Bibliotheek
Proefstation
Naaldwijk
A
3
V
40

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

Beknopt literatuuroverzicht betreffende echte meeldauw-schimmels.

door:
Dr.K.Verhoeff.

Naaldwijk,1961.

2239330

A
3
V
40

3014
Standaardnr 936

Bibliotheek
Proefstation voor de Groenten- en Fruitteelt onder Glas te Naaldwijk

Beknopt literatuuroverzicht

betreffende

echte meeldauw-schimmels.

november 1961.

Dr. K. Verhoeff.

PROEFSTATION VOOR DE GROENTEN- EN FRUITTEELT ONDER GLAS TE NAALDWIJK.

Beknopt literatuuroverzicht betreffende echte meeldauw-schimmels.

1. Systematische plaats en onderverdeling.

De echte meeldauw-schimmels vormen binnen de Ascomyceten een aparte groep, omdat de geslachtelijke vermenigvuldiging geschiedt door middel van ascosporen welke met de asci in geheel gesloten vruchtlichamen (cleistothecien) worden gevormd. De familie van de Erysiphaceae (orde van de Perisporiales) is door Homma (1937)op grond van de aard van het parasitisme, in 3 onderfamilies verdeeld, nl. de Erysiphae, de Phyllactinae en de leveillulae. Gewoonlijk worden de volgende genera onderscheiden (Yarwood, 1957):

Leveillula: mycelium gedeeltelijk intercellulair, mycelium-achtige aanhangsels aan het vruchtlichaam, meerdere asci per vruchtlichaam.

Phyllactinia: mycelium gedeeltelijk intercellulair, aanhangsels met bolvormige basis, meerdere asci.

Erysiphe: mycelium oppervlakkig, mycelium-achtige aanhangsels, meerdere asci.

Microsphaera: mycelium oppervlakkig, aanhangsels aan de top dichotoom vertakt, meerdere asci.

Uncinula: mycelium oppervlakkig, aanhangsels met "coiled" toppen, meerdere asci.

Sphaerotheca: mycelium oppervlakkig, mycelium-achtige aanhangsels, 1 ascus.

Podosphaera: mycelium oppervlakkig, aanhangsels aan de top dichotoom vertakt, 1 ascus.

Homma (1937) onderscheidt binnen het geslacht Erysiphe drie typen conidiën vorming, nl. de polygoni-sectie (naar E.polygoni, met 1 conidium op de top van een drager), de cichoracearum-sectie (naar E.cichoracearum met meerdere conidien in een keten op een drager) en de graminis-sectie (naar E. graminis, met wel 10-20 conidien in een keten op de drager).

Aanvankelijk waren voor Salmon (1900) een aantal "verzamelsoorten" gevormd, zoals Erysiphe cichoracearum en E. polygoni. Dit deed hij op

grond van o.a. de bouw van de cleistothecien, de asci en het aantal ascosporen per ascus. E.chichoracearum heeft 2-, zelden 3- sporige asci, E. polygoni heeft 3-8, zelden 2- sporige asci.

Salmon meent, dat alle "typen" om morfologisch vastgelegde "centra" gegroepeerd moeten worden. Indien nodig kan dan een verdere onderverdeling gemaakt worden. Homma (1937) wil deze als forma species aanduiden.

Wegens het ontbreken van cleistothecien op verschillende waardplanten is ook wel geprobeerd, om op grond van conidiengrootte (Bouwens, 1924, 1927) of op grond van het waardplantenspectrum (o.a. Hammarlund, 1945) een systematische indeling te maken. Hierbij werden vaak zeer tegenstrijdige resultaten verkregen, strenge specialisatie blijkt naast meer algemeen voorkomen op te kunnen treden. Hammarlund (1945) kwam tot de konklusie, dat de specialisatie niet streng is. Hij beschreef de soort Erysiphe polyphaga (cleistothecien op Veronica speciosa) die dicht bij de (oude) soort E. cichoracearum zou staan, met dit verschil, dat naast 2-sporige, ook 3- en 4-sporige asci voorkomen en dat de soort op een groot aantal waardplanten optreedt.

Vele vormen, waarvan nog geen geslachtelijke vermenigvuldiging bekend is, worden als Oidium beschreven, bijv. Oidium begoniae en O. heveae.

2. Afmetingen der conidien.

Wegens het ontbreken van een geslachtelijke vermenigvuldiging van verschillende echte meeldauwschimmels en de vaak tegenstrijdige resultaten, die met kruisinoculaties worden verkregen, is getracht of met behulp van de conidien-grootte geen systematische indeling gemaakt kon worden. De afmetingen der conidien worden dan als kenmerk gebruikt om genera, species en mogelijk physiologische rassen te onderscheiden. Hierbij is het van principieel belang om te weten of de afmetingen der conidien onder verschillende omstandigheden constant zijn.
Bouwens (1924, 1927) nam dit laatste aan en meende op grond van de vele metingen, die zij aan diverse echte meeldauwschimmels verrichtte, physiologische rassen te kunnen onderscheiden.
Behalve Bouwens verrichtte ook Blumer (1926) een groot aantal metingen. Hij nam hiervoor echter alleen herbarium-materiaal om aan variaties in de afmetingen ten gevolge van veranderingen in turgor te ontkomen.
Hoewel Blumer meent, dat door het milieu beduidende modifikaties in de afmetingen der conidien kunnen optreden, kan hij toch kleine, maar karakteristieke verschillen tussen biologische rassen vaststellen. Volgens Blumer zijn twee "soorten" van elkaar te scheiden als hun standaard-afwijkingen in de metingen elkaar niet dekken. De invloed van de waardplant op de grootte der conidien is vrijwel nihil.

