

## Biology and Epidemiology of Apple Scab

---

Željko JURJEVIĆ

Bogdan CVJETKOVIĆ

Tihomir MILIČEVIĆ

### SUMMARY

---

There are several types of fungi that are pathogenic to apples. The most important in Croatia is *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter which causes the disease apple scab. Losses caused by *V. Inaequalis* is greater than all other damage together, including other fungi and pests.

These losses include: (1) shrinking leaf surface, (2) weakening trees growth, (3) decrease in yield, (4) decrease in fruit quality and (5) increase cost of protection

Infected leaf edges have poor assimilation due to an increase in transpiration by damaged cuticles. Loss of water from transpiration is more prevalent during the summer in arid conditions. Leaves that contain over 50% surface infection gradually begin to yellow and fall off during vegetation. For all these reasons, nutritive value is weakened, which influences crop yield and tree growth. Damage to the fruit itself is most significant, sometimes causing them to fall off and loss in yield can be between 56% - 74%. (Cvjetković et al. 1989, Jones and Aldwinle 1991).

### KEY WORDS

---

apple scab, *Venturia inaequalis*

Department of Plant Pathology  
Faculty of Agriculture University of Zagreb  
Svetošimunska 25, 10000 Zagreb, Croatia

Received: March 1, 2001

## Biologija i epidemiologija mikrogljive *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter

---

Željko JURJEVIĆ

Bogdan CVJETKOVIĆ

Tihomir MILIČEVIĆ

### SAŽETAK

---

Na jabukama dolazi više patogenih mikrogljiva, od kojih je najznačajnija u našem podneblju *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter (anamorf *Spilosea pomi* Fr. sin. *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuckel). Mikrogljiva izaziva bolest koju nazivamo krastavost plodova i mrljavost lista jabuka.

Gubici od *V. inaequalis* premašuju sve ostale štete izazvane bolestima ili štetnicima na jabukama. Gubitci se očituju u: (1) smanjenju lisne površine, (2) slabljenju bujnosti stabla, (3) smanjenju uroda, (4) smanjenju kakvoće plodova i (5) povećanju troškova zaštite

Zaraženo lišće s obzirom na oštećeni asimilacijski aparat slabije asimilira. Zbog oštećene kutikule lista dolazi do povećanja transpiracije. Gubitak vode zbog povećane transpiracije naročito dolazi do izražaja u ljetnim mjesecima s malo oborina. Lišće kome je zahvaćeno više od 50% površine, postepeno žuti i otpada tijekom vegetacije. Zbog svega toga, ishrana biljke je slabija što se očituje na urodima, i utječe na bujnost stabala.

Ipak štete na plodovima su od najvećeg značaja. Dio zaraženih plodova otpada, pa su urodi manji od 56% do 74% (Cvjetković i sur. 1989.). Štete u kišnim godinama mogu biti i do 70% (Jones i Aldwinle 1991.).

### KLJUČNE RIJEČI

---

*Venturia inaequalis*, jabuka

Zavod za fitopatologiju  
Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu  
Svetošimunska 25, 10 000 Zagreb, Hrvatska  
Primljeno: 1. ožujka 2001.

## UZROČNIK

*Venturia inaequalis* je vjerojatno europskog porijekla. Spominje se u hortikulturalnoj literaturi već od 1850 - 1960 god. Naziv krastavost jabuka je potpuno prihvatljiv, međutim on ne definira pojam simptoma na listovima. Međutim, pjege imaju strogo definiran rub, što kod listova jabuka zaraženih s *V. inaequalis* nije slučaj. Ovdje se radi o jednom difuznom prelazu zaraženog dijela na zdravi dio lista pa više podsjeća na mrlju nedefiniranog ruba. Stoga bolest i nazivamo "krastavost plodova i mrljavost listova".

Iako se radi o staroj bolesti, uzročnik je opisan tek 1819 god. pod nazivom *Spilocea pomi* Fr ex Fr od Friesa u Švedskoj. Osim tog naziva, često se koristi i sinonim *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuckel. Savršeni stadij otkriven je mnogo kasnije i danas se koristi naziv *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint.

