

ARTYKUŁ PRZEGLĄDOWY

Prognozowanie parcha jabłoni i ocena zagrożenia chorobowego na podstawie wskazań wybranych modeli

Forecasting apple scab and assessment of disease risk based on indications of selected models

Sylwester Masny* , Piotr Sobiczewski 

Streszczenie

W pracy przedstawiono przegląd najważniejszych osiągnięć badawczych w zakresie sygnalizacji zagrożenia upraw jabłoni przez parcha jabłoni – najbardziej szkodliwej choroby tego gatunku. Pierwsze kryteria pozwalające wyznaczyć warunki i termin infekcji liści przez *Venturia inaequalis* opracowano w Stanach Zjednoczonych. Kryteria te były następnie weryfikowane i udoskonalane dla najważniejszych regionów uprawy jabłoni na świecie. Opracowano różne systemy i modele prognostyczne, których wskazania są pomocne w podejmowaniu decyzji dotyczących prowadzenia ochrony jabłoni przed parchem. Uzyskiwane dane nie zawsze jednak dokładnie wskazują potencjalne zagrożenie i dlatego konieczne jest sprawdzenie przydatności modeli w konkretnych warunkach, a w razie konieczności i możliwości – ich udoskonalenie. Z punktu widzenia praktyki sadowniczej zasadnicze znaczenie ma ustalenie terminów rozpoczęcia i zakończenia wysiewów zarodników workowych sprawcy choroby, określenie okresów krytycznych oraz terminowe wykonanie zabiegów ochronnych. Na uwagę zasługuje włoski model A-scab, którego niektóre parametry należy skalibrować uwzględniając przydatność w polskich warunkach.

Słowa kluczowe: *Venturia inaequalis*, modele prognostyczne, wysiewy askospor, ryzyko infekcji

Abstract

The paper presents a review of the most important research achievements in the field of signaling the threat of apple scab – the most dangerous disease of apple trees. The first criteria for determining the conditions and timing of leaf infection by *Venturia inaequalis* were developed in the United States. These criteria were then verified and improved for the most important apple growing regions in the world. Various systems and prognostic models have been developed, the indications of which are helpful in making decisions regarding the protection of apple trees against scab. However, the data obtained does not always accurately indicate the potential threat, and therefore it is necessary to check the suitability of the models in specific conditions, and if necessary and possible – to improve them. From the point of view of fruit-growing practice, it is essential to set the dates for the start and end of release of ascospores of the disease causing agent, to define infection risk and to perform protective treatments on time. Noteworthy is the Italian model A-scab, some parameters of which should be calibrated taking into account its usefulness in Polish conditions.

Key words: *Venturia inaequalis*, forecasting models, ascospore release, infection risk

Wstęp / Introduction

Parca jabłoni, powodowany przez grzyb *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter, jest jedną z najgroźniejszych chorób jabłoni uprawianych w strefie klimatu umiarkowanego. Występuje corocznie powodując objawy, najczęściej na liściach i owocach. W wyniku infekcji, na porażonych organach pojawiają się oliwkowozielone, później brunatniejące, okrągławe plamy, które z czasem mogą pokrywać ich znaczną część. Szacuje się, że w latach z częstymi opadami w okresie wiosennym straty plonów spowodowane przez parca jabłoni na drzewach podatnych odmian osiągają średnio 25%, a niekiedy mogą nawet przekraczać 50%. Straty są głównie wynikiem porażenia owoców, a przy silnym porażeniu liści dochodzi również do ograniczenia produkcji asymilatów. Często prowadzi to do wcześniejszej defoliacji drzew skutkującej osłabieniem ich kondycji i zwiększoną wrażliwością na mróz.

Źródłem pierwotnych infekcji jabłoni są zarodniki workowe (askospory) patogena rozwijające się w pseudotecjach na opadłych w ubiegłym sezonie wegetacyjnym liściach, a źródłem infekcji wtórnych – zarodniki konidialne (konidia) powstające na trzonkach konidialnych tworzących się w obrębie plam powstających w następstwie infekcji pierwotnych. Pierwsze kryteria pozwalające wyznaczyć warunki i termin infekcji liści przez *V. inaequalis*, przedstawione w postaci wykresu i schematu, opracowano w Stanach Zjednoczonych. Kryteria te były następnie weryfikowane i udoskonalane dla różnych rejonów uprawy jabłoni na świecie. Obok ustalonych parametrów bardzo ważne jest monitorowanie źródła infekcji pierwotnych i wtórnych, występowania i nasilenia objawów chorobowych oraz rozwoju organów jabłoni w okresach związanych z infekcjami. Z punktu widzenia praktyki sadowniczej zasadnicze znaczenie ma ustalenie terminów rozpoczęcia i zakończenia wysiewów askospor oraz terminowe wykonywanie zabiegów ochronnych. W celu określenia zagrożenia chorobowego opracowano różne systemy i modele prognostyczne, których wskazania są pomocne w podejmowaniu decyzji dotyczących prowadzenia ochrony jabłoni przed parchem. Jednak uzyskiwane dane nie zawsze dokładnie wskazują zagrożenie i dlatego konieczne jest sprawdzenie ich przydatności w konkretnych warunkach, a w razie konieczności i możliwości – udoskonalenie.

Badania nad parchem jabłoni prowadzone są od ponad 200 lat w licznych ośrodkach naukowych na świecie (Borecki 1962; MacHardy 1996; Creemers i van Laer 2006; Meszka 2015). Pierwsze doniesienie zawierające opis stadium niedoskonałego (*Spilocaea pomi* Fr.) sprawcy parcha, opublikowane przez Friesa, ukazało się w Szwecji na początku XIX wieku (za Clinton 1901). Późniejsze badania, m.in. Aderholda w Niemczech, pozwoliły na wyodrębnienie wśród grzybów rodzaju *Venturia*, występujących na blisko spokrewnionych gospodarzach (jabłoń, grusza i wiśnia), gatunku *V. inaequalis*. Wykorzystano przy tym na-

zwę gatunkową wcześniej użytą przez Cooke'a, który jako pierwszy opisał teleomorfe patogena *Sphaerella inaequalis* (Cooke) (za Clinton 1901). Obecne kryteria taksonomiczne określają przynależność grzyba *V. inaequalis* do królestwa Fungi, typu Ascomycota, podtypu Pezizomycotina, klasy Dothideomycetes, podklasy Dothideomycetidae, rzędu Venturiales, rodziny Venturiaceae i rodzaju *Venturia* (Zhang i wsp. 2011).

