

CB

Bibliotheek
Proefstation
Naaldwijk

A
3
V
40

STATION VOOR DE GROENTEN- EN FRUITTEELT ONDER GLAS,
TE NAALDWIJK.

Beknopt literatuuroverzicht over *Botrytis cinerea* pers.ex fr.

door:
Dr.K.Verhoeff.

Naaldwijk, 1963.

7730342

A
3
V
40

Beknopt literatuuroverzicht over Botrytis cinerea Pers. ex Fr.

De schimmel.

Het geslacht Botrytis Pers. ex Fr. behoort tot de Moniliaceae (Fungi imperfecti), met B. cinerea als belangrijkste soort. Het mycelium is vertakt, gesepteerd, hyalien of iets grauw van kleur, meestal tegen het substraat aangedrukt. De conidioforen ~~zijn~~ ontstaan uit het mycelium en zijn meestal niet vertakt. De lengte is 1000 μ of meer. Aan de basis zijn de conidioforen 18 μ breed en zijn de celwanden bruin van kleur, naar de top toe worden zij lichter en smaller (tot ca. 10 μ). De basis-cel (= voetcel) van de conidioforen is dikker en afgeronder dan de andere cellen. Als de dragers vertakt zijn, waardoor meerdere (max. 2 tot 3) conidioforen ontstaan, dan vindt deze vertakking op geringe afstand van de voetcel plaats.

Op ca. 150 μ van de top vertakt de drager zich; deze korte zijtakken vertakken zich ook weer, loodrecht of scheef ten opzichte van de zijtakken der 1e orde. De toppen van de zijtakken der tweede orde zwellen op, waardoor een aantal stevige, kleine sterigmen ontstaan. Op elk sterigme wordt één conidium gevormd. Na de vorming en de rijping van de conidien schrompelen de sterigmen en de eronderliggende cellen in en vallen ook vaak af. De "aanhechtingsplaatsen" blijven wel zichtbaar. Hierdoor krijgen oudere conidioforen vaak zo'n knobbelig uiterlijk.

De conidien zijn ovaal en vrijwel kleurloos. De afmetingen variëren (Klebahn, 1930).

Oudere auteurs onderscheidten vele soorten naast B. cinerea, niet alleen naar de plant van herkomst, zoals B. parasitica Cav., B. galanthina (Berk. & Br.) Sacc. en B. paeoniae Oud., maar ook op grond van morfologische verschillen, zoals B. vulgaris Fr. en B. cana Kze & Schm., (Saccardo, 1886). Op grond van de beschrijvingen zijn deze laatste echter niet van elkaar te onderscheiden (Klebahn, 1930).

Na vergelijking van de conidioforen van B. douglasii, B. parasitica, B. convallariae, B. narcissicola, B. galanthina, B. gladioli, B. primulae sinensis, B. pruni trilobae, B. syringae en B. vitus, komt Klebahn (1930) tot de konklusie, dat eigenlijk alle, uitgezonderd B. parasitica, tot B. cinerea gerekend kunnen worden. B. cinerea is dan ook een verzamelsoort, waarbinnen een aantal ondersoorten, rassen en aanpassingsvormen voorkomen. Het is dan ook beter om te spreken over Botrytis van het cinerea type, (Groves & Drayton, 1939). De meeste van de rassen of stammen zijn alleen in vitro te scheiden (Brierley, 1931).

Wastie (1962) heeft de conidien-afmetingen van enkele B. cinerea herkomsten met elkaar vergeleken. Hieruit blijkt dat de isolaties van Umbelliferae, lelie, paardekastanje, tulp, hyacint en pioenroos kwa conidien afmetingen niet van elkaar te onderscheiden zijn. De conidien groottes overlappen elkaar.