## SIMPTOMI

Najizrazitiji simptomi javljaju se na lišću i plodovima, a ponekad na granama starim jednu do tri godine. Peteljke, prašnici i latice cvjetova također pokazuju simptome.

### Na lišću

Mladi i nježni listovi stari 3 - 4 dana osjetljiviji su na infekciju nego stariji. Svjetlosmeđe do svjetlozelene mrlje, koje s vremenom postaju sive do crne boje, pojavljuju se na licu i naličju lišća. Mikrogljiva raste ispod kutikule u više ili manje zdravom tkivu, ne stvarajući oštre granice, pa je zbog toga definiramo kao mrlju. U ranom stadiju na naličju se javlja klorotički efekt koji je vidljiv kada se list pogleda pod svjetlom. Simptomi koji se javljaju na osjetljivim vrstama, slični su po izgledu. Oštećenja uvijek potamne, dok kod otpornijih kultivara oštećenja su svijetlo obojena i klorotična, ponekad s crvenkasto smeđim mrljama. Kako zaraza lišća traje dugo, mrlja s vremenom postaje sve veća, a katkada rezultira izbočinama u oštećenoj zoni, koje su s druge strane udubljene. Neke mrlje mogu rezultirati pojavom uvijanja dijela plojke i mogu uzrokovati prijevremeno sušenje i opadanje listova. Pojava mrljavosti na peteljka lista slična je pojavi mrljavosti na listu. Pjege su izdužene i tamnije od onih na plojci. Bilo je slučajeva, (Borinci 1975.) kada je došlo do otpadanja listova zbog zaraze na peteljka.

### Na cvijetu

Cvjetovi su napadnuti samo u pojedinim godinama kada su prilike za infekciju i razvoj bolesti u periodu cvatnje povoljne. Simptomi se javljaju na laticama, lapovima i cvjetištu. Na laticama nastaju maslinasto zelene prevlake, a one se ubrzo osuše. Na lapovima i cvjetištu nastaju također maslinastozelene mrlje.

### Na plodu

Simptomi na plodu variraju ovisno o sorti i vremenu infekcije, a vjerojatno i o patotipu mikrogljive. Kod nekih sorata zaraza s lapova prelazi na cvjetišta (Idared), a zatim na plod. Pjege mogu biti pojedinačne, razasute po plodu ili zahvaćati veći dio ploda čineći veće oštećenje. Boja pjege je u početku maslinasto zelena, ali s vremenom dolazi do promjene boje. Unutarnji dio stare pjege je svjetlosmeđi s nešto tamnijim rubom. Ako je do zaraze došlo rano, u doba intenzivnog porasta, može doći do plićih ili dubljih pukotina u kori i mesu, a pokožica ne može slijediti taj rast jer je odumrla. Takvi plodovi nemaju karakterističan oblik, deformirani su, jer rastu samo na nezaraženoj strani. To je tipičan simptom krastavosti plodova. Zaraženi plodovi u ranoj fazi mogu otpasti. Međutim, ako ostanu na stablu, a raspucali su, na to se mjesto naseljavaju saprofiti ili paraziti rana (*Monilinia*, *Botrytis* i dr.) te plodovi trunu. Ispod mrlja na plodu se formira plutasti sloj koji sprečava prodor mikrogljive u duboke slojeve. Zaraženi dio ne transpirira. Pjege na peteljka ploda (*G. Delicious*) su iste ili slične pjegama na peteljka lista.

### Na granama

Infekcija grana ustanovljena je samo u nekim zemljama i to samo na nekim sortama. Oštećenja se pojavljuju u obliku malih, rastućih, crvenkastosmeđih prištića uglavnom na mladim izbojcima, ali također i na granama starim od jedne do tri godine. U proljeće prištićima puca gornji sloj, te nastaju "rak ranice" gdje se može vidjeti maslinasto-zelena do crna nagomilana masa spora.