Volgens Hammerlund (1945) is deze waardplant invloed op de conidiengrootte juist zeer groot. Hammerlund spreekt van "Matrikal Modifikationen". Eenzelfde biotype van een soort kan op verschillende waardplanten sterk verschillende conidien hebben kwa afmetingen.
Bijvoorbeeld Erysiphe polyphaga f.m. chrysanthemi indici heeft conidien die gemiddeld 40 µ lang en 20 µ breed zijn; terwijl E. polyphaga f.m. solani tuberosi gemiddeld 27 µ lange en 15 µ brede conidien bezit.
Andere auteurs vinden de afmetingen der conidien te variabel om er enige systematische waarde aan toe te kennen, (o.a. Salmon, 1900; Neger, 1902; Schmidt, 1913). Schmidt konstateerde bij E.polygoni een vrijwel continue overgang van korte, ellipsoide conidien naar langwerpigm cylindrische vormen.

Voor de conidien van E. cichoracearum van komkommer worden de volgende afmetingen opgegeven:

	27.97 µ x 14.57 µ ,	gemeten aan	250	conidien	(Blumer, 1922);
	30.19 " x 17.99 " ,	" "	500	"	(Bouwens, 1924);
	30.20 " x 17.50 " ,	" "	100	"	(Kundert, 1950);
en	27.74 " x 14.95 " ,	" "	200	"	(Kundert, 1950).

3. Ongeslachtelijke vermenigvuldiging.

3.1. Algemeen:

De ongeslachtelijke vermenigvuldiging geschiedt door middel van conidien (of oidien) die één voor één, of in snoeren op de sporendragers worden gevormd. De sporen hebben een gladde wand, zonder kiemsporus en zijn één-cellig. De inhoud der conidien bestaat uit kleine vacuolen. Alleen dergelijke conidien kunnen kiemen (Foëx, 1925). Bij afgestorven conidien is de inhoud granulair.

Bij E. cichoracearum bestaat de sporendrager uit één basale cel waarop zich twee of drie cylindervormige cellen bevinden. Hierop worden de conidien gevormd, twee tot acht per sporendrager (Childs, 1940).
— Bij E. polygoni bestaat de sporendrager uit een basale cel waarop één, of twee conidien worden gevormd. Dit type wordt het"non- chain - forming" type genoemd, het E. cichoracearum type het "chain-forming", (Blumer, 1933, Childs, 1940). —
Het afstoten der conidien is een passief proces, hoewel Hammarlund (1925) als enige over een aktief afstoten spreekt.
Bij E. polygoni van Trifolium pratense constateerde Yarwood (1936) een "diurnal cycle" bij de processen voor de vorming van de conidien. De conidien worden tussen 8 en 12 uur v.m. gevormd, vallen spoedig daarna af, waarna de begindelingen voor de vorming van een nieuwe spore aanvangen. De vorming komt gereed gedurende het lichtgedeelte van diezelfde dag. Conidien van E. cichoracearum worden tussen ongeveer 7 en 3 uur overdag gevormd (Childs, 1940).
Het ontkiemen der conidien kan na twee uren beginnen (Brodie en Neufeld, 1942). Vanuit een "hoek" van de spore ontwikkeld zich een kiembuis. De kiembuis is kort, want spoedig wordt een appressorium gevormd, waaruit een dunne infektiehyphe het blad binnendringt (Yarwood, 1957).

3.2. Invloed van vocht op het ontkiemen der conidien.

Conidien, die in water gelegen zijn, kunnen niet kiemen. Slechts de aan het wateroppervlak gelegen sporen vormen een kiembuis, waarbij deze van het wateroppervlak afgroeit (o.a. Neger, 1902; Foëx, 1925; Graf Marin, 1934; Corner, 1935; Brodie en Neufeld, 1942; Delp, 1954; Fischer, 1956).
Bij toenemende dichtheid der conidien van E. graminis, wordt de remmende invloed groter (Domsch, 1953; 1954). Ditzelfde is door Longree (1939) bij conidien van Sphaerotheca pannosa gevonden. Domsch denkt hier aan een toxisch afscheidingsprodukt van de conidien. Deze "rem-

stof" is in de conidien aanwezig en kan niet opnieuw worden bijgemaakt.