De gehele systematiek binnen het geslacht Botrytis is dan ook nog niet duidelijk. Er is wel eens gedacht, dat Botrytis het imperfecte stadium van Sclerotinia Fuckeliana zou zijn. Men heeft dit niet kunnen bewijzen. Alleen Groves & Drayton (1939) hebben een keer een Sclerotinia verkregen in een cultuur, die ontstaan was na enten van verschillende Botrytis isolaties door elkaar.

Het geheel wordt niet vereenvoudigd door het feit, dat de conidien van B. cinerea meer-kernig zijn, waardoor heterokaryose voorkomt (Hansen & Smith, 1932). Aan de grootte van de sporen is vaak al te zien of er weinig of "veel" kernen in aanwezig zijn, (Hansen, 1938). Door herhaaldelijk 1-spore cultures te maken, kunnen verschillende isolaties "gezuiverd" worden, waarna zij stabiel blijven (Hansen, 1942).

Behalve conidioforen vormen vele B. cinerea isolaties sclerotiën. Deze ontstaan als gevolg van herhaaldelijk dichotoom vertakken van hyfenuiteinden, gevolgd door septeren en het fuseren van deze vertakkingen (Townsend & Willets, 1954). De mate waarin sclerotiën en conidioforen worden ontwikkeld is bij alle isolaties niet gelijk. Abdel-Salam (1934)

kon B. cinerea isolaties van sla in twee groepen verdelen; de ene groep werd gevormd door isolaties die veel sclerotiën en weinig conidioforen vormen, de andere door isolaties, die weinig sclerotiën en veel conidioforen vormen. Paul (1929) maakte een verdeling in drie groepen op grond van sclerotiënvorming, conidioforen-vorming en de vorming van hoofdzakelijk luchtmycelium. Deze karakteristieken komen op verschillende media naar voren, alleen verschilt de intensiteit wel eens. Ook uitwendige omstandigheden spelen een rol; bij hoge luchtvochtigheid bijvoorbeeld worden meer sclerotiën gevormd dan bij lagere luchtvochtigheid.

De invloed van de temperatuur op de mycelium-ontwikkeling is weinig onderzocht. Hennebert & Gilles (1958) noemen 30°C optimaal voor de groei van een B. cinerea isolatie van aardbei. Van deze isolatie zijn de minimum-, optimum- en maximumtemperatuur voor het ontkiemen der conidien respectievelijk 5°C, 15° tot 20°C en 35°C. De snelheid van ontkiemen is afhankelijk van het substraat. In de volgorde glas - water - aardbeiensap - epidermis van aardbeien neemt de snelheid van ontkiemen toe. Op de epidermis van de aardbei was na 1½ uur bij 15° tot 20°C al kieming opgetreden. Op droge media kan ontkiemen plaats vinden tot ^{een} rel. luchtvochtigheid van 92%. Bij lagere luchtvochtigheid treedt geen kieming meer op (Nelson, 1951^b).

Uit proeven van de Haas & Wennemuth (1962), die genomen zijn met een B. cinerea isolatie van heesters, blijkt dat bij temperaturen van 1° tot 6°C. het ontkiemen der conidien vele dagen kan duren. Bij 1°C begon de kieming in water na 10 dagen (8%) en liep het kiemingspercentage tot 88% op na 40 dagen. Bij 2°C begon de kieming na 8 dagen (14%) en was na 24 dagen 92%. Bij iets hogere temperaturen verliep het proces weer wat sneller. Bij 10°C bijvoorbeeld begon de kieming na 6 dagen (18%) en liep op tot 95% na 14 dagen. Bij -2°C vond, ook bij luchtvochtigheden van 98% na 40 dagen geen ontkiemen plaats.

Ook de ouderdom van de cultures, waar de sporen van worden afgehaald speelt een rol. Volgens Ainsworth, Oyler & Read (1938) worden met B. cinerea van tomaat de beste infectie-resultaten verkregen met sporen van 7 tot 10 dagen oude cultures. Conidien van B. cinerea van aardbei zijn rijp bij zes dagen oude cultures. Tot 12 dagen na het enten levert een cultuur nog voor 100% kiemkrachtige sporen (in 24 uur althans), (Hennebert & Gilles, 1958). Ook voor B. fabae geldt, dat de beste proefuitkomsten verkregen worden met sporensuspensies die afkomstig zijn van 10 dagen oude cultures.

