



Figuur 1 De ligging van de waarnemingsobjecten.
Figure 1 Situation of the objects.

van bladvreterij door insecten opgenomen. Tevens werd bepaald in hoeverre de bomen zich van de vreterij herstelden.

3 Het begin en de omvang van de conditievermindering en de sterfte

Voordat ingegaan wordt op de recente conditievermindering kan worden vermeld dat in vroeger tijden vaker sterfte bij eik in Nederland is opgetreden. Zo schijnen eiken in 1709 grote schade te hebben opgelopen door strenge vorst (Van der Borch, 1820). In 1921 stierven eiken ten gevolge van droogte (Bos, 1924). In het gebied van de Langbroeker Wetering trad rond 1960 sterfte op. Als oorzaken hiervoor worden genoemd: slecht dunningsregiem en beperkte groeiruimte (Westra, 1963). Verder wordt in het bedrijfsplan 1950-1960 van het Liesbos de opmerking gemaakt dat er meer oude eiken sterven dan voorheen. Als mogelijke oorzaken hiervoor worden genoemd: het verlagen van de grondwaterstand en de droge zomers van 1947 en 1949.

Wanneer de recente conditievermindering begonnen is en wanneer voor het eerst sterfte optrad is niet exact bekend. Uit het landelijk vitaliteitsonderzoek en de meldingen is gebleken dat in 1984 reeds sterfte optrad. De hoedanigheid van sommige dode bomen in 1985

(reeds afvallende schors e.d.) doet echter vermoeden dat ook in 1983 al sterfte is opgetreden. Zoals later zal blijken is vanaf dat jaar de diktegroei van veel bomen afgenomen.

Zowel uit het landelijk vitaliteitsonderzoek als uit andere waarnemingen en meldingen blijkt dat de conditievermindering en de sterfte zich landelijk voordoen. Ook in West-Duitsland zijn recent meldingen gemaakt van sterfte (Eichholz, 1985; Spelsberg, 1984).

4 De verschijnselen

4.1 De uiterlijke verschijnselen

De belangrijkste uiterlijke verschijnselen zijn schematisch weergegeven in figuur 2.

Een aantal van de in figuur 2 genoemde verschijnselen behoeft een nadere toelichting. Dat eiken waterlot vormen is een algemeen verschijnsel en hoeft niet direct als verontrustend te worden gezien voor de gezondheidstoestand. Afhankelijk van de erfelijke aanleg van de boom kan waterlot ontstaan doordat de kroon verkommert ten gevolge van een te dichte stand of door een plotselinge sterke vrijstelling. Nu vertonen echter ook veel bomen met een goed ontwikkelde kroon zonder plotselinge vrijstelling veel waterlot aan de spil en op takken in de kroon.

De slechte bladbezetting en lichte bladkleur hebben betrekking op de periode augustus/september, de tijd dat eiken normaliter hersteld kunnen zijn van kaalvraat door insecten. Wat de bladkleur betreft is bovendien opgevallen dat blad van veel bomen tussen de nog groene nerven lichtgroene tot gele vlekken vertoont.

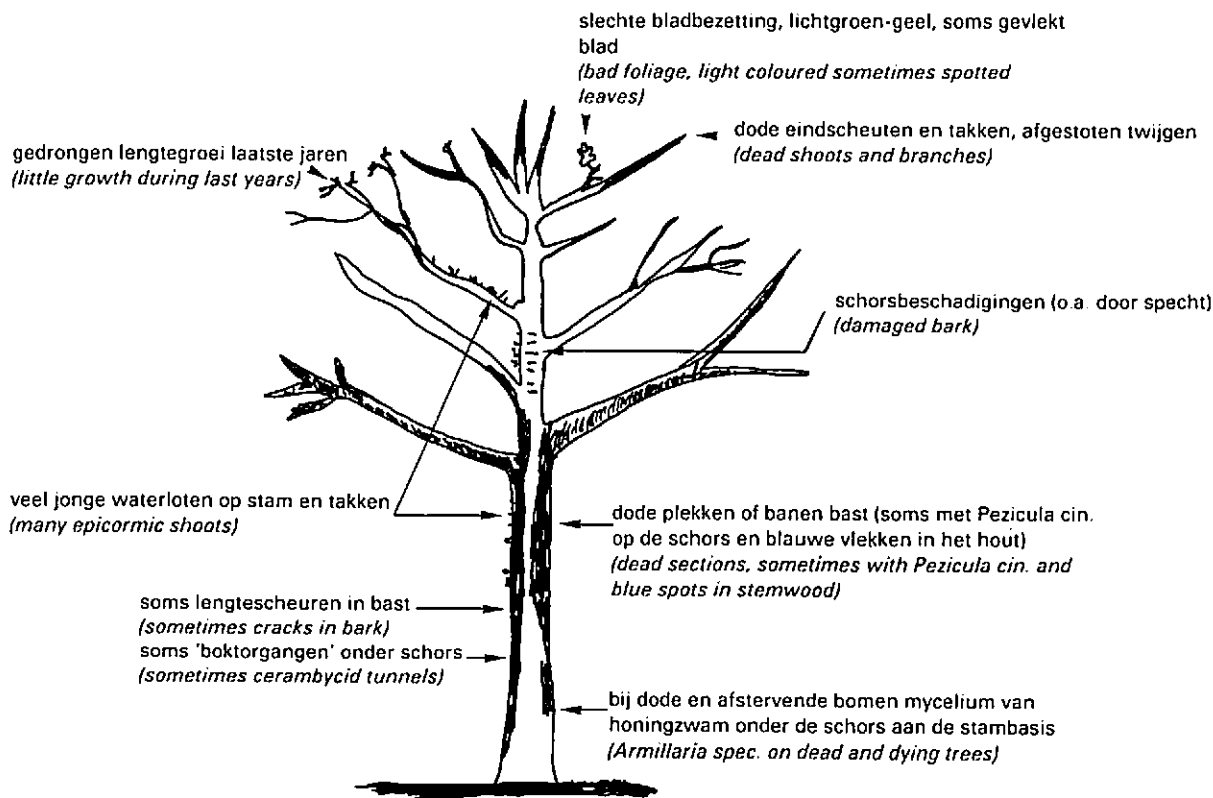
Op de dode plekken in de bast van de stam (de plekken komen soms ook op takken voor) zijn vaak vruchtlichamen van *Pezizula cinnamomea*, de veroorzaker van de zogenaamde "Schleimfluss", gevonden.

Het mycelium dat aan de stamvoet van veel verzwakte bomen wordt gevonden is waarschijnlijk hoofdzakelijk van *Armillaria bulbosa*.

4.2 Beschadiging van bast en cambium

De dode plekken in de bast blijken niet voor te komen op gezond uitzijnde bomen, meestal op slecht uitzijnde bomen en altijd op afstervende bomen. De dode plekken en banen komen verspreid over alle hoogten voor, doch het minst aan de stamvoet. Bij de afstervende bomen komen de dode plekken en banen iets meer voor aan de zuidkant van de stam dan aan de overige zijden. Bij de overige bomen is het voorkomen niet gekoppeld aan een bepaalde windrichting.

Vaak is behalve de bast ook het cambium beschadigd, maar er komen ook bruine en zwarte plekken in de bast voor zonder dat het cambium dood is. Het



Figuur 2 Schematische weergave van de belangrijkste uiterlijke verschijnselen van conditievermindering.
 Figure 2 Schematic representation of the most important external symptoms of decline in health and death.

ontstaan van deze plekken is niet exact te dateren.

De ergste cambiumbeschadiging lijkt te zijn ontstaan na het groeiseizoen van 1984. Datering hiervan levert soms moeilijkheden op doordat het hout van de laatstgevormde jaarring afgebrokkeld is o.a. door schimmelaantasting. Ook in 1985 en 1986 zijn dode plekken in de cambiale zone ontstaan.

Opvallend is tenslotte dat er in het algemeen vrijwel geen overwalling van de beschadigde plekken heeft plaatsgevonden. Wel zijn de houtvaten achter beschadigd cambium altijd bezet met thyllen (celblazen). Ook achter onbeschadigde bast is soms een begin van thyllenvorming waar te nemen.