3.3 Invloed van luchtvochtigheid op het ontkiemen der conidien, in samenhang met de temperatuur.

De meningen zijn hierover verdeeld. Yarwood (1936) concludeert uit kiemingsproeven met conidien van E. polygoni (van Trifolium pratense), E. cichoracearum (van Helianthus annuus) en van E. graminis (van Hordeum vulgare), dat deze bij 22°C bij elke relatieve luchtvochtigheid kunnen kiemen. Bij 0 % rell luchtvochtigheid werd soms nog 65 % kieming waargenomen. Over het algemeen lag dit percentage bij hoge luchtvochtigheid hoger dan bij lage luchtvochtigheid. Dit gold speciaal voor de conidien van E. cichoracearum.. Deze "droogte-tolerantie" wordt bij toenemende temperatuur minder. (Yarwood, 1936). Volgens Brodie en Neufeld(1942) kiemen conidien van E. cichoracearum (van Heliantus annuus), van E. polygoni (van Sinapis spec.) en van E. graminis niet bij lage luchtvochtigheid. Wel kunnen conidien van E. polygoni en van E. graminis e.a beter tegen lage luchtvochtigheid dan die van E.cichoracearum. (Yarwood, 1950). Ook het watergehalte van de conidien is bij deze soort lager dan bij de eerst genoemden (Yarwood 1950). Clayton (1942) noemt een relatieve luchtvochtigheid beneden de 80 % funest voor conidien van E.polygoni. Bij ± 80 % relatieve luchtvochtigheid werden de hoogste kiemingspercentages verkregen. Conidien van Sphaerotheca pannosa kiemen bij relatieve luchtvochtigheid van 75 % en minder niet (Longree, 1939).

Het temperatuur-optimum voor de meeste echte meeldauwschimmels ligt tussen 20° en 28° C. bijv. Uncinula necator bij 25° - 28°C (Beeliger, 1939); voor Sphaerotheca pannosa 18° - 24° C (Longree, 1939); voor Podosphaera leucotricha 24°C (Fischer, 1956) en voor E. polygoni 20 - 23°C. (Brodie en Neufeld, 1942).

Uit proeven van Weinhold, (aangehaald door Roosje, 1961) blijkt, dat het mikroklimaat en de toestand van het substraat belangrijker zijn dan het makroklimaat.
Conidien op een objectglas gebracht bleken na 24 uur niet gekiemd te zijn, dit was eveneens het geval als de conidien op een collodionvlies op een objectglas werden gebracht. Dreef het collodionvlies op water, dan bleek 27.3 % van de conidien gekiemd te zijn na 24 uur. Conidien op een perzikblad gebracht bleken voor een klein gedeelte gekiemd te zijn na 24 uur (12 %), maar op een perzikblad, drijvend op water bleek na 24 uur 25.6 % van de opgebrachte conidien te zijn gekiemd.

Uit inoculatieproeven van Roosje (1961) genomen met conidien van *Podosphaera leucotricha* bij jonge appelbomen, blijkt dat onder ver uiteenlopende uitwendige omstandigheden een aantasting kan optreden. Enkele voorbeelden hiervan zijn: bij 12.2°C en 98 % rel. luchtvochtigheid
bij 10.0°C gemidd. en 67 % rel. luchtv.
bij 14.4°C gemiddeld en 59 % rel. luchtvochtigheid
bij 20 °C en 98 % " "
en bij 21 °C gemiddeld en 57 % " " ,
(Roosje, 1961).

3.4. Levensduur der conidien.

Over de levensduur der conidien, onder verschillende omstandigheden bewaard, zijn nogal elkaar tegensprekende cijfers in de literatuur vermeld.
Conidien van E. graminis (van Triticum spec.) zijn bij -20°C en 95 % relatieve luchtvochtigheid 70 dagen houdbaar, van Hordeum spec. 51 dagen (Metzger, 1942). Ook Cherewick (1942) constateerde bij lagere temperaturen een langere levensduur bij conidien van E. graminis. Volgens Corner (1935) zijn conidien van E. graminis slechts enkele dagen houdbaar. Ook de conidien van Sphaerotheca pannosa zijn slechts kort houdbaar; bij 21°C en 90 % relatieve luchtvochtigheid ongeveer 50 uren, bij andere omstandigheden korter, (Longree 1939). Conidien van Podosphaera leucotricha zijn bij 25°C en 50 - 60% relat. luchtvochtigheid 8 dagen houdbaar; bij 4°C en 90 % relat. luchtvochtigheid 14 dagen (Fischer 1956); Roosje (1961) constateerde, dat conidien van deze schimmel na 4 dagen bewaard bij 32, 52, 79 en 98% relat. luchtvochtigheid niet meer in staat bleken een aantasting te veroorzaken. Conidien van E. cichoracearum (van Plantago spec.) bleken niet meer te kiemen na 7 dagen bewaren bij niet te hoge luchtvochtigheid (Neger, 1902). Middleton en Bohm (1953) constateerden dat conidien van E. cichoracearum (van komkommer) bij temperaturen van 26.5°C en hoger binnen enkele uren het kiemvermogen verloren hebben. Dit gebeurde ook bij temperaturen van - 1°C en lager. Bij 4.5°C zouden de conidien langere tijd hun kiemkracht behouden.

4. Ontwikkeling van haustorien en hyphen.

Spoedig na het vormen van een kiembuis ontstaat er een appressorium De kiembuizen reageren zo sterk op contactprikkels dat om nabij gelegen conidien appressoria kunnen worden gevormd, (Neger, 1902). Vanuit het appressorium ontstaat een dunne infektie hyphe die het blad binnendringt. De top van de infektiehyphe verbreedt zich en vormt een haustorium (Smith, 1900; Corner, 1935; Yarwood, 1957). Bij E. graminis wordt een infektiehyphe vaak gevormd op de plaats waar 2 epidermiscellen aan elkaar grenzen.

