & Z. Malik, 1989. Ultrastructure of *Pseudoperonospora cubensis* in muskmelon genotypes susceptible and resistant to downy mildew. *Phycological and Molecular Plant Pathology* 33: 27-40.
- Corke A.T.K. & V.W..L. Jordan, 1978. Powdery mildews of bush and soft fruits. pag.: 347-358. in: D.M. Spencer (ed): *The Powdery Mildews*, Academic, London.
- Dalman P., P. Parrika & T. Touvinen, 1993. Polypropylene row cover in pesticide-free production of strawberry in Finland. *Acta Horticulturae* 348: 489-492.
- Daubeny H.A., P.B. Topham & D.L. Jennings, 1968. A comparison of methods for analyzing inheritance data for resistance to red raspberry powdery mildew. *Can. J. Genet. Cytology* 10: 341-350.
- Dzhilyanov D., 1982. Inheritance of resistance to powdery mildew in strawberry. *Gradinarska i Lozarska Nauka* 2(19): 58-64.
- Felix E.L., 1955. Notes on some plantdiseases in Tennessee. *Plant Dis. Reporter* 39: 275.
- Gooding H.J., R.J. McNicol & D. MacIntyre, 1981. Methods of screening strawberries for resistance to *Sphaerotheca macularis* (Wall ex Frier) and *Phytophthora cactorum* (Leb. and Cohn). *J. of Hort. Science*, 56 (3): 239-245.
- Govorova G., 1993. Methodological base of strawberry breeding in Russia for fungal pathogen resistance. *Acta Horticulturae*, 348 (2): 458-462.
- Griffiths H.M., D.G. Jones & A. Akers, 1985. A bioassay for predicting the resistance of wheat leaves to *Septoria nodorum*. *Annals of applied biology* 107: 293-300.
- Gröntoft M., 1993. A Rapid screening method for testing the resistance of cotyledons to downy mildew in *Brassica napus* and *B. campestris*. *Plant Breeding* 100: 207-211.
- Harland, S.J. & E.E. King, 1957. Inheritance of mildew resistance in *Fragaria* with special reference to cytoplasmic effects. *Heredity*, 11: 287.
- Harris D.C., P.S. Funnell, M.K. Davies, P.W. Talboys, J.A. Cardon, D.W. Simpson, A.N. Adams & V.S.A. Blake, 1986. Diseases of strawberry. in: Report East-Malling Research Station for 1985, pag: 121.
- Hartleb H. & H. Opel, 1987. Ermittlung und Bewertung partieller Resistenz von Sommergerste gegen Mehltau mit Frühselektionsverfahren und ihre Relation zu Ergebnissen aus Feldversuchen. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* 6: 457-464.
- Heitefuss R & F. Ebrahim-Nesbat, 1986. Ultrastructural and histochemical studies on mildew