De gemiddelde leeftijd van de conidien is dan 3 dagen. Conidien afkomstig van 25 dagen en van 35 dagen oude cultures zijn ongeveer 1/10 en 1/100 keer zo kiemkrachtig als die van 10 dagen oude cultures (Last, 1960).

Sporen van B. cinerea kunnen op tomatenvruchten een week levenskrachtig blijven (Ainsworth, Oyler & Read, 1938), op uiebladeren kunnen de sporen van B. cinerea 6 dagen blijven liggen voordat ontkiemen ~~kan~~ plaats vindt^t (Segall, 1953). B. cinerea sporen van een isolatie van boon, kunnen bij niet te hoge temperatuur meer dan een maand kiemkrachtig blijven (Wilson, 1937). Op gelatinebodem kunnen B. cinerea sporen bij 25°C en relatieve luchtvochtigheden van 100%, 95% en 93% twee dagen latent aanwezig zijn. Bij lagere luchtvochtigheid sterven zij snel af (Snow, 1949).

De mogelijkheid van latent aanwezig zijn van B. cinerea conidien lijkt dus bij niet te hoge temperatuur en niet te lage luchtvochtigheid mogelijk.

Sporuleren van de B. cinerea isolatie van aardbei vindt plaats tussen 5°C en 30°C, waarbij de luchtvochtigheid voldoende hoog moet zijn (relatief boven 70 tot 80%) (Hennebert & Gilles, 1958).

De verspreiding buiten vindt plaats door wegspattende regendruppels en door wind. Wel is waar vallen conidien af als gevolg van hygroscopische beweging van de dragers, maar de meeste sporen komen dan tussen het onderliggende mycelium terecht (Jarvis, 1962^a). Vlak boven een aardbeienveld werden de meeste sporen bij hoge luchtvochtigheid gevangen, hoewel er dan toch ook niet veel in de lucht aanwezig zijn in vergelijking tot andere (112 per m³ van B. cinerea tegenover 21.000 per m³ van Venturia inaequalis) Het mikroklimaat zal vermoedelijk een belangrijker rol spelen (Miller & Waggoner, 1957). Voor aantasting van aardbeien lijkt dit ook logisch, omdat de aangetaste vruchten tussen het gewas zitten. Voor aangetaste tomatenplanten zal verplaatsing door wind de belangrijkste faktor zijn voor de verspreiding van de schimmel.

Symptomen

Specifieke symptomen treden bij aantastingen van B. cinerea eigenlijk niet op. In het algemeen wordt het weefsel zacht en nat, waarna er spoedig conidioforen op verschijnen. Op tomatenvruchten kan het zogenaamde "stip" ("g^host-spots") ontstaan. Iets dergelijks kan ook bij bonen voorkomen

(Botrytis fabae; Wilson, 1937) en op bloemblaadjes van cyclamen (B. cinerea; Tompkins & Hansen, 1948). Dit blijven echter uitzonderingen.

Pathologische anatomie

Aanvankelijk heerste de mening, dat kiembuizen van B. cinerea langs enzymatische weg de bladeren zou ^{den} penetreren (Ward, 1888; Myoshi, 1895). Kiembuizen bleken echter ook bladgoud te kunnen doorboren, zodat binnendringen langs mechanische weg ook mogelijk lijkt (Myoshi, 1895). Uit het onderzoek van Brown (1916) en van Blackman & Welsford (1916) is echter duidelijk geworden, dat B. cinerea de cuticula niet langs chemische weg kan penetreren. Er vindt ook geen doding van de onderliggende epidermiscellen plaats voordat de cuticula doorboord is, (Brown, 1916).