4.3 Verminderde diktegroei

Een uiterlijk niet waar te nemen maar belangrijk symptoom van gezondheidsvermindering is de geringe diktegroei die veel bomen de laatste jaren hebben vertoond.

Uit de jaarringanalyse blijkt dat veel bomen in 1983 slechter zijn gaan groeien dan voorheen en sindsdien zeer weinig diktegroei hebben vertoond. Hetzelfde werd geconstateerd door het Rijksherbarium te Leiden (De Kort, mond.med.).

Weliswaar hebben zich bij sommige bomen eerder jaren met verminderde diktegroei voorgedaan, onder andere rond 1976 (droogte) en 1980 (veel insectenvraat) doch daarna trad meestal herstel op.

4.4 Schadebeeld per opstand en sterfteproces

De sterfte betreft in de meeste gevallen verspreid door de opstand staande individuen. Soms treedt de sterfte echter ook groepsgewijs op.

De sterfte komt zowel bij heersende, medeheersende als onderdrukte bomen voor. De indruk bestaat echter dat in opstanden van ongeveer 30-80 jaar de sterfte zich het meest voordoet bij medeheersende en onderdrukte bomen.

Hoewel het verloop van het sterfteproces nog lang niet duidelijk is zijn hierover wel enkele opmerkingen te maken. Acute sterfte van gezonde bomen heeft zich in het groeiseizoen van 1986 niet voorgedaan. De waarnemingsbomen die in 1986 zijn doodgegaan (6%) liepen in het voorjaar niet of zeer slecht uit, zodat verondersteld mag worden dat met deze bomen al eerder iets aan de hand is geweest.

Voorts lijkt het er op dat de sterfte bovengronds en van bovenaf begint. Veel bomen die bovengronds reeds



Sterfte en slechte bladstand in een 35-jarige opstand van zomereik.

voor een groot deel zijn afgestorven hebben een nog levende stamvoet en levende wortelaanlopen. Ook bij enkele afstervende bomen waarvan het bovenste deel van het wortelgestel werd blootgegraven waren de wortels levend.

5 Mogelijke oorzaken

5.1 Leeftijd

Volgens het landelijk vitaliteitsonderzoek van het Staatsbosbeheer is de gezondheidstoestand het minst slecht bij bomen van 5-15 jaar oud; sterfte treedt op bij bomen ouder dan ca. 29 jaar. Ook uit eigen waarnemingen blijkt dat de conditievermindering pas problematisch is bij leeftijden boven de ca. 25 jaar. Dit houdt mogelijk verband met het schadelijk optreden van bladetende insecten. Overigens bestaat er bij

opstanden ouder dan 25 jaar geen verband tussen de leeftijd en de mate van conditievermindering.

5.2 Groeiplaats

Er is geen duidelijk verband waargenomen tussen de mate van conditievermindering resp. sterfte en de groeiplaats. Zowel de sterfte als de conditievermindering doen zich op arme, rijke, droge, vochtige gronden van de kuststreek tot en met de oostgrens voor. Hoogstens is er een licht verband te bespeuren tussen de sterfte en de bodemvochtigheid. Op gronden met bereikbaar grondwater lijkt iets meer sterfte voor te komen dan op de gronden zonder bereikbaar grondwater.

5.3 Weersomstandigheden

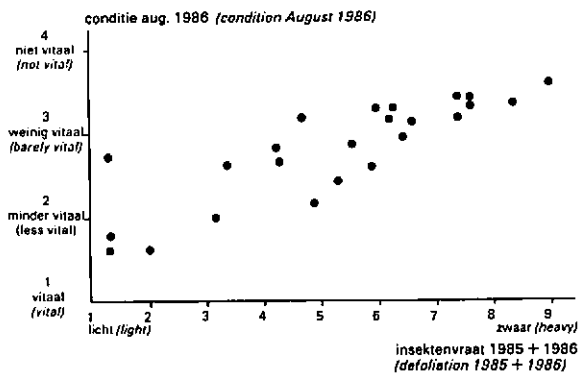
Vermoedelijk hebben de weersomstandigheden een belangrijke rol gespeeld bij de gezondheidsachteruitgang omstreeks 1983. In dat jaar, dat overigens werd voorafgegaan door een jaar met een droge periode in juli/augustus, viel uitzonderlijk veel neerslag in de maanden maart, april en mei. De hoge grondwaterstand in de eerste groeimaand kan op de nattere groeiplaatsen wortelsterfte tot gevolg hebben gehad. In hetzelfde jaar trad in juli/augustus weer een droge en vooral hete periode op. Reeds beschadigde wortelstelsels kregen toen een extra klap. Bovendien zou de hitte in combinatie met vochttekort geleid kunnen hebben tot cambiumbeschadiging (Eichholz, 1985).

De vorst die in de winter van 1984/1985 door het extreem zachte najaar (waardoor de bomen niet goed in rust kwamen) ernstige schade aan fruitbomen berekende (Wertheim, 1985) heeft vermoedelijk ook de eik niet onberoerd gelaten. De cambium- en bastbeschadigingen voor zover die duidelijk ontstaan zijn tussen de groeiseizoenen van 1984 en 1985 zijn hiermee te verklaren.

5.4 Insekten

De meeste van de 24 opstanden, waar in het kader van het landelijk vitaliteitsonderzoek de invloed van insectenaantastingen op de gezondheidstoestand wordt onderzocht, bleken in 1985 en 1986 ernstig door insecten te zijn aangetast. In beide jaren betrof het hoofdzakelijk de kleine wintervlinder (*Operopthera brumata* L.) en de groene eikebladroller (*Tortrix viridana* L.). De grote wintervlinder (*Erannis defoliaria* Cl.) kwam in mindere mate voor. De rupsen van deze vlinders vreten het blad van bomen ouder dan ca. 15 jaar zodra de knoppen opengaan. In het algemeen komt bij de wintereik minder vreeschade voor dan bij de zomereik.

Eiken kunnen zich meestal goed herstellen van bladvreterij door de vorming van nieuw blad (St. Janslot



Figuur 3 Relatie tussen mate van insectenvraat in 1985 en 1986 en de conditie in augustus van 1986.
 Figure 3 Relationship between defoliation in 1985 and 1986 and the condition in August 1986.

en noodzscheuten). In 1985 trad in de waarnemingsperken inderdaad enig herstel op in de vorm van nieuw gevormd blad, maar dit werd echter zwaar aangetast door meeldauw. In 1986 trad gemiddeld minder herstel op dan in 1985. Of dit laatste een gevolg is van ernstige bladvreterij in achtereenvolgende jaren kan nog niet worden vastgesteld. Duidelijk is wel dat de herhaalde kaalvraat van 1985 en 1986 de conditie van de bomen negatief heeft beïnvloed (zie figuur 3).

Overigens is het in de afgelopen 40 jaar meer dan eens voorgekomen dat de zomereik enige jaren achtereen ernstig werd aangevreten (zie figuur 4). Omdat zich in deze jaren geen conditievermindering als de huidige heeft voorgedaan is het aannemelijk dat er nog andere factoren een rol spelen.

5.5 Schimmels

Tot nu toe zijn geen schimmels gevonden die primair verantwoordelijk kunnen zijn voor de sterfte. Zoals reeds bij "de verschijnselen" is vermeld is wel een aantal secundaire schimmels gevonden op bomen met een verminderde conditie. Op dode plekken of banen

in de bast zijn bijvoorbeeld (in oktober) vaak vruchtlichamen van *Pezizula cinnamomea* waargenomen. Ook is deze een aantal malen geïsoleerd uit donkere plekken die soms op stam en takken voorkomen. Deze schimmel kan weliswaar levende bast doden, doch in het algemeen alleen van bomen die op een of andere manier reeds verzwakt zijn. Verder komt bij veel afstervende bomen aan de stamvoet mycelium van de honingzwam voor. Het gaat hier vermoedelijk hoofdzakelijk om *Armillaria bulbosa* (De Kam, pers. med.). Deze is voor loofhout niet parasitair in tegenstelling tot *Armillaria mellea*. Vooral in het najaar van 1986 waren veel vruchtlichamen van honingzwam aanwezig.