- of barley. (*Erysiphe graminis* DC f.sp. *hordei* Marchal). III. Ultrastructure of different types of papillae in susceptible and adult plant resistant leaves. *Journal of Phytopathology*, 116: 358-373.
- Hellqvist S., 1992. Båddodling, marktäckning och kulturtäckning i jordgubbar -ett försök med sent mognande sorter. Röbbäcksdalen Meddelar 4. (Engels abstract)
- Hovmoller M.S., 1989. Race specific powdery mildew resistance in 31 Northwest European wheat cultivars. *Plant Breeding*, 103 (3): 228-234.
- Hsu C.S., R. Watkins, A.D. Bolton & L.P.S. Sprangerlo, 1969. Inheritance of resistance to powdery mildew in the cultivated strawberry. *Can. J. Genet. Cytology*, 11: 426-438.
- Ishchenko L.A., & V.M. Petrova, 1975. Powdery mildew on strawberry. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 9 (1): 56-57.
- Janse J., J.J. Verhaegh & A.P.M. den Nijs, 1994. Early selection for partial resistance to powdery mildew, *Podoshpaera leucotricha* (El et Ev.) Salm. in apple progenies. *Euphytica* 77: 7-9.
- Jones I.T. & J.D. Hayes, 1971. The effect of sowing date on adult plant resistance to *Erysiphe graminis* f.sp *avenae* in oats. *Ann. of Appl. Biology* 68: 31-39.
- Jones I.T., 1975. The preconditioning effect of day length and light intensity on adult plant resistance to powdery mildew in oats. *Ann. of Appl. Biology*, 80: 301-309.
- Jordan V.W.L. & T. Hunter, 1972. The effects of glass cloche and coloured polyethylene tunnels on the microclimate, growth, yield and disease severity of strawberry plants. *J. of Hort. Science*, 47: 419-426.
- Johnson R. & A.J. Taylor, 1976. Spore yield of pathogens in investigations of the race-specificity of host resistance. *Annal Review of Phytopathology* 14: 97-119.
- Jørgensen J.H., 1987. Three kinds of powdery mildew resistance in barley. *Barley genetics* V: 583-59.
- Kaur J. & J.S. Jhooty, 1985. Pathological specialization in *Sphaerotheca fulginea* causing powdery mildew of *Cucurbitis*. *Indian Phytopath.* 38(2): 302-305.
- Knudsen J.C.N., H.H. Dalsgaard & J.H. Jørgensen, 1987. Partial resistance to barley powdery mildew. *Barley Genetics* V: 645-650.
- Leu L.S., Y.H. Hsu & Y.H. Lee, 1990. Strawberry powdery mildew and its control in Taiwan. *Plant prot. Bulletin*, 32: 24-32.
- Maas J.L., 1984. Compendium of strawberry diseases. The American Phytopathological Society. Minnesota USA. p.p.: 42-43 en 66-67.
- MacLachlan J.B., 1978. Data on the inheritance of resistance to powdery mildew in the cultivated strawberry. *Scientia Horticulturae* 8: 43-49.
- McCreight J.D., M. Pitrat, C.E. Thomas, A.N. Kishaba & G.W. Bohn, 1987. Powdery mildew resistance genes in muskmelon. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112(1): 156-160.
- McNicol, R.J. & H.J. Gooding., 1979. Assessment of strawberry clones and seedlings for resistance to *Sphaerotheca macularis* (Wall ex Frier). *Horticultural Research* 19: 35-41.
- Murray T.D. & H. Ye, 1986. Papilla formation and hypersensitivity at penetration sites and resistance to *Pseudocercospora herpotrichoides* in winter wheat. *Phytopathology* 76:737-744.
- Nelson M.D., W.D. Gubler and D.V. Shaw, 1995. Inheritance of powdery mildew resistance in greenhouse-grown versus field-grown California strawberry progenies. *Phytopathology* 85(4): 421-424.
- Newton A.C., 1989a. Genetic adaptation of *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* to barley with partial resistance. *Journal of Phytopathology* 126: 133-148.
- Newton A.C., 1989b. Measuring the sterol content of barley leaves infected with powdery mildew as a means of assessing partial resistance to *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*. *Plant Pathology* 38: 534-540.
- Paulus A.O., 1990. Fungal diseases of strawberry. *HortScience* 25(8): 885-888.
- Peries O.S., 1962a. Studies on strawberry mildew, caused by *Sphaerotheca macularis* (Wall ex Frier)Jaczewski I. Biology of the fungus. *Ann. of appl. Biology* 50: 211-224.
- Peries O.S., 1962b. Studies on strawberry mildew, caused by *Sphaerotheca macularis* (Wall ex Frier)Jaczewski II. Host-parasite relationships on foliage of strawberry varieties, *Ann. of appl. Biology* 50: 225-233.

