

Rod *Botrytis* i vrsta *Botrytis cinerea*: patogene, morfološke i epidemiološke karakteristike

Brankica Tanović¹, Jovana Hrustić¹ i Goran Delibašić²

¹Institut za pesticide i zaštitu životne sredine, Banatska 31b, 11080 Beograd
(brankica.tanovic@pestring.org.rs)

²Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet, Nemanjina 6, 11080 Beograd

Primljen: 10. februara 2011.

Prihvaćen: 28. februara 2011.

REZIME

Vrste roda *Botrytis* rasprostranjene su svuda gde se gaje ili su prisutne njihove biljke-domaćini – od hladnih zona Aljaske do toplih i suvih područja u Izraelu. Imaju nekrotrofni životni ciklus koji je najčešće tesno povezan sa fenologijom domaćina. Rod obuhvata 22 vrste od kojih većina ima uzak krug domaćina – parazitira biljke jednog roda ili jedne familije. Polifagna vrsta *Botrytis cinerea*, prouzrokovač sive truleži, najznačajniji je i najproučavaniji predstavnik ovog roda. Godišnje se objavi više od 350 radova koji se odnose na sve aspekte istraživanja ovog nekrotrofnog patogena. U ovom radu je dat pregled dosadašnjih saznanja o patogenim, morfološkim i epidemiološkim karakteristikama vrsta roda *Botrytis*, a posebno vrste *B. cinerea*. Detaljno su obrađeni simptomi oboljenja koje prouzrokuje *B. cinerea* na različitim biljnim vrstama i različitim delovima biljaka, morfološka i genetička varijabilnost vrste. Takođe, ukazano je i na moguće izvore varijabilnosti, kao i na pokušaje podele vrste na dve grupe – Grupu I (*B. „pseudocinerea“*) i Grupu II (*B. cinerea „sensu-stricto“*).

Ključne reči: Siva trulež; transpozoni; *B. „pseudocinerea“*; *B. cinerea „sensu-stricto“*

UVOD

Rod *Botrytis*, kome pripada vrsta *Botrytis cinerea* (teleomorf *Botryotinia fuckeliana*; familija *Sclerotiniaceae*, red *Leotiales*, klasa *Discomycetes*, razdeo *Ascomycota*, carstvo *Fungi*), jedan je od najstarijih rodova gljiva, prvi put opisan 1729. godine (Jarvis, 1977). Naziv potiče od starogrčke reči *botris* (βοτρυς – grozd) zbog rasporeda konidija na konidioforama. Od 1973. godine rod obuhvata 22 vrste od kojih većina ima uzak krug domaćina

(*B. aclada* – patogen za vrste roda *Allium*, *B. fabae* – patogen za vrste familije *Fabaceae*) (Jarvis, 1977; Staats i sar., 2005). Krug domaćina *B. cinerea* obuhvata više od 230 biljnih vrsta (Van der Vlugt-Bergmans, 1996).

Vrste roda *Botrytis* sreću se svuda gde se gaje biljke-domaćini – od hladnih zona Aljaske (Anderson, 1924) do toplih i suvih područja u Izraelu (Yunis i Elad, 1989). Imaju nekrotrofni životni ciklus koji je najčešće tesno povezan sa fenologijom biljaka-domaćina. Za vrste sa usko specijalizovanim parazitizmom (*B. aclada*,

B. bysoidea, *B. gladiolorum*, *B. tulipae*, *B. elliptica*, *B. fabae*), izvor inokuluma se najčešće nalazi u usevu ili na biljnim ostacima domaćina iz prethodnog useva koji se nalazi u blizini. Za polifagnu vrstu *B. cinerea* primarni izvor inokuluma takođe može biti u usevu (Johnson i Powelson, 1983), mada je mogućnost dospevanja inokuluma iz drugog useva ili sa korovske flore u regionu velika (Holz i sar., 2004). Na osnovu proučavanja genetičke strukture *B. cinerea* u Kaliforniji utvrđena je intenzivna migracija konidija sa jednog lokaliteta na drugi, udaljenih 6,5 km jedan od drugog (Ma i Michailides, 2005).

Posle ostvarenja infekcije i smrti ćelija domaćina, vrste roda *Botrytis* mogu da prežive i sporulišu kao saprotrofi na nekrotiranom biljnom tkivu, ili da stvaraju tvorevine za preživljavanje – sklerocije, koje nastaju na živim biljkama ili na biljnim ostacima na površini i u dubljim slojevima zemljišta (Holz i sar., 2004).

Sve vrste roda *Botrytis* mogu da stvaraju sklerocije različitog oblika i veličine, zavisno od izolata i uslova nastajanja. Melanizovani površinski sloj i β -glukani koji obuhvataju unutrašnju miceliju štite sklerociju od isušivanja, ultraljubičastog zračenja i napada mikroorganizama tokom dugog vremenskog perioda (Backhouse i Willets, 1984). Smatra se da su sklerocije najvažnije tvorevine za održavanje vrsta jer mogu da prežive nepovoljne vremenske uslove, da stvaraju apotecije nakon seksualnog procesa, a kod mnogih vrsta na njima može da nastane nekoliko uzastopnih generacija konidija (Coley-Smith, 1980). Utvrđeno je da u laboratorijskim uslovima sklerocije *B. cinerea* nastavljaju da sporulišu 12 nedelja nakon prve generacije konidija (Nair i Nadtotchei, 1987). Zadržavanje konidija na površini sklerocije inhibira dalju sporulaciju, dok uklanjanje formiranih konidija omogućava nastavak sporulacije. Smatra se da u prirodnim uslovima padavine spiraju konidije sa površine sklerocija čime se inicira sledeći ciklus sporulacije (Holz i sar., 2004).