Cykl rozwojowy parcha jabłoni / Apple scab development cycle

W cyklu życiowym grzyba *V. inaequalis* wyróżnia się fazę saprotroficzną (monocykliczną) i pasożytniczą (policykliczną). Pierwsza z nich występuje raz w roku i rozwija się na opadłych, porażonych w ubiegłym sezonie liściach jabłoni, począwszy od ich opadnięcia. W wyniku generatywnego rozmnażania patogena (u Ascomycota zwanego askogamią) w tkance liścia tworzą się czarne owocniki typu pseudotecjum. W okresie zimowania, w temperaturze powyżej 0°C, następuje dalszy rozwój pseudotecjów. W trakcie procesu dojrzewania pseudotecjów, na przedwiośniu, tworzą się w nich wstawki (parafyzy), a następnie bitunikowe worki (80–120 w jednym pseudotecjum) z askosporami – po 8 w każdym worku. Proces ten najintensywniej przebiega w okresie pierwszego miesiąca po opadnięciu liści. Stwierdzono, że liczba tworzących się pseudotecjów przypadająca na jednostkę powierzchni liścia była odwrotnie proporcjonalna do temperatury w zakresie od 4 do 20°C, przy czym największa liczba wytworzonych pseudotecjów występowała w temperaturze około 4°C (Gadoury i MacHardy 1982b). Niezwykle ważnym czynnikiem sprzyjającym ich rozwojowi w tym okresie oraz w czasie dojrzewania jest wilgotność, zarówno środowiska, jak i liści. Jednakże wyniki badań przeprowadzonych w Wielkiej Brytanii jednoznacznie wskazują, że wartości temperatury optymalnej dla procesu tworzenia się pseudotecjów są różne od tych, które sprzyjają ich dojrzewaniu (Jeger i Butt 1983).

Optymalna temperatura dla fazy askogonialnej wynosi od 8 do 12°C. Powstałe askospory o wymiarach 11–15 μm × 5–7 μm są dwukomórkowe, przy czym mniejsza komórka jest owalna, a większa – wydłużona. Początkowo zarodniki te są bezbarwne, a z upływem czasu, w zależności głównie od temperatury (optimum 16 do 18°C) (Sutton i wsp. 2014), przybierają barwę oliwkową, która świadczy o ich dojrzałości i gotowości do wysiewu. Po osiągnięciu dojrzałości askospory wysiewają się w sprzyjających warunkach, panujących w USA przez okres przeciętnie 5–9 tygodni (Sutton i wsp. 2014), a w Polsce 7–11 tygodni (Masny i Bielenin 2008), powodując infekcje pierwotne jabłoni. Wysiewy askospor stają się bardziej intensywne wraz ze wzrostem uwilgotnienia liści leżących pod drzewami, na przykład po deszczu lub wystąpieniu rosy (Stensvand i wsp. 1998). Po

zwilżeniu liści woda wnika do wnętrza pseudotecjów przez ostiołę lub pory w ich ścianach (Gadoury i wsp. 1998), a następnie przedostaje się do worków drogą osmozy (Aylor i Anagnostakis 1991). Wzrastające ciśnienie w fizjologicznie dojrzałych workach (Gadoury i wsp. 1992) powoduje ich pęcznienie i pęknięcie, co prowadzi do wysiewu askospor. W warunkach północnych Włoch, w klimacie znacząco różniącym się od klimatu Polski, rejestrowano przeciętnie dwa razy mniej wysiewów, a występowanie deszczu było jedynym czynnikiem decydującym o wysiewie (Rossi i wsp. 2001). Obecność askospor w powietrzu podczas rosy była natomiast obserwowana wielokrotnie w warunkach angielskich i norweskich (Hirst i Stedman 1962; Stensvand i wsp. 1998). W fazie pasożytniczej, na plamach parcha powstających wskutek infekcji pierwotnych, tworzą się zarodniki konidialne. Zarodniki te są odpowiedzialne za infekcje wtórne będące także przyczyną plam parcha, na których tworzy się kolejna generacja zarodników konidialnych. Proces ten jeszcze kilkakrotnie powtarza się w warunkach sprzyjających infekcjom aż do jesieni.

O wystąpieniu infekcji jabłoni i rozwoju choroby, podobnie jak u innych roślin, decyduje interakcja trzech czynników tworzących tak zwany trójkąt chorobowy, tj. roślina, patogen i środowisko. W przypadku parcha jabłoni niezbędna jest więc obecność podatnego gospodarza (tj. podatnej odmiany jabłoni i w odpowiedniej fazie fenologicznej), sprawcy choroby (askospor lub konidiów *V. inaequalis*) oraz warunków atmosferycznych sprzyjających infekcjom (temperatura, opady, zwilżenie liści i wilgotność względna powietrza). Każdy z tych czynników decyduje o powstaniu i stopniu nasilenia choroby. Jeśli zabraknie któregoś z nich, nie dochodzi do wystąpienia okresu krytycznego parcha jabłoni. Wystąpienie tego okresu jest także warunkowane minimalną liczbą godzin zwilżenia infekowanych liści czy owoców w danej temperaturze powietrza i kielkowaniem askospor lub konidiów rozpoczynającym się wkrótce po dostaniu się ich na podatny organ. W procesie infekcji, na końcu strzępki kielkowej wyrastającej z zarodnika tworzy się zgrubienie zwane przyciską (appresorium), ściśle przylegające do kutikuli liścia. Nawiązanie pasożytniczego kontaktu następuje po rozpuszczeniu kutikuli przez kutynazę – enzym wytwarzany przez *V. inaequalis* (Köller i wsp. 1991). Czas wymagany do kielkowania zarodników i penetracji zwilżonych tkanek jabłoni zależy od temperatury.

Czynniki wpływające na rozwój choroby / Factors affecting the development of the disease

Pierwsze prace nad określeniem warunków infekcji jabłoni przez *V. inaequalis* były wykonane w USA przez Keitta i Jonesa (1926) oraz Millsa (1944). Po wieloletnich badaniach i obserwacjach w sadach oraz w laboratorium, Mills jako pierwszy przedstawił kryteria pozwalające wyznaczyć ter-