Blackman & Welsford (1916) hebben het binnendringen van B. cinerea in bonebladeren nagegaan. Op het blad gebrachte droge conidien zwellen in vocht op, waarna na ca. 2 tot 4 uur een kiembuis uitgroeit. De kiembuis hecht zich aan het bladoppervlak doordat de buitenste laag van de kiembuis min of meer verslijmt. Dit proces vindt al plaats, als de kiembuis ca. één keer de lengte van de spore heeft bereikt. In de cuticula ontstaat een lichte indeuking op de plaats, waar de top van de kiembuis het blad in wil groeien. Daarna heeft langs zuiver mechanische weg binnendringen plaats. Appressorium-vorming werd niet waargenomen, hoewel soms een kleine verbreding aan de top van de kiembuis werd gezien.

De dichtheid van de sporensuspensie, waarmee een plant geïnoculeerd wordt, kan ook een rol spelen bij de aantasting. Worden bonebladeren met een dichte sporensuspensie geïnoculeerd, dan kleuren de bladeren zwart en sterven af. Na inoculatie met een verdunde sporensuspensie ontstaan afzonderlijke plekken, de zogenaamde "chocolate-spots" (Wilson, 1937). Inoculaties met 1 spore per inoculatiedruppel slaagden met B. cinerea op bonebladeren niet, met die van B. fabae wel. Mogelijk speelt de grootte van de sporen hierbij een rol, omdat meer reservevoedsel aanwezig is in grotere sporen (Wastie, 1962)

In op bladeren liggende waterdruppels zouden vanuit de bladeren stoffen diffunderen die kiemstimulerend op B. cinerea conidien werken. Vooral in druppels die op bloembladeren hebben gelegen zou een dergelijke invloed duidelijk merkbaar zijn, (Brown, 1922). Een stimuleren van het ontkiemen

der conidien gebeurt niet door stoffen uit alle planten, (Brown, 1922); Kovács & Szeőke (1956) namen een kiemremming waar bij conidien die in blad-excreten van tomatplanten werden gebracht. Bij verdunning trad wel een stimuleren van het ontkiemen op. Dauw- of regendruppels zouden al voldoende kiemremmende stoffen kunnen opnemen. Deverall & Wood (1961^a) verkregen hogere kiemingspercentages bij conidien van B. cinerea en B. fabae in waterdruppels die enige tijd op oudere bonebladeren hadden gelegen dan in die, afkomstig van jongere bladeren.

Na het binnendringen van de infectiehyfe vindt verdere uitgroei in principe bij alle planten op dezelfde wijze plaats, hoewel er enige uitzonderingen zijn bekend geworden.

Door afscheiding van enzymen worden de middenlamellen van het aan te tasten weefsel opgelost en desintegreren de protoplasten, waarna de schimmel het aldus getransformeerde weefsel binnengroeit (o.a. Brown, 1915; Blackman & Welsford, 1916; Ainsworth, Oyler & Read, 1938; Tribe, 1955; Wood, 1955).

Thatcher (1939) bepaalde de osmotische waarde van een infectiehyfe van B. cinerea op 28.9 at. De bladcellen van de waardplant (Apium graveolens) hadden een osmotische waarde van 9.4 tot 17.4 at. Er ontstaat dus na penetreren van de cuticula een voedselstroom naar de infectiehyfe toe, totdat de celwanden gedesintegreerd zijn.

De bekende enzymen met pectolytische activiteit zijn het pectine-methylesterase, dat de hydrolyse van de methylester-groepen in pectinezuren en pectine katalyseert; het polygalacturonase, dat de hydrolyse van glucoside-ketens in de polygalacturonzuur-ketens van de pectine katalyseert en depolymerase. Pectinase wordt als een complex-enzym beschouwd, waarin het polygalacturonase voorkomt. Dit laatste is veel belangrijker dan de pectine-methylesterase, (Ragheb & Fabian, 1955). Na 4 tot 6 dagen groei van B. cinerea in verschillende media zijn al van bovengenoemde enzymen aanwezig (Tribe, 1955). De pectinase-vorming bleek min of meer gecorreleerd met de hyfen ontwikkeling (Ghuman & Nef, 1947).