Gedurende de vorming van een haustorium aan de infektiehyphe van een kiembuis, worden andere kiembuizen uit dezelfde spore gevormd. Vanuit de daaraan gevormde appressoria ontstaan hyphen, die zich over het bladoppervlakte uitbreiden (Yarwood, 1957). Waar de hyphen in kontakt komen met de epidermis wordt veelal een appressorium gevormd, van waaruit een infektiehyphe het blad binnendringt om een haustorium te vormen (Fischer, '56). Na inoculatie van appelzaailingen met conidien van Podosphaera leucotricha constateerde Roosje (1961) dat na 8½ uur al enige haustorien zijn gevormd. Bij ± 20°C en hoge luchtvochtigheid vindt bij E. graminis binnen 24 uur binnendringen plaats, terwijl binnen 48 uur al enige haustorien zijn gevormd (Corner, 1935).

Omdat het binnendringen van een infektiehyphe in een epidermis-cel des te moeilijker gaat, naarmate de cuticula en de epidermis-celwand dikker zijn, menen sommigen, dat het binnendringen een mechanisch proces is. (o.a. Graf Marin, 1934; Corner, 1935). Ophoping van silicium in de epidermis-celwanden zou het binnendringen dan ook bemoeilijken, (Lowig, 1937). Volgens Germar (1934) en Wagner (1940) zou het "silicium-effect" terug te voeren zijn op een verhoging van de osmotische waarde van het celvocht. Het binnendringen is volgens hem geen mechanisch proces maar een physiologisch.

5. Invloed van uitwendige omstandigheden op de ontwikkeling van de schimmel.

In de literatuur worden diverse milieu-invloeden genoemd, die gunstig of ongunstig voor de ontwikkeling van echte meeldauw-schimmels zijn. Van oudsher heerst de gedachte, dat deze schimmels op een groot aantal waardplanten als "zwakte-parasiet" moet worden beschouwd. (Er wordt ook wel van "ouderdomsparasiet" gesproken). Deze gedachte komt voort uit de waarneming, dat vele planten pas in de nazomer geïnfecteerd worden. Uit talloze proeven, waarbij met jonge en oude planten gewerkt is, wordt deze gedachte evenwel niet bevestigd. Wel is men het er over eens, dat droogte de schimmel-ontwikkeling in de hand werkt. Ook diverse proeven ondersteunen deze gedachte, zoals het vrijwel niet kiemen van conidien in water (Neger, 1902; Corner, 1935) het weggroeien van kiembuizen van wateroppervlakken (Corner, 1935; Dickinson, 1949); mechanische beschadiging van conidiophoren door regen (Yarwood, 1936); grotere spore-produktie bij lagere luchtvochtigheid (Hammarlund 1925); en meer conidien in de lucht bij droog weer (Yarwood, 193 Last, 1955).

De aantasting van gerst door E. graminis wordt door droog weer begunstigd (Honecker, 1938); voor tarwe zou het omgekeerde gelden (Anonymus, 1954). Komkommers en meloenen worden bij droog weer gemakkelijk aangetast (Middleton en Bohm, 1953), terwijl rozen en begonia's juist bij hoge luchtvochtigheid sterk worden aangetast (Noordam, 1946; Scholten, 1955).

Verschillenden hebben waargenomen, dat op beschaduwde plaatsen veel meer schimmelontwikkeling optreedt, dan op zonnige plekken (o.a. Miller en Barrett, 1931; Darrow et al, 1954). Ook het omgekeerde is waargenomen (Melhus en Kent, 1939). Fischer (1956) wijst op het belang van behaarde bladeren voor de echte meeldauw van cytisus laburnum. De haren fungeren als "vangapparaat" voor de conidien, terwijl door de beharing ter hoogte van het bladoppervlak de luchtvochtigheid hoog zal zijn.

De mogelijkheid is echter aanwezig, dat in dit complex van faktoren een aantal processen van de schimmel worden samengenomen, terwijl deze in wezen geheel verschillende eisen aan het milieu stellen. Voor het tot stand komen van een infektie schijnt een hoge luchtvochtigheid vereist te zijn (o.a. Brodie en Neufeld, 1942) terwijl de invloed van de luchtvochtigheid daarna van weinig betekenis is (o.a. Yarwood, 1936). De verspreiding van de conidien zal bij lage luchtvochtigheid gemakkelijker gaan, omdat bij hoge luchtvochtigheid de conidien in kettingen aan elkaar blijven zitten. Bij lage luchtvochtigheid is dit niet het geval en worden bovendien meer conidien per drager gevormd (o.a. Hammarlund, 1925). Door de regulerende invloed van de bladeren zal de temperatuur niet spoedig in het ongunstige zijn (Roosje, 1961).