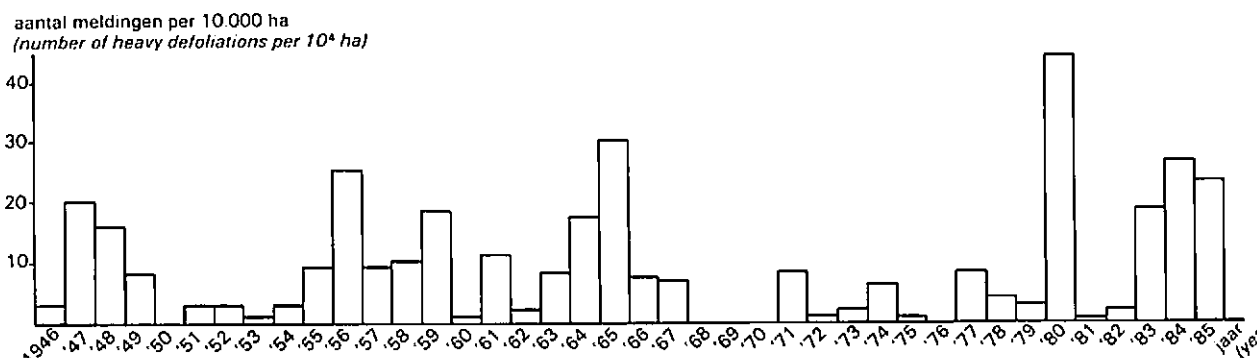
In tegenstelling tot wat in Oost-Duitsland bij de wintereik gevonden is (Skadow & Traue, 1986) zijn er in Nederland geen duidelijke aanwijzingen dat vaat-schimmels zoals *Ceratocystis*-soorten een primaire rol spelen. Het verdient evenwel aanbeveling hier meer aandacht aan te besteden.

5.6 Luchtverontreiniging

In hoeverre luchtverontreiniging een rol speelt bij de gezondheidsvermindering van de eik is niet bekend. Het voorkomen van gezond uitziende opstanden van naaldhout naast eikenopstanden met sterfte doet niet vermoeden dat luchtverontreiniging de belangrijkste oorzaak is. Een indirecte rol, bijvoorbeeld door verhoogde stikstofinvoer waardoor de voedingsstoffenhuishouding uit balans raakt, is niet onvoorstelbaar.

5.7 Voedingsstoffenhuishouding

Veel zomereiken vertonen in het groeiseizoen een lichtgroene of zelfs gele bladkleur. Soms is het blad licht gevlekt tussen de nog groene nerven. Ter oriëntering op de vraag of er nog groene van te lage of te hoge gehalten aan bepaalde elementen zijn in augustus 1986 in twee opstanden op beekbedgronden in het Liesbos (afdelingen 123a en 14b) bladmonsters ge-



Figuur 4 Het aantal meldingen van zware insectenvraat in eik gedurende de laatste 40 jaar.
 Figure 4 Occurrence of heavy defoliation in oak during the last 40 years.

Tabel 1 Resultaten van de bladmonsteranalyse van gezond en ongezond uitziende zomereiken, september 1986.
 Table 1 Results of leaf analysis of healthy and unhealthy *Quercus robur*, September 1986.

opstand/stand	gezondheid/vitality	bladsamenstelling (%; gehalten van drogestof)/leaf analysis				
		N	P	K	Ca	Mg
Liesbos 14b	gezond/healthy	2,55	0,112	0,72	0,54	0,17
	ongezond/unhealthy	2,25	0,073	0,52	0,58	0,17
Liesbos 12a	gezond/healthy	2,40	0,124	0,71	0,45	0,14
	ongezond/unhealthy	2,08	0,087	0,49	0,42	0,12

nomen. Per opstand werd een mengmonster genomen van gemiddeld vijf min of meer gezond uitziende bomen (blad van normale grootte en groen tot donkergroen) en vijf ongezond uitziende bomen (klein blad met necrotische plekken en groene vlekken). Van de grond waren in 1978 monsters genomen; voor de afdelingen 14b en 12a bleken de pH-KCl 4.51 resp. 3.48, het N-totaal 0.119 resp. 0.121%, het N-organisch 3.01 resp. 2.85% en het P-totaal 36 resp. 42 mg P₂O₅/100 g. De analyseresultaten van de bladmonsters zijn vermeld in tabel 1.

De N-voorziening blijkt vrij normaal; opvallend is echter dat de ongezonde bomen een lager N-gehalte hebben dan de gezonde. De P-voorziening van de ongezonde bomen is onvoldoende (de grenswaarde voor zichtbaar gebrek ligt ongeveer bij 0,10). De K-voorziening is voldoende, maar in ongezonde bomen wel lager dan in gezonde bomen. De Ca-gehalten liggen op een normaal niveau. De Mg-voorziening is voldoende, behalve bij laagzonde bomen in afdeling 12a, waar de gehalten te laag zijn. In deze opstand treedt zichtbaar Mg-gebrek op, kenbaar aan de regelmatige necrosen tussen de zijnerven.

In enkele projecten van het Nationale Programma Verzuringsonderzoek werden hoge gehalten aan stik-

stof in het blad van eiken geconstateerd (Schneider & Bresser, 1986). Hoewel de hier gevonden waarden voor stikstof niet abnormaal hoog zijn moet worden opgemerkt dat de N/P-verhouding wel hoog is, ook bij gezond uitziende bomen. De lage kaliumgehalten komen overeen met de resultaten van eerdergenoemde projecten. Ook is er overeenkomst met het optreden van P-gebrek in douglasopstanden (Oterdoom e.a. 1986).

5.8 Combinatie van factoren

De problemen rond de gezondheid van de zomereik zijn vermoedelijk omstreeks 1983 begonnen. In 1985 openbaarden deze zich in de vorm van sterfte op grotere schaal. Gedurende deze periode deden zich een aantal voor de gezondheid van eik ongunstige omstandigheden voor:

- droogte 1982;
- uitzonderlijk veel neerslag voorjaar 1983;
- droogte en heide 1983;
- plotseling invallende strenge vorst na zacht najaar 1984;
- veel bladvreterij door insecten in 1983, 1984 en 1985.

Feitelijk kan deze combinatie van ongunstige weers-



omstandigheden en herhaalde kaalvraat de conditievermindering van de eik verklaren. Voegt men hierbij de secundaire aantasters als *Pezicula cinnamomea* en *Armillaria spec.* dan is het ook niet verwonderlijk dat er eiken afsterven.

De genoemde oorzaken zijn ook in overeenstemming te brengen met de symptomen:

- groeiverval in 1983, gevolgd door slechte groei in 1984 en 1985;
- cambium- en bastbeschadiging;
- slechte bladbezetting;
- veel jong waterlot als noodscheuten;
- weinig sterfte en minder conditievermindering bij eiken jonger dan 25 jaar, omdat deze minder door insecten worden aangetast;
- minder problemen bij de wintereik (minder insectenvraat).

Eventuele problemen rond de voedingsstoffenhuishouding zijn vanwege het genoemde complex van ongunstige factoren moeilijk in te schatten. Zo zou het geconstateerde fosfaatgebrek een gevolg kunnen zijn van verzuring, maar ook te maken kunnen hebben met de herhaalde kaalvraat (Brown, 1974; Shaw, 1974).

6 Maatregelen

Omdat er geen eenduidige oorzaak aan te wijzen is kunnen geen directe bestrijdingsmethoden worden aangedragen. Wel is een aantal bosbouwkundige maatregelen te noemen die de conditie van eikenopstanden ten goede kunnen komen.

In jonge opstanden kan de dunning (de noodzaak hiervan moet goed worden overwogen) het beste in augustus geteerd worden. De bomen hebben zich dan kunnen herstellen van een eventuele kaalvraat door insecten en de gezondheid is dan beter te beoordelen dan in de winter. In verband met onzekerheden over de toekomstige gezondheidsontwikkeling moet worden afgezien van de toekomstbomenmethode. Er zijn geen duidelijke aanwijzingen dat het dunningshout verwijderd moet worden.