min zakażenia liści przez *V. inaequalis* w postaci wykresu (Mills 1944) i schematu prognostycznego (Mills i Dewey 1947). Prace te stanowiły podstawę podjęcia badań przez innych autorów nad oceną przydatności opracowanych kryteriów do wyznaczania okresów krytycznych parcha jabłoni (Gendrier 1983; Schuepp i wsp. 1984; Nowacka i Cimanowski 1985; Penrose i wsp. 1985). Niektórzy autorzy wprowadzili poprawki dotyczące przede wszystkim zróżnicowania długości okresu zwilżenia niezbędnego do wystąpienia infekcji powodowanych przez askosporę i konidia w danej temperaturze (Jones i Aldwinckle 1990), a także roli światła, wilgotności względnej powietrza, wielkości źródła infekcji czy podatności odmiany jabłoni (Preece i Smith 1961; Brook 1969; Jones i wsp. 1980). Wykazano, że w celu bardziej precyzyjnego prognozowania infekcji jabłoni powodowanych przez askosporę, liczba godzin okresów wysokiej wilgotności względnej powietrza (> 90%) po zaniku zwilżenia liści, powinna być dodawana do liczby godzin okresów zwilżenia. Minimalna liczba godzin zwilżenia infekowanej tkanki w optymalnej temperaturze 17–23°C, zależnie od opracowanych kryteriów, wynosi 6 (MacHardy i Gadoury 1989; Stensvand i wsp. 1997) lub 9 (Mills 1944; Jones i wsp. 1980). Natomiast w temperaturze 2,5°C do infekcji może dojść w ciągu 30 godzin zwilżenia liści (MacHardy i Gadoury 1989). Okres ten jest o 18 godzin krótszy niż przedstawiony w tabeli Millsa (tab. 1).

Po infekcji liści następuje rozwój grzybni patogena między kutikulą i komórkami epidermy. W ciągu 7–9 dni od infekcji, na grzybni tworzą się krótkie, proste, brązowe trzonki konidialne, zbudowane z pojedynczych, cylindrycznych komórek konidiotwórczych, na których powstają oliwkowobrunatne, gruszkowate konidia (Agrios 2005). W wyniku ich dalszego rozwoju następuje uszkodzenie kutikuli i na powierzchni liści tworzą się aksamitne, oliwkowobrunatne plamy. Według Millsa i Laplante (1951), do wystąpienia infekcji wtórnych przez konidia wymagane jest około 2/3 czasu zwilżenia liści niezbędnego dla infekcji pierwotnych (tzn. około 6 godzin w temperaturze optymalnej). Młode liście jabłoni są bardziej podatne na zakażenie przez *V. inaequalis* i rozwój choroby niż starsze, a zmniejszającą się podatność postępująca z wiekiem, nazywana jest „odpornością ontogenetyczną” (MacHardy 1996). Na młodych liściach grzybnia rośnie szybciej, co prowadzi do wystąpienia objawów wcześniej niż na liściach starszych. Zwiększenie odporności starszych liści tej samej odmiany może być związane z wydłużeniem okresu inkubacji choroby, a w konsekwencji ograniczonym rozwojem i zmniejszeniem nasilenia objawów (plam). Badania przeprowadzone w Wielkiej Brytanii wykazały, że na bardzo starych liściach grzybnia *V. inaequalis* rosła tak wolno, iż objawy nie pojawiły do czasu ich opadania, chociaż niektóre z kolonii patogena wytworzyły już konidia widoczne pod mikroskopem. Jednocześnie stwierdzono, że konidia mogą infekować li-

Tabela 1. Porównanie kryteriów Millsa i Laplante (1951) oraz MacHardy i Gadoury (1989) dotyczących minimalnej długości okresu zwilżenia liści jabłoni w danej temperaturze wymaganej do zaistnienia infekcji

Table 1. Comparison of Mills and Laplante (1951) criteria and MacHardy and Gadoury (1989) regarding the minimum length of apple leaf wetting period at a given temperature required for infection of trees

Średnia temperatura dobową Average daily temperature [°C]	Liczba godzin zwilżenia liści niezbędna do ich zakażenia Number of hours of wetting the leaves required to their infection	
	według Millsa i Laplante according to Mills and Laplante	według MacHardy i Gadoury according to MacHardy and Gadoury
1	> 48	41
2	> 48	35
2,5	> 48	30
3,5	> 48	28
4,5	> 48	21
5,5	25	18
6,5	20	15
7	19	13
8	15	12
9	14	11
10	12	9
11	12	8
12,5	11	8
13,5	10	7
14,5	10	7
15,5–23,5	9	6
25	11	8

ście, rozwijając się pod kutikulą, w okresie do 4 miesięcy od ich wytworzenia (Li i Xu 2002).

W rozważaniach o roli wilgotności w infekcji liści przez *V. inaequalis* na uwagę zasługują prace Września i wsp. (2019), którzy uważają, że zwilżenie liści nie jest wystarczająco dobrze zdefiniowaną zmienną agrometeorologiczną. Odczyty czujników zwilżenia liści zależą bowiem w dużym stopniu od ich położenia w koronie drzewa, co wskazuje na różne wartości zwilżenia. Dla uzyskania rzetelnych, a jednocześnie bardziej uniwersalnych danych, czujniki takie mogą być zastąpione czujnikami wirtualnymi, w których zwilżenie liści jest modelowane w oparciu o łatwo dostępne parametry, takie jak temperatura i wilgotność względna powietrza oraz prędkość wiatru. W tym celu po raz pierwszy zebrano dane z dwóch rodzajów czujników zwilżenia liści umieszczonych w czterech miejscach w koronach drzew podczas dwóch sezonów wegetacyjnych. Następnie dla każdego czujnika opracowano model zwilżenia liści

w oparciu o tzw. uczenie maszynowe (ang. machine-learning), polegające na kalibracji zwilżenia stanu czujnika za pomocą specjalnego programu komputerowego. Uzyskane wyniki wskazują, że wirtualne czujniki mogą być dobrym zamiennikiem fizycznych czujników zwilżenia liści (Września i wsp. 2019).

Pierwsze badania nad infekcją owoców przez *V. inaequalis* były prowadzone w latach trzydziestych ubiegłego wieku przez Bratley'a (1937). Zaobserwowano, że owoce mogą być porażane w różnych fazach ich rozwoju aż do zbioru. Liczba godzin zwilżenia niezbędna do infekcji zależy między innymi od fazy rozwoju owoców, wilgotności względnej i temperatury powietrza oraz podatności odmiany. Do zakażenia może dojść jeszcze przed zawiązaniem owocu, tzn. we wczesnej fazie rozwoju pąka kwiatowego, nawet przed kwitnieniem (pękaniem pąków), ale gdy są już wyeksponowane działki kielicha i szypułka kwiatu. W okresie, kiedy pąki kwiatowe mają średnicę około 1 cm do około 3 tygodni po opadnięciu płatków kwiatowych, zakażenie może nastąpić przy ich zwilżeniu, ale po spełnieniu kryteriów podanych przez Millsa dla infekcji liści (Tomerlin i Jones 1983). Na podstawie badań prowadzonych przez Schwabego i wsp. (1984) stwierdzono, że okres zwilżenia młodych zawiązków owoców (1,5-tygodniowych), konieczny do zajścia infekcji, może być jednak krótszy niż podaje Mills i w temperaturze 15°C wynosi on około 8 godzin. Według tych kryteriów do infekcji zawiązków dochodzi przy spełnieniu 80% warunków opracowanych przez Millsa do zakażenia liści.