## SAPROFITSKA FAZA ILI PRIMARNI CIKLUS

Tijekom zime postupno dolazi do formiranja primordia pseudotecija. U proljeće dolazi do pojave prvih pseudotecija koji imaju izgled malih crnih kuglica, položenih u oštećenom tkivu lišća. Pseudoteciji se počinju formirati 30 dana poslije opadanja lišća. Uglavnom se razvijaju u rujnu, listopadu i studenom. Formiranje plodnih tijela je bolje kada se izmjenjuje vlažni sa suhim periodom, nego ako je list stalno vlažan. Plodna tijela su vidljiva pomoću binokularne lupe. Svaki pseudoperitecij sadržava 100 - 150 askusa, s 8 askospora, što iznosi 800 - 1200 askospora po plodnom tijelu. Na jednom srednje zaraženom listu može biti stvoreno i do 2000 pseudotecija što iznosi 2 000 000 askospora. Askospore su odgovorne za prvu ili primarnu infekciju u proljeće.

## SAZRIJEVANJE I OSLOBAĐANJE ASKOSPORA

### Sazrijevanje askospora

Askospore *V. inaequalis* se smatraju zrelim kada su u potpunosti formirane i kada mogu biti izbačene

iz askusa. Boja zrelih askospora je prozirno maslinasto zelena s jantarno-žutim rubom. Svih osam askospora u askusu sazrijeva istovremeno, ali vrijeme sazrijevanja pojedinih askusa unutar pseudotecija varira.

U četverogodišnjim istraživanjima (1992-1995) je ustanovljeno da su pseudoperiteciji s askosporama u Sjeverozapadnoj Hrvatskoj zreli oko 20 ožujka (plus minus 5 dana), odnosno da se nakon prve kiše mogu očekivati prve infekcije (Jurjević, 1996., Jurjević i Cvjetković 1998.). Sorta i vrijeme opadanja listova ne utječu bitno na datum sazrijevanja pseudotecija (Brook 1968., Gadoury i MacHardy 1982a., 1982b., Hirst i Stedman 1962.b) i askospora (James i Sutton 1982.).

#### Utjecaj temperature i vlage na razvoj pseudotecija *V. inaequalis*

Kod dugotrajne visoke vlažnosti i visoke temperature dolazi do razvoja saprofitskih organizama na otpalom lišću, što utjece na razvoj pseudotecija (Wilson 1928.). Bez dostatne vlage prestaje razvoj plodnih tijela *V. inaequalis* (James i Sutton 1982.). Za početak stvaranja pseudotecija je neophodna niska temperatura i visoka vlažnost (O'Leary i Sutton 1986.). No mnogi nezreli pseudoteciji izloženi temperaturama ispod optimalne i vlažnim uvjetima nikada nisu dozreli (Jurjević 1996., O'Leary i Sutton 1986.). Broj pseudotecija nastao po jedinici površine lista je obrnuto proporcijalan s temperaturom od 4 do 20°C. Porast promjera pseudotecija je najbrži na 10°C, a sve sporiji od 15 do 20°C. Broj askusa po pseudoteciju se smanjuje za oko 6 za svaki povećani stupanj °C u periodu inkubacije (Gadoury i MacHardy 1982a.). A nakon što su prve askospore dozrele temperatura nema značajnijeg utjecaja na stvaranje askusa (Gadoury et al. 1984.).

#### Oslobađanje askospora.

Dva sata nakon prestanka kiše oslobodi se oko 40% askospora (Hirst i Stedman 1962a.1962b.). Iako su oborine neophodne za početak oslobađanja askospora, nastavak kišenja nije nužan za nastavak oslobađanja. Dok traje kiša u većini slučajeva (> 90%) askospore ostaju zatvorene u askusu 6<sup>h</sup> od početka kiše (MacHardy i Gadoury 1986.). Askospore sazrijevaju u pseudoperitecijima dok su listovi suhi. Nakon što se listovi na tlu navlaže, gotovo sve ili sve spore se oslobađaju. Samo manji broj askospora se oslobađa ako do vlaženja listova dođe u tami (Brook 1966., 1968.) ili ako do njega dođe nakon perioda od nekoliko sati kada su listovi bili suhi ili hladni. Manji broj askusa može izbiti iz pseudotecija u posljednjoj fazi sušenja lista i tako ostati, a da se iz njih ne oslobode askospore. Kasnije pucanje stijenke askusa i širenje askospora vjetrom tijekom dana, mogao bi biti odgovor za povremeno "oslobađanje pri lijepom vremenu" (Miller i Waggoner 1958.). Sazrijevanje