6. Het waardplant-schimmel complex.

Bladeren van tarweplanten, aangetast door E. graminis tritici, hebben een grotere respiratie dan niet aangetaste bladeren. Het grootste deel van deze verhoogde respiratie komt vanuit de mesophyl-cellen, die niet in direkt kontakt staan met delen van de schimmel (Allen en Goddard, 1938; Allen, 1942).
Met behulp van "tracers" is gebleken dat fosfaten en andere stofwisselingsprodukten zich in de epidermiscellen van aangetaste bladeren ophopen, met name in die cellen, waarin zich haustorien bevinden (Gottlieb en Gardner, 1946; Shaw, Brown en Jones, 1954). Het is dus goed denkbaar, dat de schimmel gefosforileerde tussenprodukten van de waardplant stofwisseling gebruikt (Cutter, 1951; Atkinson en Shaw, 1955).
Mogelijk lijkt ook hier de werkhypothese van Shaw en Hawkins (1958) aangaande het parasitisme van obligaatparasieten op te gaan. De schimmel vormt dan een "field of dominance", waarheen een groot gedeelte van de assimilatie-produkten vloeien.

Behalve een verhoogde respiratie is een verminderde fotosynthese waargenomen (Sempio, 1950; Shaw en Samborski, 1956) evenals een verhoogde transpiratie (Graf Marin, 1934; Yarwood, 1936). Deze transpiratie toename komt voor een deel omdat de stomata langer open blijven, maar vooral ook door de schimmelhyphen op het blad (Graf Marin, 1934).

7. Physiologische specialisatie.

Sinds men met onderzoekingswerk over echte meeldauwschimmels bezig is, zijn verschillende proeven genomen om aan te kunnen tonen, of de echte meeldauwen sterk gespecialiseerd zijn, of dat de groep zeer polyphaag is. Bij dit onderzoek zijn nogal tegenstrijdige resultaten verkregen, die naderhand soms"verklaard" werden als "Fremd infektionen".
Magnus (1898) was één van de eersten, die kruisinoculaties verricht heeft; bij bracht de echte meeldauw van Humulus lupulus over op Taraxacum officinale. Na hem hebben nog velen kruisinoculaties verricht, o.a. Blumer, Hammarlund, Marchal, Neger, Reed en Salmon.
Marchal (1902) onderscheidt 7 physiologische rassen binnen E. graminis; Mains en Dietz (1930) konden één van deze rassen in 5 kleinere eenheden splitsen, waarna Tidd (1937) er nog 2 bijvoegde. Nover (1957) kon binnen E. graminis f. sp tritici 10 physiologische rassen onderscheiden, binnen E. graminis f. sp hordei 16. Cherewick (1942) stelde al vast, dat de toen bekende physio's constant bleken te zijn.

Niet alleen met E. graminis zijn vele kruisinoculaties verricht (hoewel men hiermee vergelijkingen wilde maken met de graanroesten) ook met andere Erysiphe soorten is veel gewerkt.
Schmidt (1954) kon E. cichoracearum van Zinnia spec. op een groot aantal andere (jonge) planten overbrengen, o.a. op Lactuca perennis en Scorzonera hispanica.
Blumer (1952) kon E. cichoracearum van komkommer overbrengen op o.a. Nicotiana tabacum en Scorzonera hispanica.
Ook op andere planten kon de echte meeldauw van komkommer worden overgebracht, o.a. op aardappel (Hüttenbach, 1951); op Helianthus annuus (o.a. Reed, 1908) en op Carica papaya (Miller, 1938). Ook andere onderzoekers constateerden, dat de echte meeldauw van komkommer en van andere plantesoorten uit de familie van de Cucurbitaceae niet alleen tot deze familie beperkt is, wat de waardplanten betreft (Hammarlund, 1945; Blumer, 1952). Volgens Blumer (1952) berust de vatbaarheid voor echte meeldauw op erfelijk vastgelegde faktoren, hoewel bij sommige waardplanten van dispositieparasiet gesproken moet worden.

Het geheel van deze kwestie over waardplantenreeksen wordt niet vereenvoudigd door het feit, dat sommige auteurs hoofd- en nevenwaardplanten onderscheiden. Zo heeft bijv. de soort E. polyphaga (in 1945 door Hammarlund beschreven) de volgende hoofdwaardplanten: Cucurbitaceae, Begonia, Erica en Kalanchoe spec. Hierop ontwikkelt de schimmel zich elk jaar, in veelal hevige mate, onafhankelijk van uitwendige omstandigheden.

Op nevenwaardplanten, zoals o.a. aardappel, tomaat en Verbena spec., kunnen alleen onder gunstige omstandigheden ernstige aantastingen optreden; de schimmel is op deze planten dispositie-parasiet.
(Hammarlund, 1945; Blumer, 1952).

De diverse kruisinoculaties, die Hammarlund (1945) met de door hem beschreven E. polyphaga heeft verricht, zijn niet altijd door andere auteurs bevestigd (Blumer, 1952). Toch werden ook bijzonder"goede" uitkomsten verkregen. Zo gelukte het niet aan Hammarlund (1945) en ook niet aan Blumer (1951) om E. polyphaga op Senecio cruentus over te brengen.
Op deze plant zou dus een andere soort voorkomen, zoals naderhand is vastgesteld door von Arx (1952), nl. Sphaerotheca fusca.