Na podstawie badań prowadzonych na drzewkach jabłoni i gruszy rosnących w doniczkach w dwóch lokalizacjach stanu Victoria w Australii, z zastosowaniem zmodyfikowanych kryteriów Millsa i Laplante (1951) oraz indeksu infekcji Schwabego (1980), będącego iloczynem liczby godzin zwilżenia i temperatury, stwierdzono że w warunkach, w których zwilżenie liści rozpoczynało się w ciągu dnia w godzinach od 6.00 do 19.00, a askospory rejestrowano na początku okresów zwilżenia, okresy krytyczne rozpoczynały się średnio w odstępach 8–12 dni, a średnia długość okresu infekcji wynosiła 20 godzin (Villalta i wsp. 2002).

Kryteria Millsa opracowane dla zakażenia liści przez *V. inaequalis* nie mogą być stosowane do sygnalizacji infekcji owoców – często wymagany jest wtedy dłuższy okres ich zwilżenia. Według Bratley'a (1937) potrzeba bowiem minimum 28 godzin zwilżenia, aby doszło do zakażenia starszych zawiązków owoców lub owoców. Wystąpienie dłuższego zwilżenia wpływa na skrócenie okresu inkubacji parcha i sprzyja powstaniu większej liczby plam na jabłkach. Liczba godzin zwilżenia potrzebna do zakażenia owoców wzrasta wraz z ich dojrzewaniem. O infekcji owoców decydują także takie czynniki, jak: wiek owoców, tempo przyrastania pędów i gęstość korony. Najbardziej podatne na porażenie są najmłodsze zawiązki owoców. Okres od kwitnienia jabłoni do około 2 tygodni po kwitnieniu jest szczególnie niebezpieczny z punktu widzenia możliwo-

ści porażenia zawiązków owoców, a zagęszczenie korony stwarza jeszcze lepsze warunki dla rozwoju parcha (Meszka i Masny 2006).

Objawy parcha pojawiające się na przechowywanych owocach są efektem infekcji, które miały miejsce przed zbiorem, a liczba plam jest bezpośrednio związana z temperaturą w czasie przechowywania. Badania prowadzone przez Schwabego (1982) wykazały, że pojawianie się objawów choroby na jabłkach odmiany Granny Smith przechowywanych w temperaturze 1–2°C wystąpiło po 80 dniach od rozpoczęcia ich przechowywania, a w temperaturze 20°C – po 35 dniach. Maksymalne nasilenie plam parcha wystąpiło po 180 dniach przechowywania jabłek w temperaturze 1–2°C i po 100–120 dniach – w temperaturze 20°C. Z powyższych badań wynika, że wzrost temperatury przechowywania od 1 do 20°C skraca okres inkubacji parcha przechowalniczego blisko o połowę.

Wilgotność jest najważniejszym czynnikiem wpływającym na wielkość plam. Największe znaczenie mają pod tym względem krople wody znajdujące się na jabłkach umieszczonych w paletach skrzyniowych. Podniesienie wilgotności względnej powietrza o 20% w danej temperaturze znacząco zwiększa powierzchnię plam. Przy niewielkim źródle infekcji w sadach produkcyjnych odpowiednio chronionych przed parchem, do spowodowania infekcji dojrzałych owoców wymagany jest długi okres ich zwilżenia (co najmniej 4 lub 5 dni).

Monitoring i sygnalizacja zagrożenia chorobowego / Monitoring and signaling of disease risk

Głównym celem monitoringu jest ocena źródła infekcji pierwotnych i wtórnych oraz kontrola tempa wzrostu rozwijających się organów jabłoni (pąków, liści, owoców i pędów) w okresach związanych z tymi infekcjami. W okresie infekcji pierwotnych bardzo ważna jest analiza rozwoju pseudotecjów i askospor *V. inaequalis* pod kątem określenia ich dojrzałości i gotowości do wysiewu. W warunkach Polski ocenę tę należy rozpocząć na początku marca i kontynuować do zakończenia wysiewów (Masny i Bielenin 2009).

Badania wykazały także, że spośród analizowanych, mierzalnych wyróżników wilgotności (zwilżenie liści, wilgotność względna powietrza i opady), mogących znaleźć zastosowanie w prognozowaniu wysiewów, szczególnie istotnym jest zwilżenie liści. Ponad 58% analizowanych wysiewów rozpoczynało się w warunkach zwilżenia liści, przy czym 43% rozpoczynało się w czasie pierwszych 6 godzin okresu zwilżenia, a 12% w ciągu ostatnich 6 godzin okresu zwilżenia. Pozostałe 3% to wysiewy, których początek był związany ze zwilżeniem liści, ale rozpoczęły się w innym czasie okresu zwilżenia. Zmiana temperatury powietrza w analizowanym okresie w zakresie od 5 do 19°C

nie wpływała zasadniczo na wystąpienie lub wielkość wysiewu. W temperaturze poniżej 4,2°C wysiew askospor nie występował, a w temperaturze powyżej 25°C wysiewy nie trwały dłużej niż dwie godziny (Masny i Jankowski 2012).

Wśród czynników decydujących o rozwoju i liczbie pseudotecjów do najważniejszych należą: termin opadania liści, temperatura powietrza i wilgotność w poszczególnych fazach rozwoju pseudotecjów, odmiana jabłoni, zawartość składników pokarmowych w liściach i obecność mikroorganizmów na opadłych liściach jabłoni (Meszka i Masny 2006). Spośród wymienionych kluczową rolę odgrywają temperatura i wilgotność po opadnięciu liści. Według Wilsona (1928) liczba wytworzonych worków z dojrzałymi askosporami zwiększa się proporcjonalnie do wzrostu temperatury od 4 do 21°C. Powyżej 21°C następuje jednak stopniowe zmniejszanie liczby powstających worków, a przy 28°C zaobserwowano nawet brak worków z askosporami (za MacHardy 1996). W temperaturze poniżej 4°C proces formowania worków i askospor jest bardzo spowolniony. Zimą rozwój pseudotecjów jest opóźniany przez niską temperaturę i suszę. Dopiero w lutym–marcu, kiedy najczęściej wzrasta temperatura powietrza, rozpoczyna się formowanie worków i askospor (Meszka i Masny 2006). Niska wilgotność jest czynnikiem ograniczającym rozwój pseudotecjów. Brak opadów może redukować ich liczbę, a także zahamować rozwój, nawet przy sprzyjającej temperaturze. Zaobserwowano, że niezależnie od wartości temperatury i fazy rozwoju, jedynie nieliczne pseudotecja były formowane na liściach przy 80% deficycie wody (O'Leary i Sutton 1986).