Verder zou gedacht kunnen worden aan de bestrijding van de belangrijkste bladvreterende insecten (kleine wintervlinder en groene eikebladroller). Dit is bij jonge opstanden eigenlijk alleen uitvoerbaar door middel van spuiten.

In oudere opstanden geldt wat het blespen betreft dezelfde regel als in de jonge. Insectenbestrijding is vanwege het veel lagere stamtaal te doen door middel van lijmringen (alleen grote en kleine wintervlinder).

In het algemeen is het treffen van alle andere conditieverbeterende maatregelen een goede zaak. Hiertoe hoort o.a. de zorg voor een goede waterhuishouding. In hoeverre met bemesting iets in de goede richting

bereikt kan worden is nog niet duidelijk. Wel mag men aannemen dat een evenwichtige voorziening met minerale voedingsstoffen in elk geval de vitaliteit verbetert en de herstel mogelijkheden na kaalvraat en vorstschade vergroot.

Literatuur

- Borch, A. Ph. R. C. van der. 1820 (ca.). Verhandelingen over de Nederlandse Woudbomen.
- Bos, H. 1924. Het af- en insterven van bomen. Tijdschrift over Plantenziekten 30 (8): 132-142.
- Brown, A. H. F. 1974. Nutrient cycles in oakwood ecosystems in Nw. England. In: M. G. Morris & I. H. Perring (eds.). *The British Oak; its history and natural history*. Classety, Berkshire, pp. 141-161.
- Eichholz, U. 1985. Sterben von Eichenjungbeständen in Südhessen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 40 (3): 47-48.
- Gibbs, J. N., W. Liese & J. Pinon. 1986. Eikeverwelking: actie tegen een ongewenste Amerikaan. *Natuur en Techniek* 54 (11): 872-883.
- Igmandy, Z. 1986. Das Eichensterben und Abwehrmöglichkeiten. *Forst- und Holzwirt* 41 (1): 13-14.
- Oosterbaan, A. & J. J. Borgesius. 1986. Sterfte bij zomereik 1984/1985. Rapport Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 464.
- Oterdoom, J. H., J. van den Burg & W. de Vries. 1986. Resultaten van een oriënterend onderzoek naar de minerale voedingsstoestand en de bodemchemische eigenschappen van acht douglasopstanden met vitale en minder vitale bomen in Midden-Nederland, winter 1984/1985. Rapport Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 470.
- Schneider, T. & A. H. M. Bresser. 1986. Dutch priority programme on acidification. Proceedings of the second symposium November 1986. Nr. 00-03 National Institute of Public health and Environmental hygiene, Bilthoven.
- Shaw, M. W. 1974. The reproductive characteristics of oak. In: M. G. Morris & I. H. Perring (eds.). *The British Oak; its history and natural history*. Classety, Berkshire, pp. 162-181.
- Skadow, K. & H. Traue. 1986. Untersuchungen zum Vorkommen einer Eichenerkrankung im nordöstlichen Harzvorland. *Beiträge für die Forstwirtschaft* 20 (2): 64-74.
- Spelsberg, G. 1985. Schäden in Eichenjungbeständen auch in Nordrhein-Westfalen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 40 (20): 501-502.
- Vitaliteit (De) van het Nederlandse bos in 1984. Verslag van het landelijk onderzoek naar de vitaliteit van het Nederlandse bos. Rapport Staatsbosbeheer 1984-26, Afdeling Bosontwikkeling. Utrecht.
- Vitaliteit (De) van het Nederlandse bos 4. Verslag van het landelijk vitaliteitsonderzoek 1986. Rapport Staatsbosbeheer 1986-21, Sector Bosbouw Afdeling Bosontwikkeling, Utrecht.
- Wertheim, S. J. 1985. Over "hoe en waarom" van de wintervorstschade. *Fruiteelt* 75 (23): 680-684.
- Westra, J. J. 1963. De groei van de eik in het gebied van de Langbroeker Wetering. *Nederlandse Bosbouw Tijdschrift* 35 (7): 193-200.

Effecten van weersomstandigheden en herkomstverschillen op de ontwikkeling van *Brunchorstia* bij Corsicaanse den¹⁾

Weather conditions and host provenance and their effect on the development of Brunchorstia on Corsican pine

M. de Kam

Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen

1 Inleiding

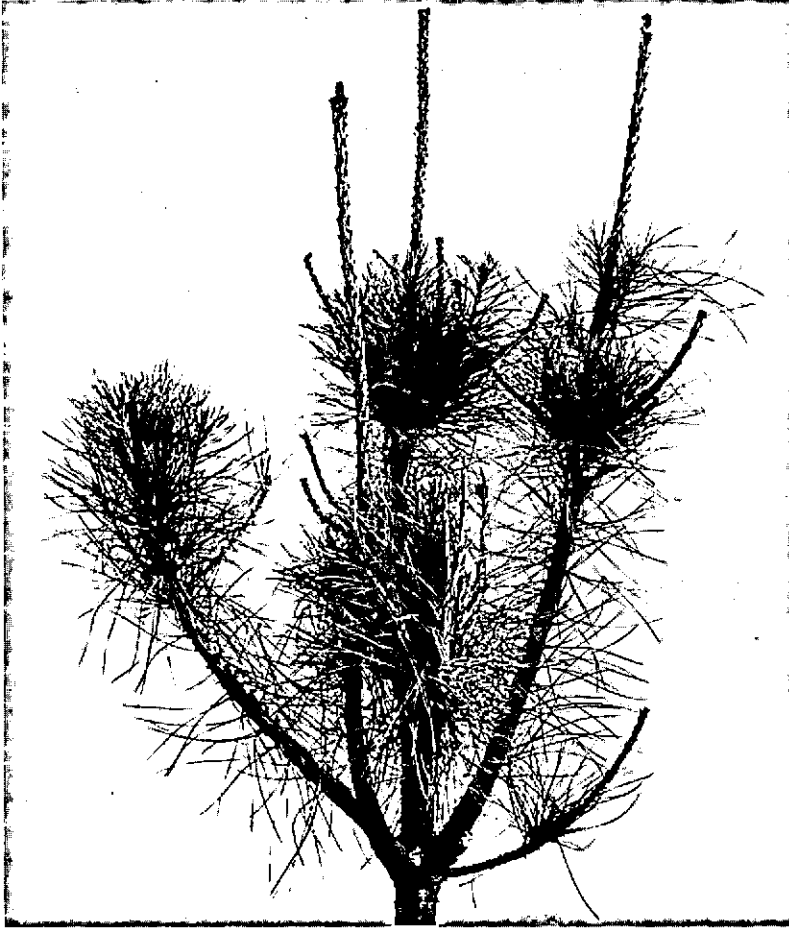
Het Pinus-areaal in Nederland is momenteel circa 144.000 ha groot. Ongeveer 17.000 ha daarvan is *P. nigra*, waarvan 11.000 ha *P. nigra* ssp. *maritima* (Corsicaanse den) en 6.000 ha *P. nigra* ssp. *nigra* (Oostenrijkse den) (Vierde Bosstatistiek, 1986). Over het belang van *P. nigra* voor de Nederlandse bosbouw is al heel wat gediscussieerd (Blokhuys, 1966; Ten Catevan Elsland & Van Goor, 1974; Kriek & Van den Burg, 1984). Bij deze discussies speelt de gevoeligheid voor *Gremmeniella abietina* (= *Brunchorstia*) altijd een belangrijke rol. Dit is terecht, omdat sinds 1927, toen de ziekte voor het eerst in Nederland werd waargenomen (Van Luijk, 1927), regelmatig ernstige aantastingen zijn waargenomen, waarbij niet zelden hele opstanden werden gedood (Gremmen, 1971). Ernstige epidemieën deden zich voor in 1963-1964, 1970-1972 en 1980-1982. Momenteel ontwikkelt zich sinds 1985 een nieuwe epidemie. *Brunchorstia* epidemieën verschijnen vaak plotseling en verdwijnen dan weer door niet verklaarde redenen. Deze onvoorspelbaarheid wordt ook waargenomen bij inoculatieproeven in het wild worden uitgevoerd: dennen, bespoten met een sporensuspensie van *Brunchorstia* tijdens het uitlopen van de knoppen (de infecteerbare periode) worden in het voorjaar van het daarop volgende jaar soms massaal aangetast, terwijl er in andere jaren geen enkele reactie optreedt. Hieruit blijkt, dat het voor een goede ontwikkeling van de symptomen niet alleen voldoende is, om het inoculum op de waardplant te brengen, maar dat er nog andere voorwaarden zijn, waaraan moet zijn voldaan om de ziektesymptomen te reproduceren. Welke die factoren zijn is nog niet helemaal duidelijk, maar veldwaarnemingen wijzen in de richting van klimatologische invloeden, hetgeen blijkt uit de hierna volgende argumenten. De ziekte treedt meer op in inzinkingen in het terrein (Dorworth, 1973), in dichte opstanden en in opstanden die in de luwte van andere opstanden liggen (Gremmen, 1966), in bergachtige streken op noordhellingen (Read, 1966) en op grotere