Osim sklerocija, vrste roda *Botrytis* formiraju: konidiofore i konidije, fjalokonidiofore sa mikrokonidijama koje imaju ulogu spermacija, apotecije i askospore koje omogućavaju širenje patogena (Jarvis, 1980). Konidije su u prirodnim uslovima uglavnom kratkoživeće tvorevine, a dužina života zavisi od ekstremnih temperatura, prisustva vlage, mikrobiološke aktivnosti u okruženju i izloženosti sunčevoj svetlosti (Spotts, 1985; Rotem i Aust, 1991; Walter i sar., 1999). U zemljištu, vrste roda *Botrytis* nisu dobri kompetitori i njihove konidije su uglavnom podložne fungistatičnom efektu sredine (Coley-Smith, 1980). Ako se čuvaju na sobnoj temperaturi, u suvom stanju, konidije *B. cinerea* mogu da prežive do 14 meseci (Salinas i sar., 1989). Apotecije

se u prirodnim uslovima uglavnom ne pronalaze ili su veoma retke u zaraženim usevima/zasadima, tako da su zaključci o ulozi apotecija i askospora u epidemiologiji bolesti zasnovani isključivo na molekularnim analizama genoma (Beever i Weeds, 2004).

ODLIKE VRSTE *Botrytis cinerea*

Zbog kosmopolitizma, polifagnosti i varijabilnosti, kao i zbog visokog rizika razvoja rezistentnosti na fungicide, *B. cinerea* je jedna od najproučavanijih vrsta fitopatogenih gljiva (Faretra i sar., 1988; Tanović i sar., 2002). Godišnje se objavi više od 350 radova koji se odnose na sve aspekte istraživanja ovog nekrotrofnog patogena: od molekularne karakterizacije, izvora diverziteta, evolucije i genetike, preko ekoloških i epidemioloških karakteristika, metoda detekcije i kvantifikacije, do odnosa parazit-domaćin, matematičkih modela za prognozu pojave bolesti i savremenih metoda suzbijanja. O obimu istraživanja koja se odnose na ovu vrstu najbolje govori 15 održanih međunarodnih simpozijuma počev od 1966. godine, a o ekonomskom značaju patogena 15 do 25 miliona dolara, koliko se poslednjih godina prosečno utroši na fungicide za suzbijanje *B. cinerea* (Elad i sar., 2004).

Rasprostranjenost i štetnost

B. cinerea, prouzročivač sive truleži biljaka, izaziva značajne štete u proizvodnji više od 200 vrsta, uglavnom dikotiledonih biljaka (Williamson i sar., 2007). Najznačajnije štete nastaju na vinovoj lozi, povrću (kupus, zelena salata, brokoli, pasulj), cveću (ciklama, jagorčevina, ljubičica) i jagodastom voću (jagoda, malina, kupina) (Droby i Lichter, 2004; Nikolić i sar., 2006; Tanović, 2003; Tanović i sar., 2008a). U većini slučajeva, patogen je najdestruktivniji na sazrelim biljnim delovima ili na tkivu koje stari, mada se infekcija obično ostvaruje u ranijim fenofazama. Posle ostvarenja infekcije zaraženi biljni delovi bez vidljivih simptoma ostaju latentno zaraženi duži vremenski period. Pri povoljnim vremenskim uslovima i nakon fizioloških promena tkiva domaćina (sazrevanje, promena hemijskog sastava i dr.) dolazi do ubrzane destrukcije i truljenja zaraženih biljnih delova, tako da kod uskladištenih plodova bez simptoma gubici postaju evidentni tek nakon njihovog transporta do mesta prodaje (Williamson i sar., 2007). *B. cinerea* može uzrokovati velike gubitke i na biljkama u toku vegetacije, kako u polju tako i u staklenicima, kao i u ranijim fazama razvoja kod nekih domaćina

(Coley-Smith, 1980; Giraud i sar., 1999; Chardonnet i sar., 2000; Staats i sar., 2005; Williamson i sar., 2007; Tanović i sar., 2010).

Simptomi oboljenja

B. cinerea izaziva širok spektar različitih simptoma na brojnim delovima biljaka, pa ih je vrlo teško generalizovati. Na cvetovima, u zavisnosti od vremenskih uslova, simptomi variraju od sitnih nekroza do tipične vlažne truleži i propadanja (Slika 1). Vlažna trulež, destrukcija i propadanje epidermalnog i parenhimskog tkiva, koje ubrzo biva prekriveno masom konidiofora i konidija patogena, predstavlja osnovni simptom oboljenja listova, cvetova i sočnih plodova (Slike 2-5). Na plodovima sa debelom pokožicom, kao što je kivi, trulež se uočava tek nakon presecanja ili guljenja ploda. Kod kukuruz, krastavca, pasulja, jagode i jabuke infekcija obično počinje prodiranjem patogena u još uvek pričvršćene delove cveta koji se suše, a zatim se oboljenje, u vidu truleži,

širi na tek formirane plodove (Slike 6 i 7). Na paradajzu u staklenicima i plastenicima najčešće se zapaža trulež stabla oko rana nastalih zalamanjem zaperaka, dok se trulež plodova, praćena obilnom sporulacijom patogena, javlja uglavnom posle berbe (Slika 8) (Verhoeff, 1970; Charabany i Shtienberg, 1999; Williamson i sar., 2007). Na kupini i malini patogen izaziva trulež plodova u toku vegetacije, transporta i skladištenja (Slike 9 i 10) (Tanović i sar., 2008b). Zatvoreni cvetovi su uglavnom otporni na zarazu, a otvoreni, u zavisnosti od vremenskih uslova, propadaju ili zaraza ostaje latentna do sazrevanja plodova. Prvi simptomi na plodovima uočavaju se na pojedinačnim koštunicama u neposrednoj blizini cvetne lože, a zatim trulež zahvata ceo plod na kome patogen obilno sporuliše (Slike 11 i 12) (Bristow, 1991; Tanović i sar., 2009a; Tanović, 2010). Infekcija semena zabeležena je kod više od 50 vrsta biljaka kao što su lan, suncokret i zelena salata (Maude, 1980), a prenošenje patogena semenom može da izazove potpuno propadanje useva leblebije (Burgess i sar., 1997).