Jak wspomniano, liczba wytwarzanych przez *V. inaequalis* pseudotecjów i ich rozwój zależą także od odmiany jabłoni. Cvjetković i Mikec (1992) stwierdzili, że rozwój pseudotecjów przebiegał różnie na liściach odmian: Golden Delicious, Gloster, Idared, Jonagold, Jonathan i Mutsu, rosnących w jednym sadzie. Spośród wymienionych, askospor wysiewały się najdłużej z pseudotecjów na liściach odmiany Golden Delicious. Smith i MacHardy (1992) zaobserwowali, że liczba tworzonych pseudotecjów była istotnie większa na liściach odmiany Rome niż Mutsu.

Modele symulacyjne rozwoju i prognozowania parcha jabłoni / Simulation models of apple scab development and prediction

W poznaniu każdego stadium w cyklu życiowym *V. inaequalis* w danym środowisku pomocne jest modelowanie matematyczne. Z punktu widzenia praktyki sadowniczej bardzo ważne jest coroczne ustalenie obecności pierwszych askospor w powietrzu sadu, co ma kluczowe znaczenie w terminowym i racjonalnym wykonaniu pierwszego zabiegu fungicydami przeciwko parchowi jabłoni. Jednymi z pierwszych modeli prognozowania parcha jabłoni w opar-

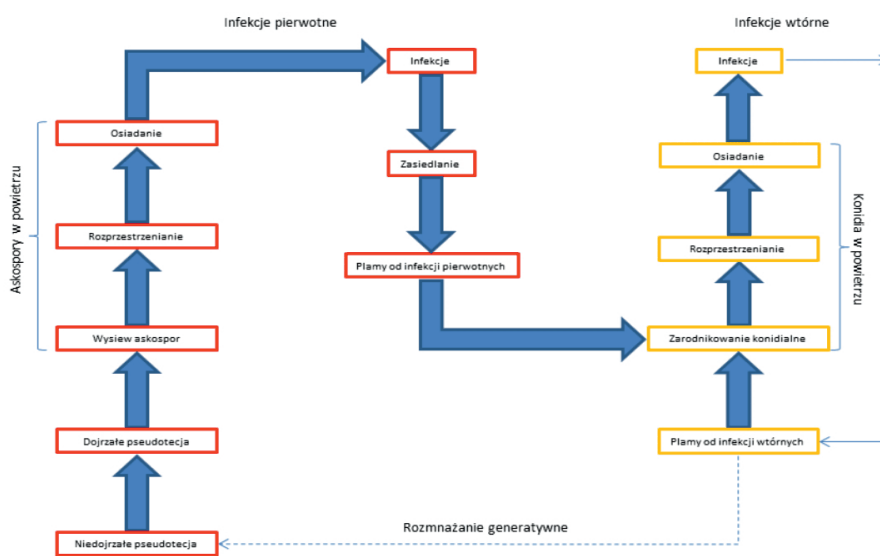
ciu o modelowanie matematyczne były: EPIVEN, VISIM, APPLESCAB i Minogue symulator. Napisano je w językach komputerowych, które nie są już jednak używane i w związku z tym modele te nie są obecnie poddawane procesom walidacji (Rossi i wsp. 2007). Stanowią jednak ważny etap w badaniach nad modelowaniem rozwoju patogena w zależności od warunków pogody, przedstawianym za pomocą wzorów matematycznych (algorytmów) zachodzących procesów biologicznych. Do opracowania udoskonalonych modeli prognostycznych w latach osiemdziesiątych i dziewięćdziesiątych ubiegłego wieku przyczynił się rozwój techniki komputerowej i konstrukcja nowoczesnych stacji meteorologicznych. Modele te funkcjonowały w oparciu o programy dla komputerów PC i/lub w powiązaniu wyłącznie ze stacjami meteorologicznymi. W niektórych przypadkach informacje na temat struktury modeli i ich algorytmów nie były dostępne, opisywano jedynie ich parametry wyjściowe. Najczęściej modele te opracowywano na podstawie danych z literatury dotyczących wpływu czynników pogodowych na infekcje, a w szczególności prac Millsa (1944), Schwabego i wsp. (1989) i MacHardy'ego (1996). Były to m.in.: Seem symulator (Seem i wsp. 1989), Biomat (Hofmaier 1994) – opracowane jako programy komputerowe oraz model METY (Boshuizen i Verheydena 1994) związany ze stacjami meteorologicznymi typu Bodata.

Dużym postępem w symulacji dojrzewania askospor było opracowanie modeli prognostycznych przez Jamesa i Suttona (1982a) oraz Gadoury'ego i MacHardy'ego (1982a), a następnie modeli Rossiego i wsp. (2000) i Stensvanda i wsp. (2005) bazujących na modelu Gadoury'ego i MacHardy'ego (1982a). Algorytmy tych modeli są dostępne w literaturze i dotyczą prognozowania terminów i wielkości wysiewów askospor *V. inaequalis* poprzez okre-

ślenie proporcji dojrzewających, zdolnych do wysiewu askospor, podczas sprzyjających warunków pogodowych (np. występowanie opadów) w danym sezonie (okres infekcji pierwotnych). Proporcję tę opisuje się funkcją temperatury skumulowanej (suma stopniodni). Szczegółowe badania dotyczące wpływu warunków pogodowych (temperatura, opady, wilgotność względna powietrza i zwilżenie liści) na zimowanie i dojrzewanie pseudotecjów, wysiew askospor, ich rozprzestrzenianie i infekcje liści oraz owoców, a także pojawienia się plam parcha i zarodnikowania konidialnego zaowocowały opracowaniem rozbudowanych modeli symulacyjnych najnowszej generacji. Składają się one z modeli cząstkowych definiujących najważniejsze procesy rozwoju patogena i epidemii parcha jabłoni (rys. 1). Modele: Gadoury'ego i MacHardy'ego, VENTEM, RIMpro Venturia i A-scab oraz model Stensvanda stanowią znaczący postęp w precyzyjnym prognozowaniu choroby. Są one bardzo przydatne w opracowywaniu systemów wspomaganie decyzji dotyczących wykonywania zabiegów ochronnych i doradztwie.