Summary

The effects of the duration of leaf wetness after infection, and of the provenance and mode of overwintering of the host were studied by artificially inoculating young potted pine plants with conidia of Gremmeniella abietina (Brunchorstia) from pure culture. No significant differences in attack of Corsican pine (P. nigra ssp. maritima) were found between periods of 6, 12, 18, 24, 48, 60 and 72 hours of leaf wetness. In all cases the trees became seriously diseased. Plants that had been kept wet for 30 minutes were subsequently lightly attacked (Table 1). In a second experiment the susceptibility of 4 P. nigra provenances was tested and compared with 1 provenance of P. sylvestris. After infection in May 1984 the plants were kept wet for 16 hours and thereafter placed outdoors. On January 4th 1985 a number of plants were placed in a greenhouse whereas the remaining plants were left outdoors (Table 2). Three groups of provenances with significant differences in attack could be observed. P. sylvestris showed the lowest degree of attack; Corsican pine provenance Koekelaere showed an intermediate degree of attack, while the provenances Wouw, Texel a and Texel 16e showed the highest degree of attack (Table 3, Figure 1). The differences between provenances did not depend on the mode of overwintering. In all cases, however, the plants overwintered outdoors were attacked significantly more severe (P = 0.001). This article is in part a Dutch translation of a publication by De Kam, Van Dam & Oude Voshaar (1987).

hoogten (Donaubauer, 1984). Tenslotte worden herkomsten die te ver ten noorden van hun oorspronkelijke verspreidingsgebied zijn geplant, heviger aangetast dan in hun herkomstgebied (Navelainen & Uotila, 1984). Het is opmerkelijk, dat het ziektepatroon in de bovengenoemde voorbeelden bijna steeds kan worden verklaard zowel door aan te nemen, dat vorst de ontwikkeling van *Brunchorstia* stimuleert, als door aan te nemen, dat langdurige vochtigheid in de kronen mo-

¹⁾ Verschijnt tevens als Mededeling 234 van De Dorschkamp. Foto's: De Dorschkamp.



Figuur 1 Aantasting van *P. nigra* ssp. *maritima* door *Brunchorstia*.

gelijk de verklaring vormt. In de literatuur worden beide vooronderstellingen dan ook regelmatig gedaan. In Nederland trad de ziekte aanvankelijk op in het noorden en midden van het land. Weliswaar was de ziekte ook aanwezig in Brabant en in België (Gremmen, 1971), maar belangrijke economische schade kwam daar niet voor. Echter, tijdens de epidemie van 1980-1982 trad ook omvangrijke schade op in het oosten van Noord-Brabant: tientallen hectaren Corsicaanse dennenopstanden werden tijdens die epidemie volledig verwoest. Een en ander vormde de aanleiding om een nieuw onderzoek in te stellen, dat als doel had na te gaan, of er in Nederland herkomsten van de Corsicaanse den voorkomen, die minder gevoelig zijn voor de ziekte. Als dat het geval zou zijn, zouden de risico's voor de teelt van die soort in Nederland wellicht kunnen worden verminderd door de aanplant van minder gevoelige herkomsten. Met "herkomst" wordt hier bedoeld: plantsoen gekweekt uit zaad, verzameld in een bepaalde opstand in Nederland.

In dit artikel worden twee experimenten beschreven, die ten doel hadden de gevoeligheid van vier herkomsten van de Corsicaanse den te toetsen, en een beter

inzicht te krijgen in de rol die weersomstandigheden spelen bij het optreden van de ziekte. De gegevens zijn ontleend aan een binnenkort te publiceren artikel (De Kam, Van Dam en Oude Voshaar, 1987).

2 De rol van vocht tijdens infectie op de ontwikkeling van *Brunchorstia*

2.1 Methode

In het voorjaar van 1981 werden 69 drie jaar oude *P. nigra* ssp. *maritima* planten opgepot en buiten neergezet. Op 15 juni van dat jaar werden de planten in een kas gebracht. Een deel van de planten werd vervolgens bespoten met een conidiënsuspensie van *Brunchorstia*, gekweekt in reïncultuur, terwijl een ander deel van de planten met gedemineraliseerd water werd bespoten. De planten werden in acht groepen verdeeld op de manier zoals in tabel 1 is aangegeven en verder goed vochtig gehouden. Direct na de inoculatie werd de eerste groep in een ruimte gebracht waar de planten opdroogden. Vervolgens werd steeds na een bepaald tijdsverloop de volgende groep uit de vochtige ruimte

gehaald zodat ze konden opdrogen (zie tabel 1). De droogtijd was maximaal 30 minuten. Tijdens het inoculeren waren de jonge scheuten zich aan het ontwikkelen: de puntjes van de naalden kwamen juist uit de naaldschede tevoorschijn en de groene, nog niet verhoude scheut was zichtbaar. Nadat alle planten waren opgedroogd werden ze in een plastic kas gebracht die aan een kant open was. Ze bleven daar het gehele groeiseizoen staan, waarbij ervoor werd zorg gedragen, dat de bovengrondse delen van de planten nooit nat werden, ook niet tijdens het water geven. Eind oktober werden de potten ten slotte buiten ingegraven. In maart van het volgende jaar werd een opname van de aantasting gemaakt.

2.2 Resultaten

Vijf van de zes planten die direct na het inoculeren waren opgedroogd (0,5 uur nat) vertoonden enkele scheuten met de typische *Brunchorstia* symptomen; de andere twee planten in die serie waren niet aangetast. De met *Brunchorstia* behandelde planten in alle overige series waren ernstig aangetast: meer dan 50% van alle scheuten was geheel dood en van vele planten waren zelfs alle scheuten gedood. De niet-geïnoculeerde planten hadden geen symptomen (tabel 1).

3 Het effect van herkomst en wijze van overwintering op de ontwikkeling van *Brunchorstia*

3.1 Methode

In het voorjaar van 1983 werden vier herkomsten van Corsicaan en ter vergelijking één herkomst van groveden opgepot. De planten waren één jaar oud en bleven het hele jaar buiten staan. De herkomsten waren: van groveden de zaadgaard Grubbenvorst, van Corsicaan de herkomsten Wouw, Koekelaere, Texel a en

Texel 16e. Voorjaar 1984 werden alle slecht gegroeide planten verwijderd. Vervolgens werd een deel van de planten op 25 mei 1984 behandeld met een sporensuspensie van *Brunchorstia* terwijl een ander deel alleen met water werd behandeld (controle). Na het inoculeren werden de planten 16 uur nat gehouden (uit de hiervoor beschreven proef was immers gebleken dat een bladnatperiode van 16 uur ruim voldoende is). Alle planten bleven buiten tot 4 januari 1985.