- Reeser P.W., D.J. Hagedorn & D.I. Rouse, 1983. Quantitative inoculations with *Erysiphe pisi* to assess variation of infection efficiency on peas, *Phytopathology* 73: 1238-1240.
- Reifschneider F.J.B. & L.S. Boitreux, 1988. A vacuum-operated settling tower for inoculation of powdery mildew fungi. *Phytopathology* 78 (11): 1463-1465.
- Ride J.P. & R.B. Drysdale, 1972. A rapid method for the chemical estimation of filamentous fungi in plant tissue. *Physiological Plant Pathology* 2: 7-15.
- Russell G.E. & G.M. Evans, 1972. Some effects of darkness and partial defoliation on the resistance of sugar beet to downy mildew. *Ann. of Appl. Biology* 70: 99-103.
- Russell G.E. & L.R.L. Hudson, 1973. Effects of vernalization on yellow rust in certain winter wheat varieties. *Cereal Rust Bulletin* 1: 13-15.
- Schlösser, E., 1990. Horizontal resistance of some plant species to powdery mildew. *Med. Fac. Landbouw Rijksuniv. Gent* 55(2a): 203-206.
- Schwarzbach E. & R. Kendlbacher, 1977. Die untersuchung früher Entwicklungsstadien des Mehltaus auf Blattoberflächen mit den Jodabdruckverfahren. *Z. Pflanzzüchtg.* 78: 83-87.
- Seitz L.M., D.B. Sauer, R. Burroughs, H.E. Mohr & J.D. Hubbard, 1979. Ergosterol as a measure of fungal growth. *Phytopathology* 69: 1202-1203.
- Van Silfhout C.H. & Z.K. Gerechter-Amitai, A comparative study of resistance to powdery mildew in wild emmer wheat in the seedling and adult plant stage. *Neth. Journal of Plant Pathology* 94: 177-188.
- Simpson, D.W., 1987. The inheritance of mildew resistance in everbearing and day-neutral strawberry seedlings. *J. of Hort. Science* 62(3): 329-334.
- Stegmark R., 1991. Comparison of different inoculation techniques to screen resistance of pea lines to downy mildew. *Journal of Phytopathology* 133: 209-215.
- Strand L.L., 1994. Integrated pest management for strawberries. University of California, USA. Publication 3351: 84-85.
- Temmen K.H., 1983. Resistenz von Pflanzen gegenüber echten Mehltaupilzen II. Zusammenhang zwischen Vakuolisierung der Epidermiszellen und Resistenzniveau am Modell *Ribes nigrum* - *Sphaerotheca mors-uvae*. *Gartenbauwissenschaft* 48 (2): 55-60.
- Temmen K.H., W. Gruppe & E. Schlösser, 1980. Investigations on the resistance of plants to powdery mildew. V. Basis for horizontal resistance of *Rosa cv* against *Sphaerotheca pannosa*. *Med. Fac. Landbouw Rijksuniv. Gent* 45(2): 153-158.
- Uffelen J. van, L. Hogendonk & P. Steenbergen, 1992. Nieuwe methode onthult partiele resistentie. *Prophyta* 4: 26-29.
- Wietsma W.A., J.J. Verhaegh en J. Janse, 1994. Meeldauwresistentie in appel: Op zoek naar snelle en betrouwbare toetsmethoden. *Fruiteelt* 84 (8): 38-39
- Wietsma W.A. & J.J. Janse, 1995. Meeldauwresistentie in appel: Scheuttoets maakt meerjarige waarnemingen overbodig. *Fruiteelt* 85 (8): 24-25.
- Zijlstra S. & S.C.P. Groot, 1992. Search for novel genes for resistance to powdery mildew (*Sphaerotheca fulginea*) in cucumber (*Cucumis sativus*). *Euphytica* 64: 31-37.
- Zijlstra S., R.C. Jansen & S.P.C. Groot, 1994. The relationship between powdery mildew (*Sphaerotheca fulginea*) resistance and leaf chlorosis sensitivity in cucumber (*Cucumis sativus*) studied in single seed descent lines. *Euphytica* 81: 193-198.