Wskaźnik stopniodni w prognozowaniu wysiewów askospor *Venturia inaequalis*

Pierwsze próby opracowania prostego sposobu, który pozwoliłby na określenie daty pierwszego wysiewu askospor przy użyciu niespecjalistycznych, ogólnie dostępnych urządzeń pomiarowych, oparto na analizie temperatury, w jakiej zimują porażone przez patogena liście. Prekursorem zastosowania sum temperatur do prognozowania rozpoczęcia wysiewów askospor był Holz (za MacHardy 1996). Badania tego autora prowadzone w Niemczech w pierwszej połowie XX wieku wykazały, że askospory były gotowe do wysiewu, kiedy suma średnich dobowych wartości temperatury mierzonych od 1 marca przekroczyła 105°C.



Rys. 1. Najważniejsze etapy w cyklu rozwojowym grzyba *Venturia inaequalis* prognozowane modelem A-scab (Rossi i wsp. 2007)
Fig. 1. The most important stages of *Venturia inaequalis* development cycle predicted by A-scab model (Rossi et al. 2007)

W latach 1998–2005 przeprowadzono w Instytucie Ogrodnictwa – Państwowym Instytucie Badawczym (przed reorganizacją Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa) w Skierniewicach badania wartości wskaźnika stopniodni (WSD), będącego sumą wartości średniej temperatury dobowej powietrza wyższej od 0°C, mierzonej od 1 stycznia danego roku do dnia zakończenia wysiewów askospor rejestrowanych przy użyciu aparatu Burkarda (Masny 2005). Uzyskane wyniki wskazały, że wartość WSD obliczonego na podstawie pomiarów na wysokości 2 m, do czasu pojawienia się w pseudotecjach dojrzałych, zdolnych do wysiewu askospor, wynosiła przeciętnie nieco ponad 300 stopniodni. Różnica między najniższą, a najwyższą wartością tego wskaźnika wyniosła w latach 1998–2001 około 13%. Oznaczało to, że termin pierwszego wysiewu można określić z dokładnością 3–5 dni. Jednak w niektórych latach różnice były większe. Wyjątkowo dużą wartość wskaźnika uzyskano w sezonie 2002 roku, kiedy w dniu pierwszego wysiewu askospor przekroczyła ona 400 stopniodni. Było to związane z trzytygodniowym okresem suszy. Natomiast askospory zdolne do wysiewu obserwowano w pseudotecjach dużo wcześniej, tzn. przy 274 stopniodniach. W latach 2003–2005 pierwsze wysiewy miały miejsce w czasie, gdy wartość WSD nie przekroczyła 300 stopniodni. Duże różnice wartości WSD dla terminu pierwszego wysiewu zarodników w poszczególnych latach wskazują na nieprzydatność tej metody w prognozowaniu, bez uwzględnienia wilgotności. Maksimum wysiewów askospor (największą liczebność tych zarodników w powietrzu) obserwowano w przedziale wskaźnika stopniodni od 300 do 600, natomiast średnia wartość WSD od początku roku do zakończenia największych wysiewów wyniosła 745. Zdarzało się także, że ostatnie askospory *V. inaequalis* w powietrzu sadu obserwowano nawet przy wartości wskaźnika stopniodni – 1400 (Meszka i Masny 2006).

Model Gadoury’ego i MacHardy’ego

Model powstał w oparciu o wyniki badań przeprowadzonych w laboratorium i w sadach jabłoniowych w stanach New Hampshire i New York (USA) (Gadoury i MacHardy 1982a). Model prognozuje pulę 50, 95 i 99% dojrzałych askospor w pseudotecjach *V. inaequalis*, odpowiednio dla kumulacji stopniodni o wartościach: 250, 420 i 490 (począwszy od 0°C). Stwierdzono, że tempo dojrzewania askospor *V. inaequalis* było wprost proporcjonalne do wartości temperatury w zakresie od 6 do 20°C oraz że występowała liniowa zależność między prawdopodobieństwem dojrzałości askospor a kumulacją stopniodni od pojawienia się dojrzałych askospor. Model może być wykorzystany do prognozowania dojrzałości askospor z uwzględnieniem sumowania stopniodni od pojawu pierwszych dojrzałych askospor w pseudotecjach. Alternatywną datę rozpoczęcia analizy prognostycznej (Biofix) modelu wyznacza faza pęknięcia pąków jabłoni. Przydatność modelu została zweryfikowana

przez porównanie analizowanych danych prognostycznych z wynikami rzeczywistego rozwoju patogena oraz na podstawie dodatkowych obserwacji dojrzałości askospor w sadzie i laboratorium.

Model VENTEM

Model został opracowany na podstawie danych z literatury przez Santena i Butta w Wielkiej Brytanii na początku lat dziewięćdziesiątych ubiegłego wieku i szczegółowo opisany przez Xu i Butta. Po aktualizacji model VENTEM został połączony z modelem ADEM, sygnalizującym także zagrożenie przez inne choroby jabłoni, a następnie z systemem MORPH (Methods of Research Practice in Horticulture) stanowiącym dla sadowników angielskich niezbędne narzędzie wspomagania decyzji (za Rossi i wsp. 2007).

Model RIMpro-Venturia

Model opracowano w Holandii (Trapman 1994). Napisany początkowo w języku Visual Basic, był następnie wielokrotnie ulepszany i aktualizowany (Rossi i wsp. 2007; Aćimović i Rosenberger 2018; Aćimović i wsp. 2018). Jednak jego algorytmy nie są znane. Model ten jest w powszechnym użyciu w Polsce oraz w innych krajach. Biofix (data rozpoczęcia analizy prognostycznej) dla modelu ustala się na podstawie jednego z czterech sposobów. Pierwszy z nich opiera się na laboratoryjnej ocenie wykrywania pierwszych wysiewanych askospor z pseudotecjów na liściach pobieranych z sadu, począwszy od około dwóch tygodni przed pękaniem pąków jabłoni. Drugi sposób, to rejestracja askospor w warunkach polowych za pomocą „łapacza zarodników” (ang. spore trap), a trzeci to mikroskopowa ocena rozwoju pseudotecjów, w celu wykrycia dojrzałych, gotowych do wysiewu askospor. Natomiast czwarty sposób równie ważny jest związany z fazami fenologicznymi jabłoni, począwszy od fazy pęknięcia pąków jabłoni. Po spełnieniu jednego z wymienionych sposobów oceny (ustalenie daty Biofix), program modelu RIMpro-Venturia rozpoczyna symulację wysiewu askospor oraz określa ryzyko infekcji po wystąpieniu sprzyjających warunków pogodowych. Dla infekcji pierwotnych, poziom zagrożenia określa tak zwana skala RIM (ang. relative infection measure), według której wartości do 100 oznaczają zagrożenie małe, 100–300 – średnie, a powyżej 300 – silne. W przypadku infekcji wtórnych model RIMpro-Venturia określa również trzy poziomy zagrożenia oddzielnie dla ryzyka infekcji liści i owoców (Trapman, informacja ustna).