Slika 1. *Botrytis cinerea*: trulež cveta jagorčevine



Slika 2. *Botrytis cinerea*: zaraženi listovi ciklame potpuno prekriveni konidioforama i konidijama parazita



Slika 3. *Botrytis cinerea*: konidiofore i konidije na nekrotiranom cvetu jagorčevine



Slika 4. *Botrytis cinerea*: trulež i propadanje listova zelene salate



Slika 5. *Botrytis cinerea*: nekroza cvetova ljubičice



Slika 6. *Botrytis cinerea*: trulež ploda jagode



Slika 7. *Botrytis cinerea*: trulež ploda jabuke sa reproduktivnim tvorevinama parazita



Slika 8. *Botrytis cinerea*: zaražen plod paradajza delimično prekriven konidioforama i konidijama



Slika 9. *Botrytis cinerea*: plodovi kupine potpuno prekriveni konidioforama i konidijama parazita



Slika 10. *Botrytis cinerea*: trulež plodova maline nakon berbe

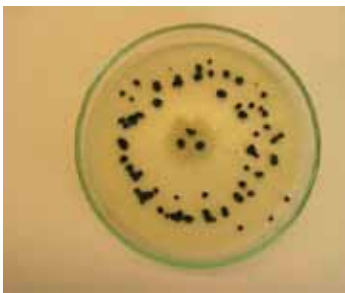


Slika 11. *Botrytis cinerea*: trulež jedne koštunice kao prvi znak oboljenja ploda maline

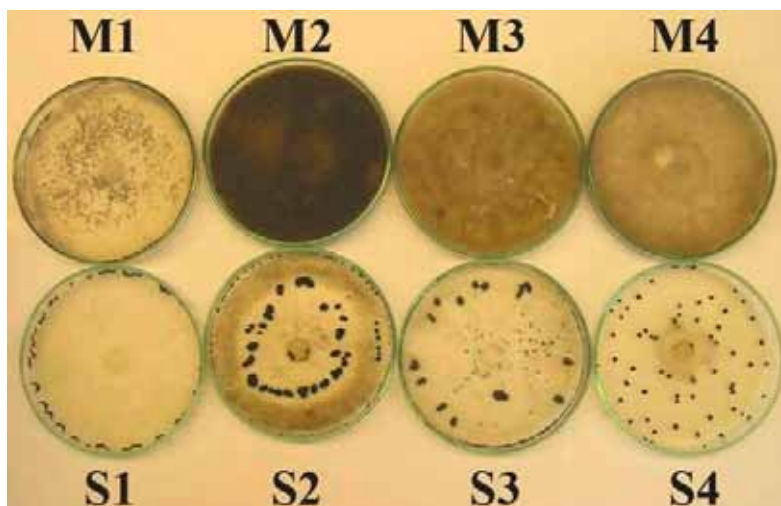


Slika 12. *Botrytis cinerea*: završna faza oboljenja plodova maline u toku vegetacije

Teleomorfni stadijum vrste *B. cinerea*, pod nazivom *Peziza fuckeliana* De Bary i kasnije *Sclerotinia fuckeliana* Fuckel, bio je poznat od 1866. godine (Hansen i Smith, 1932), a taksonomska veza između *Botryotinia fuckeliana* (de Bary) Whetz i *B. cinerea* dokazana je tek dobijanjem prvih apotecija i askospora ukrštanjem izolata *in vitro* (Groves i Drayton, 1939).



Slika 13. *Botrytis cinerea*: sklerocijski (levo), konidijski (u sredini) i micelijski (desno) tip izolata



Slika 14. *Botrytis cinerea*: izgled kolonije različitih morfoloških tipova; M – micelijski tip (ne stvara sklerocije) i S – sklerocijski tip (stvara sklerocije); M1 – supstratna micelija, uglavnom ne sporuliše, M2 – supstratna micelija, obilno sporuliše, M3 – formiranje micelijskih nakupina, M4 – homogena vunasta vazdušna micelija, S1 – sklerocije na ivici kolonije, S2 – sklerocije kružno raspoređene, S3 – krupne sklerocije, nepravilno raspoređene, S4 – sitne sklerocije, nepravilno raspoređene

B. cinerea ispoljava izrazitu fenotipsku varijabilnost (Grindle, 1979; Di Lena i sar., 1981; Leone, 1990; Kerssies i sar., 1997; Chardonnet i sar., 2000; Yourman i sar., 2001; Tanović, 2007; Tanović i sar., 2009b). Jedna od značajnih manifestacija varijabilnosti je postojanje morfološki potpuno različitih izolata koji bi se mogli svrstati u tri osnovna tipa – sklerocijski, konidijski i micelijski (Slika 13) (Lorbeer, 1980; Faretra i sar., 1988), ili u osam tipova (Slika 14), kao što su predložili Martinez i saradnici (2003) i Tanović (2010). Uobičajenim presejavanjem izolata, nanošenjem isčeka micelije na hranljivu podlogu, tip kolonije uglavnom ostaje nepromenjen. Međutim, ako se za presejavanje uzimaju pojedinačne konidije, dobijene kolonije se često razlikuju kako od roditeljskih, tako i jedna od druge (Grindle, 1979). Zbog malobrojnih genetičkih proučavanja, visoka somatska varijabilnost najčešće se pripisuje višejedarnoj i heterokarionskoj prirodi micelije i konidija kao i pojavi aneuploidije (Hansen i Smith, 1932; Büttner i sar., 1994). Prema novijim saznanjima, jedan od izvora variranja mogla bi biti i aktivnost transpozona koji su često prisutni u genomu *B. cinerea* (McDonald, 1993; Levis i sar., 1997; Giraud i sar., 1997, 1999; Martinez i sar., 2003; Ma i Michailides, 2005).