Ook binnen de soort E. cichoracearum komen physiologische rassen voor o.a. bij Cucumis melo in California (Pryor en Whitaker, 1942) en bij sla in California (Schmathorst et al, 1958).

8. Overblijven.

Voor die echte meeldauwschimmels, die perithetien (= cleistothecien) vormen, lijkt het overwinteren geen probleem te zijn. Sommige van deze overwinteren echter ook als mycelium, zoals E. graminis op sommige wintergranen in Europa (Pape en Rademaker, 1934; Honecker, 1936; Gorlenko, 1940). Anderen overwinteren met mycelium op beschermde plante-delen, zoals Podosphaera leucotricha in knoppen van appelbomen (o.a. Fischer, 1956) en Oidium laburni in knoppen van gouden regenbomen (Fischer, 1956). Over het overwinteren van andere "Oidium vormen" is vrijwel niets bekend. Young (1951) vermeldt, dat Oidium hevaea op oudere bladeren "in de winter" sporuleert. Hiermee zou de nieuwe bladgeneratie besmet kunnen worden.

9. Bestrijding.

Met behulp van fungiciden.

Aanvankelijk werd voornamelijk zwavel gebruikt om echte meeldauw te bestrijden, met daarnaast koper-houdende middelen. Bij het gebruik van zwavel zou dan de temperatuur minimaal 18°C moeten zijn (Middleton + Bohm, 1953). In vergelijkende proeven van Yarwood (1949) met de echte meeldauw op komkommer, verkreeg hij met zwavel-kalk heel goede resultaten, beter dan met koperacetaat en met dinitro-capryl-phenyl-crotonaat. De dithiocarbamaten bleken als bestrijdingsmiddel ook niet in aanmerking te komen (Wilson, 1948). McKeen (1954) verkreeg met Karathane (dinitro-methyl-heptyl-phenyl crotonaat) een zeer goede bestrijding van de echte meeldauw op komkommer. Ook tegen andere echte meeldauw-schimmels werkt Karathane goed, zoals tegen E. polygoni op bonen (Yarwood, 1949); tegen Podosphaera leucotricha op appel (o.a. Roosje, 1961) en tegen Sphaerotheca pannosa op rozen (Mc Clellan en Smith, 1950). Alle gewassen kunnen evenwel niet met Karathane behandeld worden wegens phytotoxiciteit van dit middel op die gewassen, zoals bijv. Begonia's en leeuwenbekken (Noordam, 1949; Scholten, 1955).
Fischer,(1959) vermeldt een zeer goed resultaat bij de bestrijding van echte meeldauw op komkommers door bespuitingen van de planten met polybutenen.

Door gebruik te maken van niet vatbare rassen.

Over het bestaan van resistentiebronnen voor echte meeldauw bij Cucurbitaceae is niet veel bekend. Smith (1948) kruiste een komkommer (Puerto Rico 37), die vrijwel niet vatbaar was voor E. cichoracearum, met een vatbare komkommer. De F2 splitste uit in 23 zeer vatbare, 39 vatbare, 38 betrekkelijk onvatbare en 5 onvatbare planten. De resistentie zou dus op meer dan 1 faktor berusten.

10. Literatuur.

Allen, P.J. - 1942. Changes in the metabolism of wheat leaves induced by infection with powdery mildew. Am. J. Bot. 29: 425 - 435.

Allen, P.J. & D.R. Goddard- 1938. A respiratory study of powdery mildew of wheat. Am. J. Bot. 25: 613 -

Anonymus. - 1954 Powdery mildew on wheat. Agric. Gaz. N.S.W. 65: 526-

von Arx. J.A. - 1952 Meeldauw op Cineraria en andere siergewassen Tijdschr. Pl. ziekten 58: 10 -

Atkinson, T.G. & M. Shaw.- 1955. Occurrence of acid phosphatase in association with the haustoria of powdery mildew on barley. Nature (London) 4466: 993.

Blumer, S. - 1952 Beiträge zur Kenntnis der Erysiphaceen. 2 Mitteilung. Phytop. Z. 18: 101-

Blumer, S. - 1926 Ueber den Einfluss Äusserer Faktoren auf die Entwicklung der Mehltaupilze. Mitt. Nat. forsch. Ges. Bern.

Blumer, S. - 1926 Variationsstatische Untersuchungen an Erysiphaceae Ann. Mycol. 24 : 179 -

Blumer, S. - 1922. Die Formen der Erysiphe cichoracearum DC. Centralbl P. und Inf. Krankh. II 57: 45-

Bouwens, H.- 1927. Weitere Untersuchungen über Erysiphaceen. Meded. Phyt. Lab. W.C.S. Baarn. 10.

Bouwens, H.- 1924. Untersuchungen über Erysiphaceen. Meded. Phyt. Lab. W.C.S. Baarn. 8.

Brodie, H.J. & C.C. Neufeld.- 1942. The development and structure of the conidia of Erysiphe polygoni and their germination at low humidity. Canad. J.Res. 20: 41-

Cherewick, W.J.- 1942. Studies on the biology of Erysiphe graminis. Canad. J. Res. 22 : 52.-

Childs, J.F.L.- 1940. Diurnal cycle of spore maturation in certain powdery mildews. Phytopathology 30: 65-73.