Model A-scab

Model powstał we Włoszech (Rossi i wsp. 2003, 2007). W oparciu o analizę danych pogodowych w prostych w obsłudze arkuszach kalkulacyjnych model ten pozwala na prognozowanie rozwoju pseudotecjów oraz dojrzewania i gotowości askospor do wysiewu, prognozuje terminy wysiewów askospor i ich nasilenie, wskazując jednocześnie wielkość

źródła infekcji oraz zagrożenie chorobowe i pojawianie się objawów parcha jabłoni na liściach. Pierwszym etapem prognozowania jest określenie terminu pojawu dojrzałych askospor gotowych do wysiewów. Rozwój pseudotecjów od fazy, w której nie rozpoczął się w nich proces formowania worków do fazy, w której pojawiają się dojrzałe i wybarwione askospory jest prognozowany w sposób zaproponowany przez Jamesa i Suttona (1982b), bazujący na analizie danych pogodowych (temperatura powietrza, wilgotność względna powietrza, opady i zwilżenie liści). Codziennie, począwszy od 1 lutego, rozwój pseudotecjów opisuje funkcja skumulowanej temperatury zgodnie z założeniami modelu Jamesa i Suttona (1982a) zmodyfikowanego przez Manciniego i wsp. (1984) (za Rossi i wsp. 2007). Wyznaczenie daty pojawienia się pierwszych askospor gotowych do wysiewów kończy pierwszy etap prognozowania, po czym rozpoczyna się kolejny, obejmujący analizę wymienionych danych pogodowych w celu prognozowania dynamiki dojrzewania i wysiewów askospor do zakończenia okresu infekcji pierwotnych.

Prognozowanie poziomu ryzyka infekcji liści jabłoni powodowanych przez askospory wyznaczone jest w przedziałach czasu wynoszących jedną godzinę. W pierwszym etapie prognozowania model weryfikuje możliwość wystąpienia infekcji liści. W przypadku każdego wysiewu określone są warunki wystąpienia potencjalnego okresu krytycznego parcha jabłoni na podstawie liczby godzin zwilżenia (t_{inf}) w odpowiedniej średniej temperaturze powietrza (T_{inf}). W przypadku występowania przerw w zwilżeniu liści dłuższych niż 4 godziny (krótsze przerwy nie są uwzględniane jako przerwy), godziny zwilżenia są sumowane. W sytuacji na przykład występowania zwilżenia przez 8 godzin, a następnie jego braku przez 2 godziny i ponownym zwilżeniu liści przez 6 godzin, po czym znów braku zwilżenia przez 8 godzin, a dalej kolejnym zwilżeniu przez 12 godzin, potencjalny okres infekcji (t_{inf}) wynosi 26 godzin. Temperaturę w tym okresie (T_{inf}) oblicza się przez uśrednienie temperatury (T) podczas okresów zwilżenia, niezależnie od występujących przerw w zwilżeniu. Wartości t_{inf} oraz T_{inf} porównuje się następnie z kryteriami w tabeli Stensvanda i wsp. (1997), określającymi minimalny czas zakażenia liści jabłoni w danej temperaturze, konieczny do infekcji przez askospory. Na podstawie tego porównania ustalane jest potencjalne wystąpienie infekcji. Poziom porażenia określa się przy uwzględnieniu następujących etapów rozwoju askospor, to znaczy askospor niekiełkujących (S1), kiełkujących (S2) i askospor z rozwiniętym appressorium (S3). Liczbę askospor (udział w stosunku do wszystkich wysianych w sezonie) dla każdego z wyżej wymienionych etapów, poprzez odjęcie zarodników przechodzących kolejny etap rozwoju, oblicza się godzina po godzinie. W przypadku zaniku zwilżenia liści, model umożliwia obliczenie zamierania (utruty zdolności infekcyjnych) askospor na każdym etapie rozwoju (od S1 do S3) przy uwzględnieniu długości przerwy w zwilżeniu liści oraz temperatury i wilgotności

względnej powietrza. Po zakończeniu okresu krytycznego parcha jabłoni wartość S3 wyraża liczbę askospor (udział w stosunku do wszystkich wysianych w sezonie), które spowodowały infekcje liści jabłoni.

W prognozowaniu ryzyka infekcji jabłoni w modelu A-scab uwzględniono poziom podatności liści na porażenie przez *V. inaequalis* w zależności od ich wieku, przyjmując fakt, że młode liście są bardziej podatne niż starsze (Aylor i Kiyomoto 1993). Według modelu nasilenie porażenia zależy od ilości podatnej tkanki liści, która potencjalnie może zostać zainfekowana. W związku z tym wyznaczany jest dobowy współczynnik rozwoju powierzchni liści, obliczany od fazy pęknięcia pąków jabłoni, za pomocą metody opracowanej przez Lasko i Johnsona (1990) (za Rossi i wsp. 2007). W ciągu sezonu dobowe wartości współczynnika sumuje się, a dodatkowo na podstawie tego współczynnika można obliczyć szybkość rozwoju liści w każdej dobie. Natomiast średnia szybkość rozwoju liści między dwoma kolejnymi okresami krytycznymi parcha jabłoni określa wskaźnik podatności w danym czasie rozwoju jabłoni. Istotnym elementem prognozowania modelem A-scab jest wyznaczanie indeksu ryzyka infekcji dla każdego okresu krytycznego parcha jabłoni. Indeks ten uwzględnia liczbę wysianych askospor (udział w stosunku do wszystkich wysianych w sezonie) w danym okresie krytycznym, liczbę askospor powodujących infekcje oraz wskaźnik podatności liści w danym czasie rozwoju jabłoni. Ponadto model określa możliwy okres do pojawienia się objawów parcha korespondujący do każdego okresu krytycznego parcha jabłoni. Okres inkubacji choroby oblicza się dzień po dniu z wykorzystaniem funkcji temperatury powietrza. Dobowe wartości tej funkcji sumuje się począwszy od rozpoczęcia okresu infekcji jabłoni, a prognozowanie wystąpienia objawów kończy się po osiągnięciu wartości ≥ 1 .

Model MetApple *Venturia inaequalis*

Jest to model komercyjny dostępny on-line po zalogowaniu na stronie: <http://www.fieldclimate.com/> Prognozuje ryzyko wystąpienia infekcji jabłoni przez *V. inaequalis* w sezonie. Na podstawie automatycznie transmitowanych danych ze stacji meteorologicznej (temperatury powietrza, opadów, wilgotności względnej i zwilżenia liści) model prognozuje wystąpienie warunków sprzyjających powstawaniu, dojrzewaniu i wysiewom askospor oraz wystąpieniu infekcji jabłoni. MetApple *Venturia inaequalis* na podstawie wyżej wymienionych danych prognozuje jedynie teoretyczną gotowość askospor do wysiewów. Rozpoczęcie analizy prognostycznej modelu (data Biofix) w celu wyznaczenia rozpoczęcia i zakończenia wysiewów askospor jest ustalane na podstawie mikroskopowych obserwacji rozwoju pseudotecjów i dojrzewania askospor.