IZVORI VARIJABILNOSTI

Hansen i Smith (1932) i Shirane i saradnici (1988) smatraju da su razlike između izolata u pogledu karakteristika porasta, stvaranja konidija i sklerocija, produkcije enzima i patogenosti posledica višejedarnosti micelije koja je u prirodnim populacijama najčešće heterokarionska. Na heterokarionskoj miceliji nastaju heterokarionske konidije, sa prosečno četiri do šest jedara po ćeliji, čime se potencijal za varijabilnost povećava. Kao moguće objašnjenje za dobijanje morfološki različitih izolata *B. cinerea in vitro* Grindle (1979) navodi pojavu diploidnih jedara u ćelijama. Lorenz (1983), nakon dobijanja niza morfološki različitih izolata uzastopnim presejavanjem monoaskospornog izolata, zaključuje da bi jedino aneuploidija bila zadovoljavajuće objašnjenje s obzirom da su monoaskosporni izolati uvek homokarionski. Lorbeer (1980) navodi da postoje dva osnovna izvora varijabilnosti vrste *B. cinerea*: anastomoza kojom nastaju heterokarionske ćelije (bespolna varijabilnost) i rekombinacija gena u toku mejoze (polna varijabilnost).

Anastomoza kao izvor varijabilnosti

Utvrđeno je da jedra iz ćelije jednog soja *B. cinerea* mogu da pređu u ćeliju drugog soja anastomozom susednih hifa. Kao posledica ovog procesa nastaje heterokarionska

micelija (Hansen i Smith, 1932). Dalja istraživanja su pokazala da monospornim presejavanjem izolata poreklom iz prirodnih populacija nastaje čitav niz morfološki različitih izolata. Pošto je anastomoza česta, a hife i konidije višejedarne, Hansen i Smith (1932) zaključuju da se konidije *B. cinerea* uvek ponašaju kao heterokarionske tvorevine. Kasnija proučavanja (Grindle, 1979; Lorenz, 1983) potvrđuju navode Hansen-a i Smith-a iz 1932. godine, a konačni dokaz uloge anastomoze u varijabilnosti vrste *B. cinerea* bio je „prelazak“ obeleženih jedara iz jednog talusa *B. cinerea* u drugi (Akutsu i sar., 1987, 1988).

Rekombinacija gena u toku mejoze kao izvor varijabilnosti

Apotecije *B. fuckeliana* se vrlo retko sreću u prirodnim uslovima, pa je rašireno mišljenje da polni stadijum, a samim tim i polni proces, nisu značajni u životnom ciklusu *B. cinerea* (Grindle, 1979). Faretra i saradnici (1988) otkrivaju gen sa dva alelna oblika (*MAT-1* i *MAT-2*), odgovoran za seksualnu kompatibilnost sojeva *B. cinerea*. Dobijeni rezultati omogućavaju dalje proučavanje populacija *B. cinerea*, pa Faretra i Pollastro (1993) neočekivano utvrđuju ravnomernu zastupljenost oba alelna oblika u svim populacijama *B. cinerea* poreklom iz jedanaest zemalja i zaključuju da odsustvo jednog polnog tipa nije razlog retke pojave apotecija u prirodi. Iznenađujuće je bilo i otkriće dualnog alelnog oblika *MAT-1-2* kod nekih izolata iz prirodnih populacija (Faretra i Pollastro, 1996). Međutim, u novije vreme, brojna genetička proučavanja ukazuju na reproduktivno razmnožavanje u prirodi (Fermaud i sar., 2007; Fournier i sar., 2007; Fournier i Giraud, 2008; Vaczy i sar., 2008).

Aktivnost transpozona kao mogući izvor varijabilnosti

Transpozoni su mobilni genetički elementi koji su prvi put otkriveni u genomu kukuruza (McClintock, 1950). Na osnovu mehanizma promene mesta u genomu transpozoni se mogu podeliti u dve grupe – transpozona Klase I koji se premeštaju putem reverzne transkripcije RNK intermedijera i transpozona Klase II koji se isecaju iz jednog i ugrađuju u drugi deo genoma na nivou DNK (Beever i Weeds, 2004). U genomu nekih izolata *B. cinerea* pronađena su dva transpozona: *Boty*, 6-kb transpozona Klase I koji sadrži LTR region (*long terminal repeat*) u više kopija u različitim delovima genoma (Diolez i sar., 1995; Giraud i sar., 1999); *Flipper*, 1842-bp transpozona Klase II, koji ima do 20 kopija u genomu, pokretljiv je i poznat po mogućnosti da se

ugradi u nitratreduktazu tokom spontane mutant selekcije (Levis i sar., 1997). Oba transpozona su prvi put otkrivena u istom izolatu (*transposa* izolati) dok u *vacuma* izolatima nije bio prisutan nijedan. Međutim, kasnije su otkriveni izolati koji sadrže samo *Boty* (Giraud i sar., 1999; Muñoz i sar., 2002; Vaczy i sar., 2008), odnosno samo *Flipper* element (Albertini i sar., 2002; Isenegger i sar., 2008; Vaczy i sar., 2008; Tanović i Ivanović, 2010).