Bij het zogenaamde "stip" van tomatvruchten, vindt wel binnendringen

van de infectie-hyfe plaats, maar door het opdrogen van de waterdruppel, waarin de spore kon kiemen en van waaruit de infectie-hyfe de vruchtwand penetreerde, sterft de schimmel toch nog af. Wel zijn al enige cellen van de epidermis gedood door afscheiding van pectinase door de schimmel, waardoor er een klein necrotisch plekje ontstaat met een licht gekleurde ring er omheen (Ainsworth & Oyler, 1937; Ainsworth, Oyler & Read, 1938; Bremer & Herald, 1955). Naarmate de vrucht ouder is en dus de cuticula beter ontwikkeld, kan binnendringen ook moeilijker plaats vinden in de betrekkelijk korte tijd, dat vruchten nat blijven (Ainsworth, Oyler & Read, 1938).

Bij aardbei en daarna ook bij framboos is vastgesteld, dat de infectie-hyfe van B. cinerea latent in de bloembodem aanwezig kan zijn, om pas tegen het afrijpen van de vruchten in de vrucht uit te groeien (Powelson, 1960; Jarvis, 1962^a, 1962^b).

Vanaf geïnfecteerde bloeddelen, met name vanaf de stammen, groeit het mycelium naar de bloembodem. Deze groei vindt plaats twee tot drie cellagen onder de epidermis. De hyfen blijven latent tussen het vaatbundel-netwerk van de bloembodem en groeien als de vrucht bijna rijp is, in het vruchtvlees uit (Powelson, 1960). De waterfilm, die nodig is voor de sporen om te kiemen en binnen te dringen, is op de vruchten meestal te kort aanwezig om directe vruchtaantasting te krijgen. Bloemknoppen kunnen echter aangetast worden zodra zij opengaan, ook omdat deze delen sneller verzwakt of dood zijn en omdat vocht tussen de bloeddelen meestal voldoende lange tijd aanwezig blijft om een binnendringen van B. cinerea te doen plaats vinden. Via de bloeddelen wordt dan de bloembodem aangetast (Jarvis, 1962^b).

Bij de meeste planten vindt een aantasting door B. cinerea plaats via wonden of via verzwakte delen. Goed groeiende tomatplanten kunnen volgens Day (1959) alleen bij hoge luchtvochtigheid worden aangetast of via dode of verzwakte delen of via wonden. Afstervende cotylen vormen een geschikt medium voor de schimmel om via deze delen naar de stengel te kunnen groeien. Ook afgevallen bloemen, die op bladeren terecht komen, vormen een goede invalspoort omdat B. cinerea via de dode bloeddelen het blad kan aantasten, (o.a. Pape, 1921).

In de meeste gevallen lijkt het dus duidelijk, dat B. cinerea een "springplank" moet hebben, van waaruit gezonde weefsels aangetast kunnen worden. Dit aantasten bestaat dan uit het doen afsterven van de weefsels door het afscheiden van enzymen met pectolytische werking.

Als er voldoende lange tijd waterdruppels op bladeren of vruchten aanwezig zijn, kan direkte, actieve, penetratie van de kiembuis plaats vinden. Volgens mondelinge mededelingen van Wilson schijnt bij tomaat ook latent-aanwezig-zijn van infectie-hyfen voor te komen en wel juist onder het wondkurk van stengelwonden.