Clayton, C.N. - 1942. The germination of fungous spores in relation to controlled humidity. Phytopathology 32: 921.-

Corner, E.J.H. - 1935. Observations on resistance to powdery mildew. The new Phytologist 34 : 180 -

Cutter, V.M. - 1951. The isolation of plant rusts upon artificial media and some speculations on the metabolism of obligate plant parasite.Trans.N.Y.Acad.Sc.II 14:103

Darrow, G.M. et al, - 1954 Relative resistance of strawberry var. to powdery mildew at Beltville, Maryland, 1954. Pl. dis. Reptr. 38: 864-

Delp, C.J.- 1954 Effect of temperature and humidity in the grape powdery mildew funges. Phytopathology 44: 615-

Domsch, K.H.- 1954 Keimungsphysiologisch Untersuchungen mit Sporen von Erysiphe graminis. Arch. Mikrobiol.20: 163-

Domsch, K.H.- 1953 Ueber den Einflus photoperiodischer Behandlung auf die Befallsintensität beim Gerstenmehltau Arch. Mikrobiol 19: 287-

Fischer, R. 1956 Ein neu-artiges Mehltau-auftreten an Goldregen. Pflanzenschutzberichte (Wien) 16: 173-188.

Fischer, R. 1956. Beobachtungen, Untersuchungen und Versuche an Apfelmehltau. Tätigkeitsbericht 1951-1955. Bundelsanst. Pflanzenschutz Wien.

Fischer, R.W.- 1959. Polybutenes, a promising control for powdery mildew. Pl. dis. Reptr. 43: 878-879.

Foex, E. - 1925 Notes sur les Erysiphées. Bull. Soc. Myc. de France 40: 236-243.

Germar, B. 1934- Ueber einige Wirkungen der Kieselsäure in Getreidepflanzen insbesondere auf deren Resistenz gegen Über Mehltau. Z. Pfl. ernährung, D.u. B.Kunde A 35: 102 - 115.

Gorlenko, M.V.- 1940 Neue Befunde über die Biologie von Erysiphe graminis tritici March. C.R. Acad. Sc. U.R.S.S. 27: 866-870.

Garner, J.M. & D. Gottlieb, - 1946. Obligate parasitism. Nature, London 157: 374.

Graf Marin, A. 1934 Studies on powdery mildew of cereals. Cornell Univ. Agric. exp. st. Mem. 157.

Hammarlund. C. - 1945 Beiträge zur Revision einiger imperfekten Mehltau-arten Erysiphe polyphaga nov. spec. Botan. Notiser, 1: 101.-

Hammarlund, C. - 1925 Zur Genetik, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceae. Hereditas 6: 1-

Homma, Y- 1937 Erysiphaceae of Japan. J. fac. agric. Hokk. Imper. Univ. 38: 186-

Honecker, L. - 1938 Ueber die physiologische Spezialisierung des Gerstenmehltaues als Grändlage für die Immunitätzüchtung, der Züchter 10: 169-

Honecker, L. - 1937 Die Bestimmung der Physiologischen Rassen des Gerstenmehltaues (Erysiphe graminis hordei Marchal). Phytop. Z. 10: 197-

Hüttenbach, H. - 1951 Echter Mehltau auf Kartoffeln und Gurken. Nachr. bl. Deutschen Pfl.schutzd. 3: 98-

Kundert, - 1950

Last, F.T. - 1955 The spore content of air within and above mildew infected cereal crops. Trans. Brit. mycol. Soc. 38: 453-464.

Longrée, K. 1939. The effect of temperature and relative humidity on the powdery mildew of roses. Cornell. Univ. Mem 223.

Lowig, E - 1937 Der Einfluss des Kieselsäuregehaltes auf den Mehltaubefall der Gramineen. Pflanzenbau 13: 362-

Mc.Clellan, & Smith, 1950

Mains, E.B. & S.M. Dietz- 1930. Physiologic forms of barley mildew Erysiphe graminis hordei Marchal. Phytopathology 20:229-

Mc Keen, C.D. - 1954 Observations on the occurrence and control of powdery mildew on greenhouse cucumbers in Ontario. Pl. dis. Reptr. 38: 860-

Melhus , I.E. & G.C. Kent, - 1939.Elements of plantpathology. pp. 493 Mc Millon, London.

Metzger, I. - 1942 Versuche zur Aufbewahrung lebender Sporen von Weizen- und Gerstenmehltau. Kühn Archiv. 56: 163-

Middleton, J.T. & G.W. Bohm, - 1953 Am. Yearbook of Agric.

Miller, P.A. - 1938 Cucurbit powdery mildew on Carica papaya. Phytopathology 28: 672.

Miller, P.A. & J.T. Barrett, 1931. Cantaloupe powdery mildew in the Imperial valley. Calif. agric. exp. St. Bull. 507. pp. 36.

Neger, F.W. - 1933. Beiträge zur Biologie der Erysiphaceae. III Flora 16-331-

Neger, F.W. - 1902. Beiträge zur Biologie der Erysiphaceae. II Flora 90:21-

Noordam, D. - 1946-1952 Jaarverslagen Proefstation voor de Bloemisteri; over de jaren 1946 tot en met 1952.