***B. cinerea* KAO KOMPLEKS KRIPTIČKIH VRSTA**

Dugo se smatralo da *B. cinerea* predstavlja jednu, jasno definisanu, polifagnu vrstu sa izraženom morfološkom varijabilnošću (Faretra i sar., 1988; Faretra i Pollastro, 1991; Van der Vlugt-Bergmans, 1996). Međutim, nedavna istraživanja pokazuju da *B. cinerea* verovatno predstavlja kompleks genetički izolovanih kriptičkih vrsta (*cryptic species*) (Giraud i sar., 1997; Albertini i sar., 2002). Giraud i saradnici (1997) su prvi utvrdili da je *B. cinerea* kompleks od najmanje dve sestrinske simpatričke (*sympatric*) vrste – *transposa* i *vacuma*, odnosno da se populacija *B. cinerea* u vinogradima u Francuskoj može podeliti na najmanje dve simpatričke subpopulacije na osnovu prisustva aktivnih transpozona *Boty* i *Flipper* u genomu (*transposa* sadrži oba, a *vacuma* nijedan). Proučavanjem populacija *B. cinerea* u Čileu (Muñoz i sar., 2002), Kaliforniji (Ma i Michailides, 2005), Hrvatskoj (Topalovec-Pintarić i sar., 2004), Mađarskoj (Vaczy i sar., 2008; Vaczy, 2009) i Srbiji (Tanović, 2010) dobijeni su slični rezultati, s tim što su u ovim populacijama pronađeni i sojevi koji sadrže samo *Boty* transpozon. Sojevi u kojima su prisutni samo *Flipper* transpozoni detektovani su u Evropi (Albertini i sar., 2002; Beever i Weeds, 2004; Vaczy, 2009; Tanović, 2010) i Aziji (Isenegger i sar., 2008). Dalje, proučavanje polimorfizma dva različita gena *B. cinerea* (gena za 14 α demetilazu – *Cyp51* i gena koji odgovara het c genu *Neurospora crassa* – *Bc-hch*) (Albertini i sar., 2001, 2002; Fournier i sar., 2003) pokazuje da se izolati mogu svrstati u dve grupe: Grupu I koja sadrži samo *vacuma* izolate i Grupu II kojoj pripadaju i *transposa* i *vacuma* izolati. Utvrđeno je da Grupa I sadrži alel *Bc-hch1* i obuhvata samo *vacuma* izolate, dok Grupa II sadrži alel *Bc-hch2* i obuhvata i *transposa* i *vacuma* izolate. Utvrđeno je, takođe, da su svi izolati Grupe I rezistentni na fenheksamid (Fournier i sar., 2003), da predstavljaju jednu VCG grupu (*vegetative compatibility group*), dok je u okviru Grupe II pronađeno više VCG grupa (Leroux, 2004). Svi ovi rezultati ukazuju na postojanje kompleksa

vrsta pod imenom *B. cinerea* koje nije lako razdvojiti jer ne postoje jasne granice niti kriterijumi razlikovanja (Fournier i sar., 2005). Široko prihvaćeni kriterijumi razlikovanja fitopatogenih vrsta (morfološki – zasnovan na izgledu, biološki – zasnovan na mogućnosti međusobnog ukrštanja i filogenetski – zasnovan na zajedničkom pretku i domaćinu (Taylor i sar., 2000; Giraud i sar., 2008)) nisu pogodni za razdvajanje kriptičkih vrsta (Fournier i sar., 2005).

ZAKLJUČAK

Na osnovu rezultata dosadašnjih genetičkih proučavanja, još uvek nije moguće precizno odrediti kriterijume na osnovu kojih bi se definisala nova simpatrička vrsta. Leroux (2004) smatra da bi Grupa I mogla biti izdvojena i opisana kao nova polifagna vrsta *B. „pseudo-cinerea“* koja je do sada utvrđena u Evropi i Francuskoj (Fournier i sar., 2003). Ipak, i dalje ostaje nejasan odnos između *transposa* i *vacuma* izolata Grupe II (*B. cinerea „sensu-stricto“*) (Leroux, 2004), pogotovu imajući u vidu nedavne rezultate Cettul-a i saradnika (2006). Oni su proučavali polimorfizam poligalakturonaza, enzima koji su uključeni u proces infekcije, poreklom iz *transposa* i *vacuma* izolata *B. cinerea* sa različitim domaćina i lokaliteta i zaključili da ih je nemoguće grupisati ni po domaćinima, ni po lokalitetima, ni po prisustvu transpozona u genomu. Drugim rečima, autori smatraju da je *B. cinerea* verovatno jedna, visokovarijabilna vrsta.

ZAHVALNICA

Ovaj rad je realizovan kao deo projekta 46008 – Razvoj integrisanih sistema upravljanja štetnim organizmima u biljnoj proizvodnji sa ciljem prevazilaženja rezistentnosti i unapređenja kvaliteta i bezbednosti hrane, Ministarstva za nauku i tehnološki razvoj Republike Srbije.

LITERATURA

- Akutsu, K., Irino, T., Tsukamoto, T. and Okuyama, S.: Relationship between development of benomyl-resistant strains and hyphal fusion in *Botrytis cinerea*. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 53: 495-506, 1987.
- Akutsu, K., Tsukamoto, T., Irino, T. and Okuyama, S.: Transfer of benomyl-resistance by hyphal fusion of *Botrytis cinerea*. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 54: 309-316, 1988.