askospora je zastalo u danima s manje od 0,25 mm kiše ili manje od 12 sati vlažnosti lista (James i Sutton 1982.). Tjekom noći do izlaska sunca (4<sup>h</sup>) oslobađa se >10% ukupnog inokuluma askospora. Najviše askospora, oko 80% se oslobodi između 7<sup>h</sup> i 18<sup>h</sup>. Izvan ovog perioda uhvaćeno je svega 2 - 3% askospora. Ako kiša počne padati nakon 16<sup>h</sup> vrijeme oslobađanja askospora računa se od 7<sup>h</sup> narednog dana (MacHardy i Gadoury 1986.). Na osnovi tih saznanja, predložen je dopunjeni sistem računanja perioda inkubacije krastavosti jabuka odnosno revizija Millsove inkubacione krivulje (Mills 1944.). Ako kiša počne padati danju (7 - 18<sup>h</sup>), period vlaženja se računa od početka kiše. Ako kiša počne padati noću (18 - 7<sup>h</sup>), period vlaženja se počinje računati tek od 7<sup>h</sup> narednog dana. U periodu od 18<sup>h</sup> do 7<sup>h</sup> "uhvatili" svega 4% askospora, odnosno 3% od svih oštećenja koja su se razvila na kultivaru MacIntosh može pripisati noćnom oslobađanju spora (MacHardy i Gadoury 1989.). Pri temperaturama od 14 do 24°C Millsova inkubaciona krivulja pokazuje da askospore trebaju 3<sup>h</sup> više nego konidije za infekciju listnog tkiva, no laboratorijski rezultat pokazuje obratno, da je potrebno 2,9<sup>h</sup> kraće vrijeme za infekciju s askosporama nego s konidijama (MacHardy i Gadoury 1989.). Pri temperaturama od 2 do 8°C je potrebno od 35<sup>h</sup> do 13<sup>h</sup> da bi došlo do infekcija bilo askosporama ili konidijama (Stensvand i sur. 1997.) što je u mnogome kraće nego što predviđa Millsova inkubaciona krivulja. Askospore se počinju masovno oslobađati neposredno nakon izlaska sunca, da bi dosegle maksimum nakon 3 - 6<sup>h</sup> (MacHardy 1995.). Minimalan intenzitet svjetla od 0.5 mW/cm<sup>2</sup>, a 725 nm je neophodan za početak oslobađanja askospora (Gadoury i sur. 1998.). Na osnovi ranijih istraživanja više autora (MacHardy i Gadoury 1989., Stensvand 1997.) stvorena je "Dopunjena Millsova krivulja" prikazana na tablici I. Ovako dopunjenu tablicu treba provjeriti u našem klimatu prije uvođenja u prognoznu službu.

#### Sekundarni ciklus

Konidije uzrokuju sekundarnu infekciju. One mogu biti raznesene kišom, ili su ponekad odvojene vjetrom i šire se dalje u voćnjaku. Širenje bolesti uz pomoć konidija odvija se kontinuirano i u intervalima ovisno od uvjeta potrebnih za infekciju. Konidije se na zaraženim listovima stvaraju prije nego inficirana mjesta budu makroskopski vidljiva. Vlaga i temperatura, stvaraju uvjete koji su povoljni za stvaranje konidija (60 - 100 % RH i 1 - 28 °C, a optimum je 90% RH i 16 - 22 °C). Kiša nije neophodna za formiranje konidija. Kada lezija nekrotizira, sporulacija u centru rane je u opadanju. Neovisno od sorte ili broja lezija po biljci, produkcija konidija prestaje nakon 30 - 36 dana, a lezije postaju nekrotične. Za vrijeme intenzivnog rasta postoji mogućnost velikog broja sekundarnih infekcija, što ovisi o temperaturama, vlazi, svjetlu itd. Svaka lezija proizvodi tisuće (50.000 - 100.000) konidija, iz čega

je vidljivo da širenje bolesti u najvećoj mjeri ovisi od okoline. Sekundarne infekcije na plodovima mogu se dogoditi u kasno ljeto, ali se simptomi razvijaju nakon jedan do dva mjeseca. Lišće se obično zadržava 1,5 - 3 mjeseca nakon berbe, naročito kod ranih sorata i u mnogim voćnjacima rosa ga održava vlažnim dovoljno dugo da bi došlo do novih sekundarnih infekcija. Tako kasnija infekcija bez obzira na prijašnju zaštitu ima važnu ulogu za formiranje pseudotecija iduće godine za stvaranje primarne zaraze.