Uitwendige omstandigheden

Bonebladeren kunnen aangetast worden tussen 0° en 30°C , met een temperatuur-optimum van ca. 20°C . De aanwezigheid van een waterfilm is echter essentieel (Wilson, 1937). Voor andere gewassen is de invloed van de temperatuur op de aantasting door B. cinerea nauwelijks bekend. Vochtigheid schijnt een belangrijker rol te spelen. Zo moeten aardbei-vruchten minimaal 4 tot 8 uren nat blijven om een aantasting te krijgen bij 13° tot 15°C (Hennebert & Gilles, 1958). "Stip" op tomaten treedt buiten vooral op als vochtige nachten gevolgd worden door zonnige dagen (Ferrer & Owen, 1959). Onder glas moeten de vruchten bij 18° tot 19°C minimaal 4 uren nat blijven (Ainsworth, Oyler & Read, 1938).

Volgens Darby (1955) is een groeiende tomatplant niet direkt aan te tasten. Een hoge luchtvochtigheid, een temperatuur van 21°C , donker weer en welige planten bevorderen het ontstaan van aantastingen wel (Day, 1959).

Grainger (1962) vermeldt, dat bij een laag $C_p - R_s$ quotient geen B. cinerea infecties bij tomatplanten optreden. Hierbij is C_p het totale gewicht aan carbohydraten in de plant en R_s het residu van het stengeldrooggewicht. In aangetaste planten werd ook minder carbohydraat aangetoond dan in gezonde planten.

Bestrijding

Experimentele gegevens over de bestrijding van B. cinerea bij tomaat zijn nauwelijks bekend. In een met TCNB verzadigde atmosfeer groeit de schimmel minder snel, het ontkiemen der conidien is geremd terwijl sporuleren geheel achterwege blijft (Reavill, 1954). Op een medium waarin 500 ppm captan aanwezig is vindt geen ontkiemen van conidien plaats. Na enige malen overenten op media met captan vindt wel enige adaptatie plaats (Parry & Wood, 1959). Behalve PCNB blijkt ook thiram het ontkiemen der conidien

tegen te gaan (Day, 1959).

Daarna spuiten met groeistoffen om de vruchtzetting te bevorderen, de bloemblaadjes vaak aan de uitgroeïende vruchten blijven zitten en zodoende een goede invalspoort voor B. cinerea -vormen, hebben Davison & Newhook (1956) en Newhook & Davison (1956^a en ^b) getracht om een fungicide aan de groeistof toe te voegen teneinde de ontwikkeling van B. cinerea tegen te gaan. Ferbam 0.35% en thiram 0.3% gaven tamelijk goede uitkomsten. Van belang is, dat na de gecombineerde bespuiting met de groeistof zeven tot twaalf dagen daarna met het fungicide alleen wordt gespoten waarbij de trossen goed geraakt moeten worden (Newhook & Davison, 1956^b). Behalve thiram en ferbam had ook bijmenging van ziram, 0.3%, captan, 0.2% en dichlone 0.05% geen nadelige invloed op opbrengst en kwaliteit van de vruchten (Davison & Newhook, 1956).

Newhook (1957) stelde de antagonistische werking van enkele schimmels ten opzichte van B. cinerea vast. Voor de praktijk is dit geen bruikbare methode.

Over het eventueel bestaan van resistentie bronnen is niets bekend.

februari 1963.

AvB

dr. K. Verhoeff.