- Albertini, C., Thebaud, G., Debieu, D., Fournier, E., Gredt, M. and Leroux, P.:** The *Cyp51* gene: A tool to distinguish closely related fungal species? Book of abstract of 12th International Conference on Cytochrome P450 – Biochemistry, Biophysics, Molecular Biology, La Grande Motte, France, 2001, pp. 710.
- Albertini, C., Thebaud, G., Fournier, E. and Leroux, P.:** Eburicol 14 α -demethylase gene (*CYP51*) polymorphism and speciation in *Botrytis cinerea*. *Mycological Research*, 106: 1171-1178, 2002.
- Anderson, J.P.:** *Botrytis cinerea* in Alaska. *Phytopathology*, 14: 152-155, 1924.
- Backhouse, D. and Willets, H.J.:** A histochemical study of sclerotia of *Botrytis cinerea* and *Botrytis fabae*. *Canadian Journal of Microbiology*, 30, 171-178, 1984.
- Beever, R.E. and Weeds, P.L.:** Taxonomy and genetic variation of *Botrytis* and *Botryotinia*. In: *Botrytis: Biology, Pathology and Control* (Elad Y., Williamson B. Tudzynski P., Delen N., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 2004, pp. 29-52.
- Bristow, P.R.:** Fruit and flower diseases caused by fungi – Botrytis fruit rot (Grey Mould) and Blossom Blight. In: *Compendium of Raspberry and Blackberry Diseases and Insects*, The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota, USA, 1991, pp. 21-23.
- Burgess, D.R., Bretag, T.W. and Keane, P.J.:** Seed to seedling transmission of *Botrytis cinerea* in chickpea and disinfestation of seed with moist heat. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 37: 223-229, 1997.
- Büttner, P., Koch, F., Voigt, K., Quidde, T., Risch, S., Blaich, R., Bruckner, B. and Tudzynski, P.:** Variations in ploidy among isolates of *Botrytis cinerea*: Implications for genetic and molecular analysis. *Current Genetics*, 25: 445-450, 1994.
- Cettul, E., Rekab, D., Locci, R. and Firrao, G.:** Population structure and host molecular interaction of *Botryotinia fuckeliana* inferred from comparative sequence analysis of dopolygalacturonase genes. *Journal of Plant Pathology*, 88: S18, 2006.
- Charabany, G. and Shtienberg, D.:** Epidemiology of *Botrytis cinerea* in Sweet Basil and implications for disease management. *Plant Disease*, 83: 554-560, 1999.
- Chardonnet, C.O., Sams, C.E., Trigiano, R.N. and Conway, W.S.:** Variability of three isolates of *Botrytis cinerea* affects the inhibitory effects of calcium on this fungus. *Phytopathology*, 90: 769-774, 2000.
- Coley-Smith, J.R.:** Sclerotia and other structure in survival. In: *The Biology of Botrytis* (Coley-Smith J.R., Verhooff K., Jarvis W.R., eds.), Academic Press, London, UK, 1980, pp. 85-114.
- Di Lena, P., Marciano, P. and Magro, P.:** Comparative investigation on morphological and physiological features of three isolates of *Botrytis cinerea*. *Phytopathologische Zeitschrift*, 100: 203-211, 1981.
- Dioloz, A., Marches, F., Fortini, D. and Brygoo, Y.:** Boty, a Long-Terminal-Repeat Retroelement in the Phytopathogenic Fungus *Botrytis cinerea*. *Applied and Environmental Microbiology*, 61:103-108, 1995.
- Droby, A. and Lichter, A.:** Post-harvest Botrytis infection: ethiology, development and Management. In: *Botrytis: Biology, Pathology and Control* (Elad Y., Williamson B. Tudzynski P., Delen N., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 2004, pp. 349-367.
- Elad, Y., Kölbl, J. and Fokkema, N.J.:** Control of infection and sporulation of *Botrytis cinerea* on bean and tomato by saprophytic bacteria and fungi. *European Journal of Plant Pathology*, 100: 315-336, 1994.
- Elad, Y., Williamson, B., Tudzynski, P. and Delen, N.:** *Botrytis* spp. and diseases they cause in agricultural systems – an introduction. In: *Botrytis: Biology, Pathology and Control*. (Elad Y., Williamson B., Tudzynski P., Delen N., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 2004, pp. 1-8.
- Faretra, F., Antonacci, E. and Pollastro, S.:** Improvement of the technique used for obtaining apothecia of *Botryotinia fuckeliana* (*Botrytis cinerea*) under controlled conditions. *Annals of Microbiology*, 38: 29-40, 1988.
- Faretra, F. and Pollastro, S.:** Genetic basis of resistance to benzimidazole and dicarboximide fungicides in *Botryotinia fuckeliana* (*Botrytis cinerea*). *Mycological Research*, 95: 943-951, 1991.
- Faretra, F. and Pollastro, S.:** Genetics of sexual compatibility and resistance to benzimidazole and dicarboximide fungicides in isolates of *Botryotinia fuckeliana* (*Botrytis cinerea*) from nine countries. *Plant Pathology*, 41: 48-57, 1993.
- Faretra, F. and Pollastro, S.:** Genetic studies of the phytopathogenic fungus *Botryotinia fuckeliana* (*Botrytis cinerea*) by analysis of ordered tetrads. *Mycological Research*, 100: 620-624, 1996.
- Fermaud, M., Martinez, F., Walker, A.S., Fournier, E., Decognet, V., Bout, A., Roudet, J. and Delmontte, F.:** Genetic structure and diversity of *Botrytis cinerea* populations in French vineyards at regional and national scales. *Book of Abstracts of XIV International Botrytis Symposium*, Cape Town, South Africa, 2007, p. 32.
- Fournier, E., Confais, J., Decognet, V., Fermaud, M., Bout, A. and Walker, A.S.:** Effect of host plants on sympatric genetic differentiations in French populations of *Botrytis cinerea*. *Book of Abstracts of XIV International Botrytis Symposium*, Cape Town, South Africa, 2007, p. 33.