Bijlage

Beschreven resistentieniveau tegen meeldauw bij een aantal aardbeirassen.

Aangezien het waarnemingen betreft uit verschillende milieus en proeven geeft het slechts een indicatie over de vatbaarheid van de vermelde rassen.

Ras	Vatbaarheid	Referenties*
Eenmalig dragende rassen:		
CA 85.22-1	zeer weinig	11
Cambridge Favourite	zeer weinig	1,2,3,5,12
Dulcita	weinig/zeer weinig	6,12
Senga Sengana	weinig/zeer weinig	1,4,5,6,12
CA 87.109-3	weinig	11
Luch VIRa	weinig	10
Bylinnaya	weinig	10
Pamyatnaya	weinig	10
Aptos	weinig	3,12
Tioga	weinig	3,12
Huxley	weinig	1,2
Late Pine	weinig	1
Dania	weinig	6,12
Polka	weinig	6,12
Venta	weinig	6
Valeta	vrij weinig/weinig	6,12
Prizewinner	vrij weinig	1,12
Redgauntlet	vrij weinig	1,12
Elsanta	vrij weinig	6,12
Merton Princess	vrij weinig	1
Korona	vrij weinig	6,12
Talisman	vrij weinig	1,12
Sparkle	vrij weinig	5,12
CA 87.153-2	vrij weinig	11
CA 88.70-613	vrij weinig	11
Bogota	matig/vrij weinig	6,12
Gorella	matig/weinig**	3,12
Hecker	matig	3,12
Rearguard	matig	1
Jucunda	matig	1,12

* Referenties: 1: Peries, 1962b; 2: MacLachlan, 1978; 3: Simpson, 1987; 4: Hsu et al., 1969; 5: Daubeney et al., 1986; T. Hietatanta, 1996 (pers med.); 7: Dalman et al., 1993; 8: Hellqvist 1992; 9: Gooding et. al., 1981; 10: Govorova, 1993; 11: Nelson et al. 1995; 12: Ervaring CPRO-DLO aardbeiveredelaars.

** : Vatbaarheid van Gorella is toegenomen in de loop van de tijd.

Vervolg bijlage

Beschreven resistentieniveau tegen meeldauw bij een aantal aardbeirassen.

Ras	Vatbaarheid	Referenties*
Holiday	matig/vrij vatbaar	3,12
Tago	(vrij) vatbaar	3,12
Cardinal	vatbaar	3,12
Zefyr	vatbaar	7,8
Nida	(zeer) vatbaar	6
Avanta	(zeer) vatbaar	6,12
Regina	zeer vatbaar	1,12
Karola	zeer vatbaar	6,12
Surprise	zeer vatbaar	1
Deutsche Evern	zeer vatbaar	1,12
Madame Lefeber	zeer vatbaar	1
Royal Souverein	zeer vatbaar	1
Glasa	zeer vatbaar	9,12
Parker	zeer vatbaar	11
Cambridge Vigour	zeer vatbaar	1,2,3,5,12
Doordragende rassen:		
Jonsok	weinig	7
Rabunda	weinig	3,12
Ostara	(vrij) weinig	7,12
Hummi Gento	vrij weinig	3,12
Selva	matig/weinig	11,12
Sans Rivale	vatbaar	3,12
Aromel	zeer vatbaar	3,12

* Referenties: 1: Peries, 1962b; 2: MacLachlan, 1978; 3: Simpson, 1987; 4: Hsu et al., 1969; 5: Daubeney et al., 1986; T. Hietatanta, 1996 (pers med.); 7: Dalman et al., 1993; 8: Hellqvist 1992; 9: Gooding et. al., 1981; 10: Govorova, 1993; 11: Nelson et al. 1995; 12: Ervaring CPRO-DLO aardbeiveredelaars.