Literatuur

- Abdel-Salam, M.M., - 1934. Botrytis disease of lettuce. J. pomol. hort. Sc. 12:15-35.
- Ainsworth, G.C. & E. Oyler, - 1937. The spotting of tomato-fruits by Botrytis. Cheshunt hort. exp. St. Ann. Rep. 46-48.
- Ainsworth, G.C., E. Oyler & W.H. Read, - 1938. Observations on the spotting of tomato-fruits by Botrytis cinerea Pers. Ann. appl. Biol. 25:308-320.
- Blackman, V.H. & E.J. Welsford, - 1916. Studies in the physiology of parasitism. II Infection by Botrytis cinerea. Ann. Bot. 30:389-398.
- Bremer, H. & F. Herald, - 1955. Botrytis Erkrankungen an Gemüse-pflanzen im feuchten Sommer 1954. Nachr. bl. D. Pflanzsch. D. 7:8-10.
- Brierley, W.B., - 1931. Biological races in fungi and their significance in evolution. Ann. appl. Biol. 18:420-434.
- Brown, W., - 1922. Studies in the physiology of parasitism. 8. On the exosmosis of nutrient substances from the host tissue into the infection drop. Ann. Bot. 36:101-119.
- Brown, W., - 1916. Studies in the physiology of parasitism 3. On the relation between the infection drop and the underlying host tissue. Ann. Bot. 30:399-406.
- Brown, W., - 1915. Studies in the physiology of parasitism. 1. The action of Botrytis cinerea. Ann. Bot. 29:313-348.
- Darby, J.F., - 1955. A progress report on gray mold and ghost spot of tomatoes and their control. Pl. dis. Repr. 39:91-97.
- Davison, R.M. & F.J. Newhook, - 1956. Incorporation of fungicides in fruit setting sprays for control of Botrytis fruit rot in glasshouse-tomatoes. 2. Compatibility of mixtures. New Zeal. J. Sc. Techn. 38:177-179.
- Day, D.F., - 1959. Botrytis on tomatoes. Tomato and Cuc. Mark. Bd. J. 8: 171-173.
- Deverall, B.J. & R.K.S. Wood, - 1961. Infection of bean plants (*Vicia faba* L.) with Botrytis cinerea and *B. fabae*. Ann. appl. Biol. 49:461-472.
- Ferrer, J.B. & J.H. Owen, - 1959. Botrytis cinerea, the cause of ghost-spot disease of tomato. Phytopathology 49:411-417.
- Ghumann, E. & U. Nef, - 1947. Der Einfluss der Temperatur auf die enzymatische Leistungsfähigkeit zweier pflanzenpathogener Pilzen. Ber. Schw. Bot. Ges. 57:258-271.
- Grainger, J., - 1962. The host as a habitat for fungal and bacterial parasites. Phytopathology 52:140-150.

- Groves, J.W. & F.L. Drayton, - 1939. The perfect stage of *Botrytis cinerea*. *Mycologia* 31:485-489.
- Haas, P.G. de & G. Wennemuth, - 1962. Kühllagerrung von Baumschulgehölzen.
3. *Botrytis*- und *Fusarium* befall an Gehölzen im Kühllager. *Gartenbauwiss.* 27:231-242.
- Hansen, H.N., - 1942. Heterocaryosis and variability. *Phytopathology* 32: 639-640.
- Hansen, H.N., - 1938. The dual phenomenon in imperfekt fungi. *Mycologia* 30:442-455.
- Hansen, H.N. & R.E. Smith, - 1932. The mechanism of variation in imperfekt fungi: *Botrytis cinerea*. *Phytopathology* 22:953-964.
- Hennebert, G.L. & G.L. Gilles, - 1958. Epidémiologie de *Botrytis cinerea* Pers. sur fraisiere. *Meded. L.H. Gent.* 23:864-888.
- Jarvis, W.R., - 1962^a. Splash dispersal of spores of *Botrytis cinerea* Fr. *Nature London* 193:599.
- Jarvis, W.R., - 1962^b. The infection of strawberry and raspberry fruits by *Botrytis cinerea* Fr. *Ann. appl. Biol.* 50:569-575.
- Klebahn, H., - 1930. Zur Kenntnis einiger *Botrytis*-Formen vom Typus der *Botrytis cinerea*. *Z. f. Bot.* 23:251-272.
- Kovács, A. & E. Szeőke, E., - 1956. Die phytopathologische Bedeutung der Kutikulären Exkretion. *Phytop. Z.* 27:335-349.
- Last, F.T., - 1960. Longevity of conidia of *Botrytis fabae* Sardina. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 43:673-680.
- Miller, P.M. & P.E. Waggoner, - 1957. Dispersal of spores of *Botrytis cinerea* among strawberries. *Phytopathology* 47:24-25.
- Myoshi, M., - 1895. Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. *Jb. wiss. Bot.* 28:269-289.
- Nelson, K., - 1951. Effect of humidity on infection of table grapes by *Botrytis cinerea*. *Phytopathology* 41:859-864 en 319-326.
- Newhook, F.J., - 1957. The relationship of saprophytic antagonism to control of *Botrytis cinerea* Pers. on tomatoes. *New Zeal. J. Sc. Techn.* 38A: 473-481.
- Newhook, F.J. & R.M. Davison, - 1956^a. Incorporation of fungicides in fruit setting sprays for control of *Botrytis* fruit rot in glasshouse-tomatoes. *New. Zeal. J. Sc. Techn.* 38:166-176.
- Newhook, F.J. & R.M. Davison, - 1956^b. Incorporation of fungicides in fruit setting sprays for control of *Botrytis* fruit rot in glasshouse-tomatoes.
3. Tests in commercial houses. *New Zeal. J. Sc. Techn.* 38: 180-183.