- Fournier, E. and Giraud, T.:** Sympatric genetic differentiation of a generalist pathogenic fungus, *Botrytis cinerea*, on two different host plants, grapevine and bramble. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 122-132, 2008.
- Fournier, E., Giraud, T. and Brygoo, Y.:** Partition of the *Botrytis cinerea* complex in France using multiple gene genealogies. *Mycologia*, 97: 1251-1267, 2005.
- Fournier, E., Levis, C., Fortyni, D., Leroux, P., Giraud, T. and Brygoo, Y.:** Characterisation of *Bc-hcb*, the *Botrytis cinerea* homolog of *Neurospora crassa het-c* vegetative incompatibility locus and its use as a population marker. *Mycologia*, 95: 251-261, 2003.
- Giraud, T., Fortini, D., Levis, C., Leroux, P. and Brygoo, Y.:** RFLP markers show genetic recombination in *Botryotinia fuckeliana* (*Botrytis cinerea*) and transposable elements reveal two sympatric species. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 1177-1185, 1997.
- Giraud, T., Fortini, D., Levis, C., Lamarque, C., Leroux, P., Lobuglio, K. and Brygoo, Y.:** Two sibling species of the *Botrytis cinerea* complex, *transposa* and *vacuina*, are found in sympatry on numerous host plants. *Phytopathology*, 89: 967-973, 1999.
- Giraud, T., Refregier, G., Le Gac, M., De Viene, D.M. and Hood, M.E.:** Speciation in fungi. *Fungal Genetics and Biology*, 48: 791-802, 2008.
- Grindle, M.:** Phenotypic differences between natural and induced variants of *Botrytis cinerea*. *Journal of General Microbiology*, 111: 109-120, 1979.
- Groves, J.W. and Drayton, F.L.:** The perfect stage of *Botrytis cinerea*. *Mycologia*, 31: 485-489, 1939.
- Hansen, H.N. and Smith, R.E.:** The mechanism of variation in imperfect fungi: *Botrytis cinerea*. *Phytopathology*, 22: 953-964, 1932.
- Holz, G., Coertze, S. and Williamson, B.:** The ecology of *Botrytis* on plant surfaces. In: *Botrytis: Biology, Pathology and Control*. (Elad Y., Williamson B. Tudzynski P., Delen N., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 2004, pp. 29-52.
- Isenegger, D.A., Ades, P.K., Ford, R. and Taylor P.W.J.:** Status of the *Botrytis cinerea* species complex and microsatellite analysis of transposon types in South Asia and Australia. *Fungal Diversity*, 29: 17-26, 2008.
- Jarvis, W.R.:** *Botryotinia* and *Botrytis* species – taxonomy, physiology and pathogenicity. Monograph no. 15, Canada Department of Agriculture, Research Branch, Ottawa, Canada, 1977.
- Jarvis, W.R.:** Epidemiology. In: *The biology of Botrytis* (Coley-Smith J.R., Verhoeff K., Jarvis W.R., eds.), Academic Press, London, UK, 1980, pp. 219-250.
- Johnson, K.B. and Powelson, M.L.:** Analysis of spore dispersal gradients of *Botrytis cinerea* and gray mould disease gradients in snap beans. *Phytopathology*, 73: 741-746, 1983.
- Kerssies, A., Bosker-van Zessen, A.I., Wagemakers, C.A.M. and Van Kan, J.A.L.:** Variation in pathogenicity and DNA polymorphism among *Botrytis cinerea* isolates sampled inside and outside a glasshouse. *Plant Disease*, 81: 781-786, 1997.
- Leone, G.:** *In vivo* and *in vitro* phosphate-dependent polygalacturonase production by different isolates of *Botrytis cinerea*. *Mycological Research*, 94: 1039-1045, 1990.
- Leroux, P.:** Chemical control of *Botrytis* and its resistance to chemical fungicides. In: *Botrytis: Biology, Pathology and Control* (Elad Y., Williamson B. Tudzynski P., Delen N., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 2004, pp. 195-222.
- Levis, C., Fortini, D. and Brygoo, Y.:** Flipper, a mobile Fot1-like transposable element in *Botrytis cinerea*. *Molecular and General Genetics*, 254: 674-680, 1997.
- Lorbeer, J.W.:** Variation in *Botrytis* and *Botryotinia*. In: *The Biology of Botrytis* (Coley-Smith J.R., Verhoeff K., Jarvis W.R., eds.), Academic Press, London, UK, 1980.
- Lorenz, D.H.:** Untersuchungen zur morphologischen Variabilität und zur Pathogenität von *Botrytis cinerea* Pers. und *Botryotinia fuckeliana* Whedz. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz*, 90: 622-633, 1983.
- Ma, Z. and Michailides, T.J.:** Genetic Structure of *Botrytis cinerea* Populations from Different Host Plants in California. *Plant Disease*, 89: 1083-1089, 2005.
- Martinez, F., Blancard, D., Lecomte, P., Levis, C., Dubos, B., and Fermaud, M.:** Phenotypic differences between *vacuina* and *transposa* subpopulations of *Botrytis cinerea*. *European Journal of Plant Pathology*, 109: 479-488, 2003.
- Maude, R.B.:** Disease control. In: *The Biology of Botrytis* (Coley-Smith J.R., Verhoeff K., Jarvis W.R., eds.), Academic Press, London, 1980, pp. 275-308.
- McClintock, B.:** The origin and behavior of mutable loci in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 36: 344-355, 1950.
- McDonald, J.F.:** Evolution and Consequences of Transposable Elements. *Current Opinion in Genetic and Development*, 3: 855-864, 1993.
- Muñoz, G., Hinrichsen, P., Brygoo, Y. and Gigaud, T.:** Genetic characterisation of *Botrytis cinerea* populations in Chile. *Mycological Research*, 106: 596-601, 2002.
- Nair, N.G. and Nadtochei, A.:** Sclerotia of *Botrytis* as a source of primary inoculum for bunch rot of grapes in New Wales, Australia. *Journal of Phytopathology*, 119: 42-51, 1987.
- Nikolić, M., Tanović, B. and Miliwojević, J.:** Raspberry production in Serbia and some technological faults reducing yield. *Book of Abstracts of 27th Horticultural Congress & Exhibition*, Seul, Korea, 2006, p. 108.