### Klijanje i preživljavanje konidija

Tablica 1. Dopunjena Millsova inkubaciona krivulja: Minimalni broj sati vlažnosti lista\* neophodan za inficiranje listova jabuka s askosporama i konidijama *Venturia inaequalis*.

Table 1. Revision of Mill's criteria: Minimum number of hours of leaf wetness required\* for infection of apple leaves by ascospores and conidia of *Venturia inaequalis*

Temp. (°C)	Askospore Ascospore	Konidije Conidia
1	40.5	37.4
2	34.7	33.6
3	29.6	30.0
4	27.8	26.6
5	21.2	23.4
6	18.0	20.5
7	15.4	17.8
8	13.4	15.2
9	12.2	12.6
10	11.0	10.0
11	9.0	9.5
12	8.3	9.3
13	8.0	9.2
14	7.0	9.2
15	7.0	9.2
16	6.1	9.0
17	6.0	8.8
18	6.0	8.5
19	6.0	8.2
20	6.0	7.9
21	6.0	7.8
22	6.0	7.8
23	6.0	8.3
24	8.0	9.3
25	8.0	11.1
26	11.3	14.0

\* Temperature i vremena od 1 do 8°C (Stensvand 1997.). Vrijeme za 9°C - kombinacija rezultata Stensvanda za 8°C (Stensvand 1997.) i MacHardija i Gadourija (MacHardy i Gadoury 1989.) za 10°C. Vremena i temperature od 10 do 26°C (MacHardy i Gadoury 1989.).

Nakon što se konidija oslobodi od konidiofora, klijanje i penetracija ovisi o temperaturi i procesu vlaženja. Klijanje se odvija u prisutnosti slobodne vode i temperature od 1°C do 32°C, sa 19°C kao

optimumom (Borić 1985., Heuberger i sur. 1963., Louw 1948.). Period neophodan za infekciju s konidijama je dulji za 2 - 3 sata od vremena kojeg je naveo Mills za askospore (Roosje 1955.). Djelomično prokljivala konidija može preživjeti sušni period od 4 - 12,5<sup>h</sup> između dva perioda vlaženja. Suhi period od 10 - 15,5 sati između dva perioda vlaženja reducira broj konidija na 15 - 49% od broja koji je nastao kontinuiranim vlaženjem (Roosje 1955.). Konidija mora biti vlažnom najmanje jedan sat duže od askospora da bi mogla nastupiti infekcija (Moore 1958.). Dok su prokljivale konidije vrlo osjetljive na isušivanje. Suhi period na neprokljivale konidije od 24<sup>h</sup> nema nikakva utjecaja, odnosno jedva zamjetnog nakon 96<sup>h</sup>. Suhe konidije imaju sposobnost preživljavanja od 6 do 10 tjedana (Wiesmann 1930.). Vijabilitet prokljivanih konidija je smanjen tijekom suhog perioda između 30-50% nakon 96<sup>h</sup> (Becker 1994.). Period vlaženja duži od 18<sup>h</sup> je lošiji za infekciju nego kraći od 18<sup>h</sup> (Moore 1964.).

Korištenjem jednog od uređaja koji registrira vlagu i temperaturu u voćnjaku je od velike važnosti za određivanje pravovremenog roka zaštite. Usporedbom podataka s aparata (vlaga, temperatura) s rezultatima navedenim u tablici, određujemo moment zaštite ovisno o veličini voćnjaka, kapacitetu strojeva (prskalice, raspršivači).