Nover. I. - 1957 Sechsjährige Beobachtungen über die physiologische Spezialisierung des echten Mehltaues (E. graminis D.C.) von Weizen und Gersten in Deutschland Phytop. Z. 31: 85 - 107.

Pape, H. & B. Radekacher - 1934. Erfahrungen über Befall und Schaden durch den Getreide mehltau (Erysiphe graminis D.C.) bei gleich zeitigen Anbau von Winter- und Sommergerste. Angew. Bot. 16: 225-250.

Pryor, D.E. & T.W. Whitaker, 1942. The reaction of cantaloupe strains to powdery mildew. Phytopathology 32: 995.

Reed, G.M., - 1908 Infection experiment with Erysiphe cichoracearum D.C. Univ. Wisconsin, Bull. 250.

Röder, K - 1937 Perithecien von Erysiphe cichoracearum D.C. em. Salm. an Freilandgurken (Cucumis sativus L.) Angew. Bot. 19: 161-

Roosje, G.S. - 1961 Verslag studiereis naar Amerika en Canada 1960.

Salmon, E.S.- 1900. A Monograph of the Erysiphaceae. Torrey Bot. Club. Mem. 9.

Schmidt, E. - 1913. Ueber die Formen der Erysiphe polygoni. Mycol. Zentralbl. 3: 1-

Schmitt, J.A.- 1954 The host specialisation and morphology of the powdery mildew, Erysiphe cichoracearum D.C. ex Merat, from Zinnia, Phlox and Cucurbita. Diss. abstr. 14: 587-

Schnathorst, W.C., Crogan, R.B. & R. Bardin, - 1958. Distribution, host range and origin of lettuce powdery mildew. Phytopathology 48: 538 - 543.

Scholten, G. - 1955. Ziekten bij leeuwenbekken, Vakbl. Bloemisterij 10: 48.

Scholten, G. - 1955. Meeldauw bij bloemisterijgewassen. Meded. Dir. Tuinb. 18: 681-691.

Seeliger, R. - 1939. Beobachtungen über das Auftreten der Perithecien des echten Mehltaues der Rebe. Arb. Biol. Reichsamst. L.u. F. wirtschaft 22: 453-

Sempio, C. - 1950. Metabolic resistance to plant diseases. Phytopathology 40:

Shaw, M, Brown, S.A. & Rudd Jones, D.- 1954. Uptake of radioactive carbon and phosphorus by parasitized leaves. Nature, London, 173: 768 - 769

Shaw, M. & A.R. Hawkins- 1958 The physiology of host-parasite relations 5. Canad. J. Bot. 36: 1-16

Shaw, M. & Samborski, 1956. The physiology of host.-parasite relations 1. Canad. J. Bot. 34: 389-405.

Smith, G.- 1900. The haustoria of the Erysiphaceae. Bot. Gaz. 29: 153.

Smith, P.G. - 1948 Powdery mildew resistance in cucumber. Phytopathology 38- 1027.

Tidd, J.S. - 1937. Studies concerning the reactions of barley to two undescribed physiologic races of barley mildew, Erysiphe graminis hordei Marmchal. Phytopathology 27: 51 - 67.

Trelease, S.F. & H.M. Trelease, 1929. Susceptibility of wheat to mildew as influenced by carbohydrate supply. Torrey Bot. Club, Mem. 56: 65-

Wagner, F, - 1940. Die Bedeutung der KieselsÄure für das Wachstum einiger Kulturpflanzen, ihren NÄhrstoffhaushalt und ihre AnfÄlligkeit gegen echte Mehltaupilze. Phytop. Z. 12: 427-

Whitaker, T.W. & D.E. Pryor, - 1945. The reaction of 21 species of the Cucurbitaceae to artificial infection with cantaloupe powdery mildew (Erysiphe cichoracearum D.C.) Phytapathology 35: 533-534.

Wilson, F.D. - 1948. Report of the special committe on the coordination of field tests with new fungicidal sprays and dusts, with reference to results obtained in 1947. Pl. dis. Reptr. Suppl. 174: 41-86. 1948.

Yarwood, C.E.- 1957. Powdery mildews. The Botanical Revieuw 23.

Yarwood, C.E.- 1950 Humidity requirements of foliage pathogens.Pl. dis. Reptr. 40: 318-321.

Yarwood, C.E.- 1950. Water content of fungus spores. Am. J. Bot. 37: 636-639.

Yarwood, C.E.- 1949. Fungicides for powdery mildews. Proc. 2 Int. C. Crop protect: 500.

Yarwood, C.E.- 1936. Host range and physiologic specialisation of red clover powdery mildew, Erysiphe polygoni. J. agric. Res. 52: 659-

Yarwood, C.E.- 1936. The diurnal cycle of the powdery mildew, Erysiphe polygoni. J. agric. Res. 52: 645-657.

Yarwood, C.E.- 1936. The tolerance of Erysiphe polygoni and certain other powdery mildews to low humidity.Phytopathology 26:845-

Young, H.E. - 1951. Mycological Department. Rep. Rubber Res. Ceylon. 18-23.