- Pape, H., - 1921. Beachtungen bei Erkrankungen durch Botrytis. Gartenflora 70:48-50.
- Parry, K.E. & R.K.S. Wood, - 1959. The adaptation of fungi to fungicides: adaptation to captan; adaptation to thiram, ziram, ferbam, nabam and zineb. Ann. appl. Biol. 47:1-9 en 10-16.
- Paul, W.C.R., - 1929. A comparative morphological and physiological study of a number of strains of Botrytis cinerea Pers., with special reference to their virulence. Trans. Brit. Mycol. Soc. 14:118-135.
- Powelson, R.L., - 1960. Initiation of strawberry fruit-rot caused by Botrytis cinerea. Phytopathology 50:491-494.
- Ragheb, H.S. & F.W. Fabian, - 1955. Growth and pectolytic activity of some tomato molds at different pH levels. Food Research 20:614-625.
- Reavill, M.J., - 1954. Effect of certain chloronitrobenzenes on germination, growth, and sporulation of some fungi. Ann. appl. Biol. 41:448-460.
- Segall, R.H., - 1953. Onion blast or leaf spotting by species of Botrytis. Phytopathology 43:483.
- Snow, D., - 1949. The germination of mould spores at controlled humidities. Ann. appl. Biol. 36:1-13.
- Smith, R.E., - 1900. Botrytis and Sclerotinia: their relation to certain plant diseases and to each other. Bot. Gaz. 29:369-407.
- Thatcher, F.S., - 1939. Osmotic and permeability relations in the nutrition of fungus parasites. Am. J. Bot. 26:449-458.
- Tomkins, C.M. & H.N. Hansen, - 1948. Cyclamen petal spot, caused by Botrytis cinerea, and its control. Phytopathology 38:114-117.
- Townsend, B.B. & H.J. Willets, - 1954. The development of sclerotia of certain fungi. Trans. Brit. mycol. Soc. 37:213-221.
- Tribe, H.T., - 1955. Studies in the physiology of parasitism, 19. On the killing of plant cells by enzymes from Botrytis cinerea and Bacterium aroidea. Ann. Bot. 19:351-368.
- Ward, H.M., - 1888. A lily disease. Ann. Bot. 5:319-382.
- Wastie, R.L., - 1962. Mechanism of action of an infective dose of Botrytis spores on bean leaves. Trans. Brit. mycol. Soc. 45:465-473.
- Wilson, A.R., - 1937. The chocolate spot disease of beans (*Vicia faba* L) caused by Botrytis cinerea Pers. Ann. appl. Biol. 24:258-288.
- Wood, R.K.S., - 1955. Pectic enzymes secreted by pathogens and their role in plant infection. 5th Symp. Soc. gen. Microbiol. 263-293.