### MJERE ZAŠTITE

Ispiranjem askospora s prezimjelog lista jabuka u vodi i njihovo očitavanje pomoću citometra može se vrlo precizno odrediti tjedna ili dnevna količina infektivnog potencijala. Prethodno se askospore mogu koncentrirati uz pomoć centrifuge. Količina askospora odgovara, količini oslobođenih (uhvaćenih) askospora u voćnjaku (Kollar 1998.). Koristeći binokularnu lupu (za detekciju pseudotecija) i mikroskop (za ocjenu zrelosti askusa s askosporama) može se vrlo uspješno i brzo pratiti dinamika sazrijevanja askospora (Cvjetković i Mikec 1992., Jurjević 1996.). Sigurno najispravniji put je sadnja relativno tolerantnih kultivara Freedom, Liberty, Macfree, Nova Easygro, Prima, Priscilla, Reanda, Rebella, Redfree, Regine, Reglindis, Renora, Resi, Retina.

Od nabrojanih, neki se nalaze i na našem tržištu. Obaranje listova prskanjem u jesen nakon berbe doprinosi smanjenju infektivnog potencijala (Cvjetković i Špoljarić 1980.), ali ipak se proljetna prskanja moraju provoditi. U današnjem sortimentu, neophodno je provoditi zaštitu fungicidima. Suzbijanje se provodi na osnovi saznanja o momentu oslobađanja askospora i ostalih parametara (oborina, perioda vlaženja lista, temperatura). Da bi došlo do infekcije, uz spomenute parametre, moraju biti i otvoreni pupovi, na kojima će se realizirati zaraza. Za prva prskanja najčešće se koriste fungicidi na osnovi bakra (Champion, Champ F2, Nordox super, Kocide, Cuprablau Z) koristeći najviše koncentracije

u vrijeme mirovanja voćke. Koncentracije treba postupno smanjivati čim vegetacija krene, do pojave roza pupa. Od te faze, više se ne smiju koristiti sredstva na osnovi bakra. Danas na tržištu Hrvatske ima velik broj fungicida koji suzbijaju *V. inaequalis* i to: Antracol BT-71,25, Antracol WP 70, Chromoneb S-70, Anvil 5 SC, Baycor WP 25, Captan 50, Captan WP-50, Captan 4-F, Merpan, Chorus 75, Clarinet, Delan 500, 700, 750, Dithane M-45, M-70, Pinozeb M-45, Dodin S-65, Chromodin S-65, Syllit 65 WP, Euparen Multi, Folicur E, Folicur Multi, Folicur WP 25, Folpan WDG, Folpan WP, Meteor WP, Polyram DF, Punch 10 EW, Radocineb, Rubigan EC, Saprool N, Score 250, Sumiosam, Sumpor, Systhane 6 Flo, 12 E, Systhane MZ, Topas 100, Topas C, Trifmine, Vectra, Zato 50.