- Rotem, J. and Aust, H.J.:** The effect of ultraviolet and solar radiation and temperature on survival of fungal propagules. *Journal of Phytopathology*, 133: 76-84, 1991.
- Salinas, J., Glandorf, D.C.M., Picavet, F.D. and Verhoeff, K.:** Effect of temperature, relative humidity and age of conidia on the incidence of spotting on gerbera flowers caused by *Botrytis cinerea*. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 95: 51-64, 1989.
- Shirane, N., Masuko, M. and Hayashi, Y.:** Nuclear behavior and division in germinating conidia of *Botrytis cinerea*. *Phytopathology*, 78: 1627-1630, 1988.
- Spotts, R.A.:** Environmental factors affecting conidial survival of five pear decay fungi. *Plant Disease*, 69: 391-392, 1985.
- Staats, M., Van Barlen, P. and Van Kan, J.A.L.:** Molecular phylogeny of the plant pathogenic genus *Botrytis* and evolution of host specificity. *Molecular Biology and Evolution*, 22: 333-336, 2005.
- Tanović, B.:** Osetljivost izolata *Botrytis cinerea* Pers. iz različitih domaćina na dikarboksimide. *Pesticidi*, 18: 223-235, 2003
- Tanović, B.:** Biološke karakteristike izolata *Botrytis cinerea* Pers. različite osetljivosti na dikarboksimide. *Pesticidi i fitomedicina*, 22(2): 137-154, 2007.
- Tanović, B., Delibašić, G. i Hrustić J.:** Biološke karakteristike izolata *Botrytis cinerea*, patogena kupine. Book of Abstracts VI Congress of Plant Protection with Symposium about Biological Control of Invasive Species, Zlatibor, Serbia, I, 2009b, pp. 73-74.
- Tanović, B., Delibašić, G., Milivojević, J. and Nikolić M.:** Characterization of *Botrytis cinerea* isolates from small fruits and grapevine in Serbia. *Archives of Biological Sciences*, 61(3): 419-429, 2009a.
- Tanović, B., Milivojević, J. and Nikolić, M.:** Biological and chemical control of *Botrytis cinerea* in strawberry cv. 'Clery'. Book of Abstracts of VI International Strawberry Symposium, Huelva, Spain, 2008a, p. 362.
- Tanović, B., Rekanović, E., Potočnik, I. and Todorović, B.:** Effectiveness of fungicides and biofungicides in the control of gray mould of raspberry in Serbia. *Proceeding IX Rubus and Ribes Symposium, Pucon, Chile – Acta horticulturae*, 777: 339-343, 2008b.
- Tanović, B., Stanisaavljević, B., Vračarević, M., Potočnik, I. i Todorović, B.:** Osetljivost *Botrytis cinerea* Pers. na fungicide različitog mehanizma delovanja. *Zbornik rezimea XII simpozijuma o zaštiti bilja i savetovanja o primeni pesticida*, Zlatibor, 2002, str. 133.
- Tanović, B.:** Struktura populacije *Botrytis cinerea*, patogena maline, mogućnost suzbijanja i procena rizika razvoja rezistentnosti na fungicide. *Doktorska disertacija*. Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet, Beograd, 2010.
- Tanović, B., Ivanović, M., Tanasković, S. i Vrbničanin, S.:** Zaštita sitnog voća. *Zbornik rezimea radova X savetovanja o zaštiti bilja*, Zlatibor, 2010, str. 18-20.
- Tanović, B. and Ivanović, M.:** Characterisation of *Botrytis cinerea* in Raspberry in Serbia. *Book of Abstracts of XV International Botrytis Symposium*, Cadiz, Spain, 2010, p. 47.
- Taylor, J.W., Jacobson, D.J., Kroken, S., Kasuga, T., Geiser, D.M., Hibbett, D.S. and Fisher, M.C.:** Phylogenetic species recognition and species concept in fungi. *Fungal Genetics and Biology*, 31: 21-32, 2000.
- Topalovec-Pintarić, S., Miličević, T. and Cvjetković, B.:** Genetic diversity and dynamic of pyrimethanil-resistant phenotype in population of *Botrytis cinerea* Pers.: Fr. In one wine-growing area in Croatia. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 111: 451-460, 2004.
- Váczy, K.Z., Sándor, E., Karaffa, L., Fekete, E., Fekete, E., Arnyasi, M., Czeglédi L., Kövics, G.J., Druzhinina, I.S. and Kubicek, C.P.:** Sexual recombination in the *Botrytis cinerea* populations in Hungarian vineyards. *Phytopathology*, 98: 1312-1319, 2008.
- Váczy, K.Z.:** Examination of *Botrytis cinerea* populations in the Eger wine region. *Egetemi doktori (PhD)*. Debreceni Egietem Juhasz Nagy Pal Doktori Iskola, Debrecen, Hungary, 2009.
- Van der Vlugt-Bergmans, C.J.B.:** Genetic variation and pathogenicity of *Botrytis cinerea*. *Proefschrift Wageningen*. Met lit. opg. Met samenvatting in het, *Nederlands*, 1996.
- Verhoeff, K.:** Spotting of tomato fruits caused by *Botrytis cinerea*. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 76: 219-226, 1970.
- Walter, M., Boyd-Wilson, K.S.H., Perry, J.H., Elmer, P.A.G. and Frampton, C.M.:** Survival of *Botrytis cinerea* on kiwifruit. *Plant Pathology*, 48: 823-829, 1999.
- Williamson, B., Tudzynski, B., Tudzynski, P. and Van Kan, I.:** *Botrytis cinerea*: the cause of grey mould disease. *Molecular Plant Pathology*, 8: 561-580, 2007.
- Yourman, L.F., Jeffers, S.N. and Dean, R.A.:** Phenotype instability in *Botrytis cinerea* in the absence of benzimidazole and dicarboximide fungicides. *Phytopathology*, 91: 307-315, 2001.
- Yunis, H. and Elad, Y.:** Survival of *Botrytis cinerea* in plants during summer in Israel. *Phytoparasitica*, 17: 13-21, 1989.

The Genus *Botrytis* and *Botrytis cinerea* Species: Pathogenic, Morphological and Epidemiological Characteristics

SUMMARY

Species of the genus *Botrytis* occur wherever their hosts are grown, ranging from cold areas of Alaska to warm and dry areas in Israel. They have a necrotrophic life style which is often associated with phenology of the host plant. The genus comprises 22 species, most of which have a narrow host range. Polifagous species *Botrytis cinerea*, a causal agent of grey mould disease, is the most important and the most extensively studied representative of this genus. More than 350 papers related to all aspects of the research of this necrotrophic pathogen are published each year.

In this paper up-to-date knowledge about pathogenic, morphological and epidemic characteristics of the genus *Botrytis* and, particularly, species *B. cinerea* are summarized. Symptoms caused by *B. cinerea* on various plant species and various plant parts are shown. Morphological and genetic variability of the species is described. The possible mechanisms of variability, as well as the attempts to divide the species into Group I (*B. „pseudocinerea“*) and Group II (*B. cinerea „sensu-stricto“*) are pointed out.

Keywords: Grey mould; Transposons; *B. „pseudocinerea“*; *B. cinerea „sensu-stricto“*