In de nacht van 3 op 4 januari 1985 daalde de temperatuur van -5 tot -18 °C en er viel ongeveer 20 cm sneeuw. Zulke omstandigheden zijn uitzonderlijk in Nederland en, gegeven het vermoeden dat lage temperaturen mogelijk een rol spelen bij de ontwikkeling van de symptomen van *Brunchorstia* (zie inleiding), was dit een unieke gelegenheid om dit te toetsen. Daarom werd besloten van elke herkomst een aantal behandelde en onbehandelde planten uit de sneeuw te graven en ze in een kas te zetten waar de temperatuur varieerde van $+5$ tot $+10$ °C. Daar bleven ze tot het einde van de proef. De andere planten bleven gedurende de vrij lange vorstperiode buiten. De aantallen geïnoculeerde en niet-geïnoculeerde planten, zowel binnen als buiten, staan vermeld in tabel 2.

De buitentemperaturen werden niet gemeten, maar de winter 1984-1985 was streng voor Nederlandse begrippen. De temperatuur in de kas was natuurlijk belangrijk hoger dan buiten en het gevolg was dan ook, dat de knoppen van de planten in de kas half maart uitliepen terwijl dat buiten pas eind april gebeurde. De aantasting trad ook eerder op in de kas. Vanaf eind maart vond zowel binnen als buiten geen verdere uitbreiding van de ziekte meer plaats. De definitieve opnamen vonden plaats tussen 19 en 29 april 1985. Per plant werd het aantal scheuten, dat ten tijde van de inoculatie infectieerbaar was, vastgesteld. Vervolgens werd van elke scheut genoteerd of deze geheel door *Brunchorstia* was gedood, gedeeltelijk was aan-

Tabel 1 Aantasting van Corsicaanse den door *Brunchorstia* in relatie met de lengte van de bladnatperiode na inoculatie.
Table 1 Attack of Corsican pine by *G. abietina* in relation to leaf-wetness period after inoculation.

bladnatperiode in uren leaf wetness period:hours	geïnoculeerde planten		controleplanten	
	totaal	ziek	totaal	ziek
	plants inoculated		control plants	
	total	diseased	total	diseased
0,5	6	4	3	0
6	6	6	3	0
12	6	6	3	0
18	6	6	3	0
24	6	6	3	0
48	6	6	3	0
60	5	5	3	0
72	4	4	3	0

Tabel 2 Aantallen planten in de verschillende behandelingen.
 Table 2 Number of plants in the various treatments.

herkomst	buiten overwinterd		binnen overwinterd	
	geïnoculeerd	controle	geïnoculeerd	controle
provenance	overwintered outside		overwintered inside	
	inoculated	control	inoculated	control
Grubbenvorst	36	16	10	4
Wouw	41	16	10	4
Koekelaere	25	11	10	4
Texel a	40	21	11	4
Texel 16e	41	20	10	4

getast, of gezond was. Tenslotte werd met behulp van logistische regressie getoetst, of de gevonden verschillen in aantasting statistisch significant waren.

3.2 Resultaten

In tabel 3 zijn de percentages aangetaste en dode scheuten van de behandelde planten vermeld in relatie met de herkomst en de wijze van overwintering. Bij de niet-geïnoculeerde planten bleek zowel binnen als buiten geen enkele scheut te zijn aangetast.

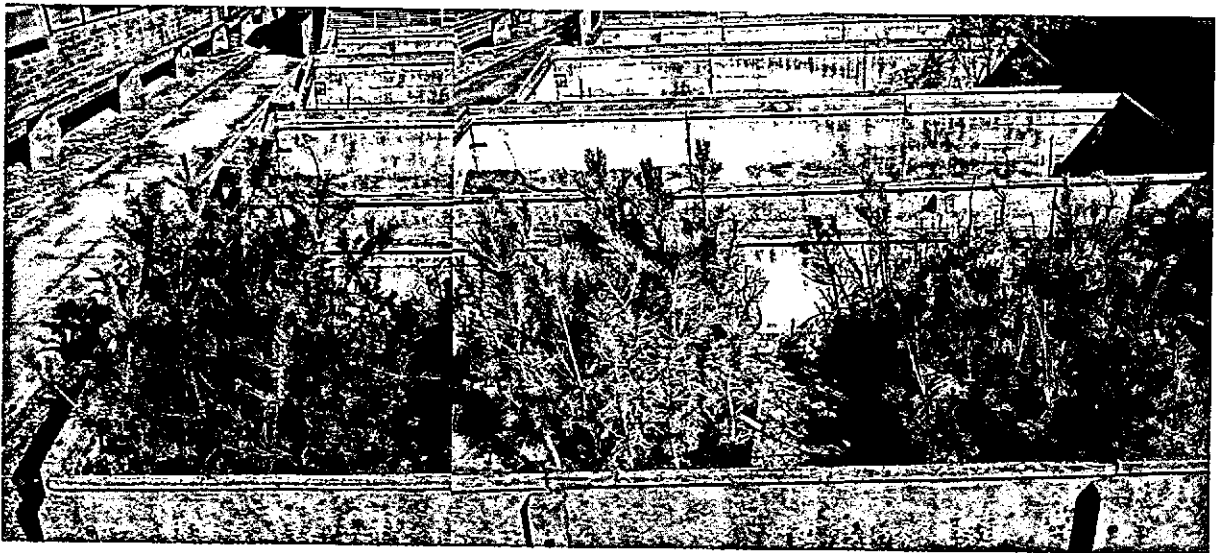
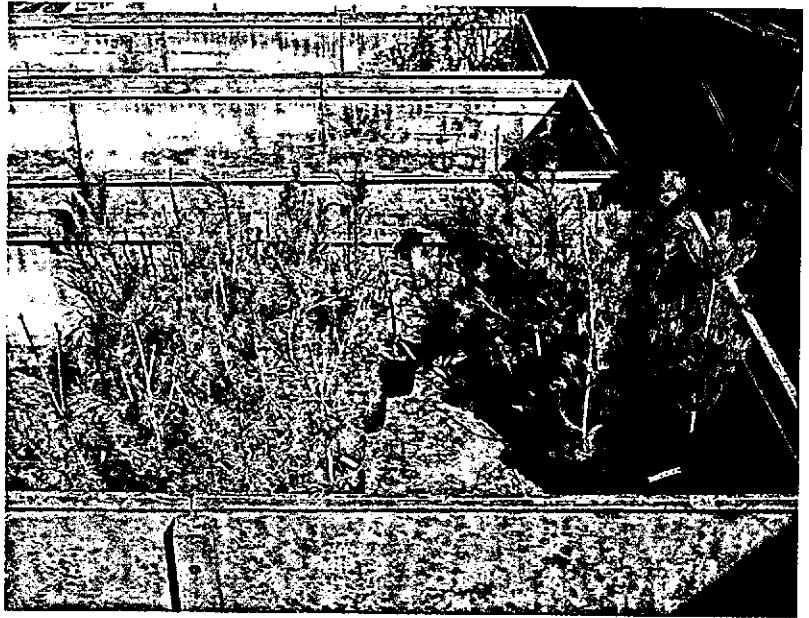
Uit de statistische analyse van de resultaten bleek het volgende. De planten die buiten hadden overwinterd hadden meer aangetaste scheuten dan de planten die naar de kas waren gebracht ($P = 0,001$). Dit significante verschil was bij alle herkomsten aanwezig (fig. 2). Het effect van de herkomst op de aantasting was eveneens significant ($P = 0,001$) (fig. 3). De interactie tussen het effect van herkomst en het effect van binnen of buiten overwinteren was niet significant. Dat betekent, dat het verschil in aantasting tussen binnen en buiten over-

winterde planten bij alle herkomsten als ongeveer gelijk mag worden beschouwd; of omgekeerd, dat de gevonden verschillen in aantasting tussen de herkomsten nauwelijks afhangt van de wijze van overwintering. Let wel: dit geldt op de zogenaamde logistische schaal, dat is een percentage-schaal waarvan de einden zijn uitgerekt. In figuur 4 zijn de voorspelde percentages van scheutaantasting gegeven volgens het logistische regressiemodel met weglating van de interactie (zie boven). Figuur 4 is dus een schematische weergave van de gegevens uit tabel 3. Daarbij zijn tevens de kleinste significante verschillen voor herkomst en wijze van overwintering gegeven. Uit figuur 4 kan worden geconcludeerd, dat de onderzochte herkomsten in drie groepen kunnen worden ingedeeld. Ten eerste, *P. sylvestris* Grubbenvorst, die het minst gevoelig is; ten tweede de Corsicaan herkomst Koekelaere, die een matige aantasting vertoont en tenslotte een groep, bestaande uit de herkomsten Wouw, Texel a en Texel 16e, die de hoogste graad van aantasting hadden welke onderling niet significant verschilde.