## LITERATURA

- Becker C.M., Burr, T.J. 1994. Discontinuous wetting and survival of conidia of *Venturia inaequalis* on apple leaves. *Phytopathology* 84: 372-378.
- Borić, B. 1985.: Utjecaj visokih temperatura na klijavost konidija *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter. *Zaštita bilja* 172: 143-148
- Brook, P.J. 1966.: Ascospore production season of *Venturia inaequalis* (Cke) Wint; The apple black spot fungus. *Ibid.* 9: 1064-1069
- Brook, P.J. 1968.: Effects of light, temperature and moisture on release of ascospores by *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.
- Cvjetković B., 1988: Novosti u biologiji i prognozi gljive *V. inaequalis* (Cooke) Winter. *Zbornik radova Jug.savj. o primjeni pesticida sv. 9*; 229-238
- Cvjetković B., Špoljarić J. 1980: Utjecaj kasnog jesenskog prskanja ureom na formiranje peritecija gljive *V. inaequalis*. *Agronomski glasnik* 3/4; 133-136
- Cvjetković, B. i Mikec, I. 1992.: Maturation of ascospores of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. in leaves of some apple cultivars. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 27 (1-4), pp. 189-196
- Cvjetković, B. Vrabl, S. i Dulić, K. 1989.: Ekonomski aspekti zaštite jabuka, *Jug. sav. o primjeni pesticida, Zbornik radova Sv. 11*, 21-29
- Gadoury, D.M. and MacHardy, W.E. 1982a. Effects of temperature on the development of pseudothecia of *Venturia inaequalis*. *Plant disease* 66: 464-468
- Gadoury, D.M. and MacHardy, W.E. 1982b. Preparation and interpretation of squash mounts of pseudothecia of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72, 92-95
- Gadoury, D.M., MacHardy, W.E., and Hu, C. 1984.: Effect of temperature during ascus formation and frequency of ascospore discharge on pseudothecial development of *Venturia inaequalis* *Plant Disease* 68: 223-225
- Gadoury, D.M., Stensvand A., and Seem R.C. 1998.: Influence of light, relative humidity and maturity of populations on discharge of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 88: 902-909
- Heuberger, J.W., Bates, J.D., and Jonea, R.K. 1963.: Apple scab. IV. Effect of temperature and relative humidity on the viability of conidia of *Venturia inaequalis*. *Plant Disease Rep.* 47: 826-830
- Hirst, J.M. and Stedman, O.J. 1962a. The epidemiology of apple scab (*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.). II - Observations on the liberation of ascospores. *Ann. Appl. Biol.* 50: 525-550
- Hirst, J.M. and Stedman, O.J. 1962b. The epidemiology of apple scab (*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.). III - The supply of ascospores. *Ann. Appl. Biol.* 50: 551-567
- James, J.R., and Sutton, T.B. 1982.: Environmental factors influencing pseudothecial development and ascospore maturation of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72: 1073-1080.
- Jones, A.L. and Aldwinckle, H.S. 1991.: *Compendium of Apple and Pear Diseases*. APS Press
- Jurjević Ž. Cvjetković B. 1998. Maturation and discharge of ascospores of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. in Croatia. *Phytopathology*, Vol. 88, No. 9, S45.
- Jurjević. Ž. 1996. Prilog poznavanju biologije i suzbijanja gljive *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter. *Magistarski rad. Agronomski fakultet. Zagreb.*
- Kollar A. 1998. A simple method to forecast the ascospores discharge of *Venturia inaequalis*. *Zeitschrift fur pflanzenkrankheiten und pflanzenschutz. Journal of plant disease and protection.* 105: 489-495.
- Louw, A.J. 1948.: The germination and longevity of spores of the apple scab fungus *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. *Union of South Africa. Dept. of Agr. Sci. Bull.* 285: 1-9
- MacHardy, W.E. 1995. *Apple Scab: Biology, Epidemiology, and Management*. American Phytopathological Society, St. Paul. MN.
- MacHardy, W.E. and Gadoury, D.M. 1986.: Patterns of ascospore discharge by *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 76: 985-990
- MacHardy, W.E. and Gadoury, D.M. 1989.: A revision of Mills criteria for predicting apple scab infection periods. *Phytopathology* 79.: 304-310
- Miller, P.M. and Waggoner, P.E. 1958.: Dissemination of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 48: 416-419
- Mills, W.D. 1944. Efficient use of sulfur dusts and sprays during rain to control appl scab. *Cornell Ext. Bull.* 630. 4 pp.
- Moore, M.H. 1958.: The release of ascospore of apple scab by dew. *Plant Pathology* 7: 4-5
- Moore, M.H. 1964.: Glasshouse experiments in apple scab. I. Foliage infection in relation to wet and dry periods. *Ann. Appl. Biol.* 53: 423-435
- O'Leary, A.L. and Sutton, T.B. 1986.: The influence of temperature and moisture on the quantitative production of pseudothecia of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 76: 199-204
- Rooij, G.S. 1955: *Laboratoriumonderzoek over de biologie en de betrijding van Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. *Meded. Dir. Tuinb.* 18: 139-151

Stensvand A., Amundsen T., Semb L., Gadury D.M., Seem R.C. 1998. Discharge and dissemination of ascospores by *Venturia inaequalis* during dew. *Plant disease* 82: 761-764.

Stensvand A., Gadury D.M., Amundsen T., Semb L., Seem R.C. 1997. Ascospore release and infection of apple leaves by conidia and ascospores of *Venturia inaequalis* at low temperatures. *Phytopathology* 87: 1046-1053.

Wiesmann, Robert. 1930.: Uber schorfbefall der lagerapfel. (On the scab susceptibility of stored apples). *Sweitz. Z. Obst-u. Weinab.* 39: 517-522

Wilson, E.E. 1928.: Studies of the ascigerous stage of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. in relation to certain factors of the environment. *Phytopathology* 18: 375-418

---

acs66\_11