Tabel 3 Percentage door *Brunchorstia* aangetaste scheuten, in relatie met herkomst en wijze van overwintering.
 Table 3 Percentage of shoots attacked by *Brunchorstia*, in relation with provenance and mode of overwintering.

herkomst	overwintering	n	n	%	% dood plus
		planten	scheuten	dood	aangetast
provenance	overwintering	n	n	%	% dead plus
		plants	shoots	dead	attacked
Grubbenvorst (groveden)	buiten (inside)	36	291	8,9	21,7
	binnen (outside)	10	81	0,0	0,0
Wouw (Corsicaan)	buiten	41	284	92,6	96,0
	binnen	10	69	79,7	91,5
Koekelaere (Corsicaan)	buiten	25	220	42,7	78,9
	binnen	10	71	6,3	12,5
Texel a (Corsicaan)	buiten	40	391	89,8	97,5
	binnen	11	98	44,0	57,1
Texel 16e (Corsicaan)	buiten	41	355	87,0	98,7
	binnen	10	85	34,7	54,7

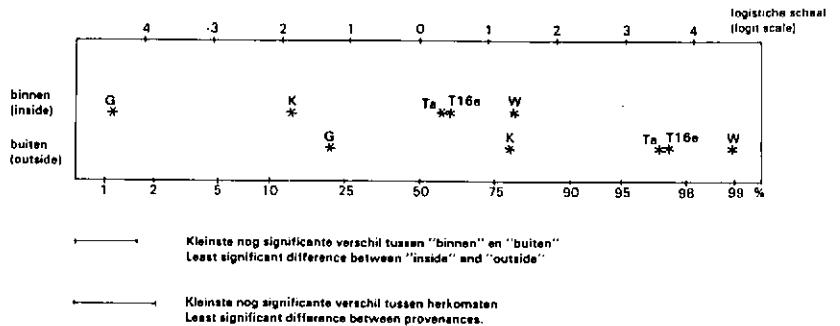
Figuur 2 Corsicaanse den, herkomst Texel 16e, april 1986. Links: buiten overwinterd, rechts: in de kas overwinterd.
 Figure 2 Corsican pine, provenance Texel 16e, April 1986. Left: overwintered outdoors; right: overwintered in the greenhouse.



Figuur 3 Links: groveden, herkomst Grubbenvorst. Midden: Corsicaanse den Koekelaere. Rechts: Corsicaanse den, herkomst Texel 16e.
 Figure 3 Left: Scots pine, provenance Grubbenvorst. Centre: Corsican pine Koekelaere. Right: Corsican pine, provenance Texel 16e.

Figuur 4 Voorspelde percentage aantasting *) volgens het logistische model zonder interactie (uitleg zie tekst) (naar De Kam, Van Dam en Oude Voshaar, 1987).

Figure 4 Predicted percentage of attack *) according to the fitted logistic model without interaction (explanation see text) (after De Kam, Van Dam and Oude Voshaar, 1987).



4 Discussie

4.1 Effect van bladnatperiode

In de eerste proef waren twee variabelen aanwezig, te weten het effect van het inoculum en het effect van de bladnatperiode. Het effect van het inoculum was zeer duidelijk: er ontwikkelden zich uitsluitend symptomen op planten, die waren bespoten met sporen van *Brunchorstia*. De tijd dat de planten werden nat gehouden, blijkt daarentegen in deze proef nauwelijks effect op de aantasting te hebben (tabel 1). Alle planten in de series die 6 tot 72 uur waren natgehouden, werden ernstig aangetast en de verschillen waren zo gering, dat een statistische analyse daarvan niet werd uitgevoerd. Alleen de serie die direct na het inoculeren was opgedroogd (een half uur nat), was iets minder aangetast. Uit deze proef mogen we daarom concluderen dat een korte bladnatperiode tijdens de infectie al voldoende is om een geslaagde infectie door *Brunchorstia* te krijgen. Aangezien de planten, nadat ze waren opgedroogd, tot eind oktober niet nat waren geweest, is ook langdurige vochtigheid in het groeiseizoen volgend op infectie geen absolute eis om een aantasting door *Brunchorstia* te krijgen. Uiteraard zijn deze conclusies vooral geldig "onder de proefomstandigheden" en wij kunnen niet zonder meer stellen dat ook in het veld vocht geen enkel effect heeft. Bij voorbeeld, in deze proef werden conidiën van de schimmel in water gebracht en daarmee werden de planten bespoten. In het veld beginnen tijdens een regenbui de vruchtlichamen eerst langzaam op te zwellen; vervolgens worden de conidiën uit het vruchtlichaam geperst en verspreid met regen en wind. Daarna vindt kieming plaats en de penetratie in de waardplant. Geclurende dit hele proces moet er voldoende vocht aanwezig zijn. Hoelang dit proces duurt is onbekend, maar hangt onder andere ook af van de temperatuur. Het is dus wel zeker, dat onder veldomstandigheden een regenbuitje van bijvoorbeeld een uur onvoldoende is om een geslaagde infectie te verkrijgen, terwijl dat in de hier beschreven proef wel voldoende bleek te zijn.

De resultaten rechtvaardigen echter zeker de conclusie, dat ook in het veld de periode dat de scheuten nat moeten zijn tijdens infectie en in het groeiseizoen daaropvolgend van minder belang is, dan tot nu toe werd aangenomen op grond van correlatief onderzoek. Dit verklaart onder andere de resultaten van Van Gerwen (1983), die onderzocht of de epidemieën in de beginjaren '60, '70 en '80 in verband konden worden gebracht met koude en natte voorjaren. Daaruit blijkt, dat in alle drie gevallen weliswaar een jaar voor het begin van de epidemie (dat wil zeggen tijdens infectie) het voorjaar nat en koud was, maar dat in de tussen-

liggende periode ook natte voorjaren voorkwamen die geen epidemie tot gevolg hadden. De epidemie van 1980-1982 had zijn hoogtepunt in 1981 en 1982. Toch was het voorjaar van 1980 extreem droog. Van Gerwen concludeert dan ook, dat met de vochttheorie alleen de epidemieën niet afdoende kunnen worden verklaard.

4.2 Het effect van overwintering

Uit het tweede experiment bleek dat de planten die de hele winter hadden buiten gestaan, veel heviger waren aangetast dan de planten, die in de kas waren gezet, ook al hadden de laatste tot begin januari ook buiten gestaan en een nacht strenge vorst meegemaakt. De vraag is nu, waardoor dat verschil in aantasting is ontstaan. Deze vraag kan met behulp van onze proefresultaten niet met zekerheid worden beantwoord, omdat het in de kas plaatsen een aantal verschillen voor de planten tot gevolg had. Het meest opvallende verschil was de temperatuur waarbij de planten stonden, zeker tijdens deze strenge winter. Maar ook de luchtvochtigheid en de belichting is verschillend geweest. Het effect van de luchtvochtigheid wordt echter niet bijzonder groot verondersteld, omdat deze minder belangrijk wordt, zodra de schimmel de waardplant heeft gepenetreerd (hetgeen het geval was toen ze in de kas werden gezet). De waarnemingen die tot nu toe zijn beschreven met betrekking tot de rol van de belichting wijst op een negatieve correlatie van aantasting en zonbestraling (Read, 1966), met andere woorden: beschaduwde takken zouden heviger worden aangetast. In onze proef kregen de planten in de (onverlichte) kas minder licht dan de planten buiten. Hoewel dus niet uit te sluiten, wordt de belichting van onze planten als verklaring voor het verschil in aantasting binnen en buiten onwaarschijnlijk geacht. Het is daarom waarschijnlijk, dat het verschil in aantasting voornamelijk het gevolg geweest is van het verschil in temperatuur tijdens overwintering. Deze conclusie komt overeen met die van Blenis, Patton en Spear (1984), die *P. radiata* inoculeerden met *Brunchorstia* en de planten vervolgens lieten overwinteren bij 17-20 °C, 1-9 °C en buiten waar het vroom (temperatuur onbekend). De planten buiten werden het hevigst aangetast, de planten die bij de temperatuur van 1-9 °C stonden, werden zeer licht aangetast en de planten die bij 17-20 °C stonden, werden niet aangetast. Dat de temperatuur in de winter na infectie van groot belang is voor de symptomontwikkeling in het geval van *Brunchorstia* is dus zeer waarschijnlijk, maar hoe laag die temperatuur moet zijn, en hoe lang een bepaalde temperatuur moest heersen, is nog niet bekend. Een bijdrage aan dit laatste aspect werd recent geleverd door Marosy en Patton (1987). Op grond van het feit, dat in Noord-Wisconsin en het noordelijke schiereiland

van Michigan de ziekte vooral die delen van de boom aantast, die een groot deel van de winter met sneeuw bedekt zijn, postuleerden zij, dat Brunchorstia-symptomen optreden wanneer de temperatuur een aantal dagen tussen de -5 en $+5$ °C ligt. De temperatuur onder de sneeuw varieert namelijk tussen 0 en -5 °C (bij strenge vorst is dat dus warmer dan boven de sneeuw); de $+5$ °C grens werd gekozen omdat dat ongeveer de temperatuur is, waar beneden de boom niet fysiologisch actief is. Vervolgens voerden zij een aantal experimenten uit in het veld en onder gecontroleerde omstandigheden. Hun conclusie was, dat er in totaal minstens 45 van zulke dagen moeten zijn om een aantasting te krijgen. Zeer lage temperaturen hadden een minder hevige aantasting tot gevolg. Bij deze discussie moet worden opgemerkt, dat binnen de soort Brunchorstia een grote variabiliteit bestaat, die resulteert uit andere werelddelen niet zonder meer toepasbaar maken voor de Nederlandse situatie.

4.3 Effect van herkomst

Uit tabel 3 en figuur 1 blijkt, dat boomsoort en herkomstfactoren van betekenis zijn bij het optreden van Brunchorstia. De groveden werd het minst aangetast, hetgeen overeenkomt met wat we in Nederland in het veld zien. Van belang is, dat de herkomst Koekelaere van de Corsicaanse den onder overigens gelijke proefomstandigheden veel minder hevig werd aangetast dan de andere herkomsten van die boomsoort. Het gegeven dat het verschil even sterk tot uiting kwam onder verschillende omstandigheden (binnen en buiten), doet vermoeden dat dit het gevolg is van genetische, en niet van omgevingsfactoren. Deze resultaten bevestigen de praktijkwaarneming dat Koekelaere in Nederland meestal minder hevig door Brunchorstia wordt aangetast. Verschillen in gevoeligheid van *P. nigra* herkomsten voor Brunchorstia zijn ook waargenomen door Stephan (1970).

5 Conclusies

Uit onze inoculatieproeven is gebleken, dat de weersomstandigheden een belangrijke rol spelen bij het optreden van Brunchorstia. Ook onder veldomstandigheden speelt vocht tijdens de infectieperiode en het weer in het vegetatie seizoen volgend op infectie daarom waarschijnlijk een minder grote rol dan tot nu werd aangenomen. De temperatuur in het rustseizoen volgend op de infectie, lijkt van beslissende betekenis te zijn voor de ontwikkeling van de symptomen. Een lage temperatuur in de winter volgend op infectie was in onze proef positief gecorreleerd met het optreden van symptomen. Een nadere definiëring van deze algemene conclusie is echter nauwelijks mogelijk. Hoe

laag die temperatuur moet zijn, hoe lang de koudeperiode moet duren, of wellicht sterk fluctuerende temperaturen stimulerend werken op de ontwikkeling van Brunchorstia zijn vragen, die alleen kunnen worden beantwoord door middel van inoculatieproeven onder goed geconditioneerde omstandigheden. In onze proef zijn verschillen in gevoeligheid voor Brunchorstia waargenomen tussen verschillende herkomsten van *P. nigra*. Dit opent perspectieven voor een verdere verbetering van de genetische kwaliteit van het plantmateriaal met behulp van resistentieveredeling. Een probleem daarbij is echter, dat infectieproeven onder gecontroleerde omstandigheden moeten worden uitgevoerd, wil men er zeker van zijn, dat infectie ook tot symptoomontwikkeling leidt. Infectieproeven in de buitenlucht leiden alleen tot een hevige aantasting, wanneer de temperaturen in de winter volgend op infectie voldoende laag zijn, en dat is onder Nederlandse omstandigheden blijkbaar niet altijd het geval. De teelt van *P. nigra* in Nederland brengt grote risico's met zich mee. Niet alleen is de soort bijzonder gevoelig voor Brunchorstia, maar ook zijn vorstgevoeligheid is een risicofactor van betekenis. Daarbij is *P. nigra* ook gevoelig voor *Sphaeropsis sapinea*. Bij de herkomst Koekelaere zijn de risico's iets kleiner omdat deze iets minder gevoelig is voor Brunchorstia, de belangrijkste ziekte van *P. nigra* in Nederland.

Literatuur

- Blokhuis, J. L. W. 1966. De Oostenrijkse en Corsicaanse den. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 38: 121-124
- Cate-van Elsland, M. ten & C. P. van Goor. 1974. De risico's van de aanplant van Corsicaanse en Oostenrijkse den bepaald uit areaalveranderingen. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 46: 171-180; Mededeling Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 139.
- Donaubauer, E. 1984. Experiences with Scleroderris canker on *Pinus cembra* L. in afforestations of high altitudes. In: P. D. Manion (ed). Scleroderris canker in conifers. Nijhoff/Junk, Den Haag, p. 158-161.
- Dorworth, C. E. 1973. Epiphytology of Scleroderris lagerbergii in a kettle frost pocket. European Journal Forest Pathology 3: 233-244.
- Gremmen, J. 1966. Wat is de werkelijke oorzaak van de Brunchorstia ziekte van de Oostenrijkse en Corsicaanse den? Nederlands Bosbouw Tijdschrift 38: 304-307; Korte Mededeling Bosbouwproefstation "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 83.
- Gremmen, J. 1971. Recente informatie over het voorkomen van Brunchorstia pinea (Karst.) Hohn. in Nederland en België. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 43: 61-63.
- Kam, M. de, B. C. van Dam & J. H. Oude Voshaar. 1987. The influence of duration of leaf wetness, pine provenance and post-infection mode of overwintering on the development of Gremmeniella abietina. In: Mitteilungen Forstliche Bundesversuchs Anstalt Wien (in druk).

- Kriek, W. & J. van den Burg. 1984. Schwarzkiefer in den Niederlanden. *Allgemeine Forstzeitschrift* 23: 590-592.
- Luijk, A. van 1927. *Brunchorstia destruens* Erikss. auf *Pinus laricio* var. *Corsicana*. Mededeling Phytopathologisch Laboratorium "Willie Commelin-Scholten", Baarn, nr. 11.
- Manion, P. D. & D. D. Skilling. 1984. Overview and summary of the *Scleroderris* canker symposium and future research needs. In: P. D. Manion (ed). *Scleroderris* canker of conifers Nijhoff/Junk, Den Haag. p. 261-269.
- Marosy, M. & R. F. Patton. 1987. The effect of low temperature on the epidemiology of *Scleroderris* shoot blight. In: *Mitteilungen Forstliche Bundesversuchs Anstalt Wien* (in druk).
- Read, D. J. 1966. Dieback disease of pines with special reference to Corsican pine I. The nature of disease symptoms and their development in relation to the crown and to aspect. *Forestry* 39: 151-161.
- Stephan, B. R. 1970. Klonabhängiges Verhalten bei *Pinus nigra* Arnold gegenüber *Scleroderris lagerbergii* Gremmen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 141: 60-63.