Model Stensvanda

Model został opracowany na podstawie wieloletnich badań przeprowadzonych w sadach jabłoniowych południowej

Norwegii (Stensvand i wsp. 2005). W latach z często występującymi opadami deszczu, dojrzałość askospor prognozowana przez ten model była zbliżona do liczby rejestrowanych askospor. Jednak w latach z przedłużającymi się okresami bez opadów, trwającymi od 1 do 3 tygodni lub z niewielkim deszczem, wysiewy zarodników były nie tylko opóźnione, ale ich uwalnianie było spowolnione, w porównaniu z prognozowaną dojrzałością, nawet po wystąpieniu przelotnych opadów po okresie suchym. Modyfikacja modelu dla warunków norweskich polegała na nie uwzględnieniu w sumowaniu stopniodni (podstawa = 0°C) okresów, w których podczas 7 kolejnych dni nie występowały opady deszczu, dzięki czemu dokładność modelu podczas „suchych” lat została znacznie poprawiona bez znaczącego wpływu na dokładność w „wilgotnych” porach roku.

Model AVI-MET

Jest to polski program komputerowy umożliwiający analizę warunków pogodowych w oparciu o algorytm Millsa i Laplante (1951) i poprawiony przez MacHardy’ego i Gaudoury’ego (1989) zwany algorytmem MacHardy’ego w celu wskazania ryzyka infekcji jabłoni. Opracowanie tego programu jest ściśle związane z produkcją przez firmę TEXA s.c. Jakub i Kazimierz Targalski w Kutnie sygnalizatorów zagrożenia parchem jabłoni serii AVI, od początku lat 80. XX wieku. Warto nadmienić, że walidacja programu AVI-MET i ocena przydatności sygnalizatorów AVI do określania terminów okresów krytycznych parcha jabłoni była prowadzona w ówczesnym Instytucie Sadownictwa i Kwiaciarnictwa w Skierniewicach we wczesnym etapie produkcji, co zostało potwierdzone atestem (<http://www.texa.pl/index.php?strona=avi-2001>). Również późniejsze badania potwierdzają przydatność systemu AVI-MET w sygnalizacji ryzyka infekcji jabłoni (Goszczyński i wsp. 1995; Masny i Bielenin 2007).

Badania różnych autorów wykazały jednak, że żaden z przedstawionych modeli nie dostarcza dokładnej informacji prognostycznej dotyczącej dojrzewania askospor i wysiewów w każdym roku i w każdej lokalizacji. Jako powody podaje się różny wpływ wilgotności i temperatury na dojrzewanie askospor w różnych sezonach (James i Sutton 1982a), w tym różne źródła wilgotności, np. deszcz, rosa, wysoka wilgotność względna powietrza, a także różnicowanie warunków pogodowych w zależności od sezonu i lokalizacji (Pautasso i wsp. 2012). Ważne jest także różnicowanie genetyczne patogena (Stukenbrock i Bataillon 2012). Na podstawie przeprowadzonych analiz opracowano metodę zwiększania wiarygodności prognozowania terminów wysiewów askospor *V. inaequalis* (Jankowski i Masny 2014). Prognozę wysiewów opisano za pomocą funkcji logistycznych, określających górną i dolną granicę przedziału ufności, wyznaczonych na podstawie uśrednionych wartości danych (temperatura, wilgotność), ustalonych

w oparciu o kilkuletnie biologiczne badania wysiewów askospor. Metoda może być zastosowana niezależnie od modelu używanego do prognozowania wysiewów askospor i ryzyka infekcji w programie chemicznej ochrony jabłoni przed parchem. Badania nad porównaniem wysiewów askospor prognozowanych w centralnej Polsce przez wybrane modele matematyczne wykazały, że najbardziej precyzyjne wyniki uzyskano przy użyciu modeli, w których temperaturę sumuje się zarówno w okresach występowania wilgoci, jak i po jej zaniku. Są to modele: Stensvanda oraz prototypy modeli opracowanych w ramach badań własnych: All LW, All Rain + LW i All Rain + LW + RH. Wyniki analiz wskazują, że wszystkie trzy składowe wilgotności (deszcz, zwilżenie liści i wilgotność względna powietrza) przyspieszają dojrzewanie askospor i wysiewy. Największy wpływ ma zwilżenie liści, mniejszy – opady, a najmniejszy – okresy wysokiej wilgotności względnej powietrza (Jankowski i Masny 2019).

Porównanie wskazań prognostycznych wybranych modeli z terminami rozpoczęcia i zakończenia rzeczywistych wysiewów askospor *Venturia inaequalis* oraz występowaniem okresów krytycznych parcha jabłoni / Comparison of prognostic indications of selected models with the start and end dates of the actual *Venturia inaequalis* ascospore release and the occurrence of apple scab critical periods

Wysiewy askospor

Badania przeprowadzone w latach 2011–2017 wykazały, że na niechronionych przed parchem liściach jabłoni odmian McIntosh, Cortland, Jonagold i Idared w Sadzie Doświadczalnym Instytutu Ogrodnictwa – Państwowego Instytutu Badawczego w Dąbrowicach koło Skierniewic pierwsze pseudotecja z dojrzałymi askosporami *V. inaequalis* wykrywano, zależnie od roku badań, w okresie od początku marca do początku kwietnia. Na liściach odmian McIntosh i Jonagold znajdowano je zwykle o jeden lub dwa tygodnie później niż na liściach odmian Cortland i Idared. Wykazano, że liczba pseudotecjów wytwarzanych przez patogena również zależała od odmiany i wynosiła średnio od 24,3 do 48,4/cm² powierzchni liścia odmiany McIntosh, a na liściach Cortland, Jonagold i Idared było ich mniej, odpowiednio od 22,9 do 35,9 i od 22,0 do 33,9/cm². Maksymalna liczba pseudotecjów z dojrzałymi askosporami na liściach poszczególnych odmian występowała w różnych terminach okresu infekcji pierwotnych (Masny, dane niepublikowane).

W zależności od roku badań stwierdzono duże różnicowanie zarówno w odniesieniu do liczby wysiewanych askospor *V. inaequalis*, terminów rozpoczęcia i zakończenia wysiewów, jak i liczby terminów wszystkich wysiewów. Podczas siedmioletnich obserwacji, wysiewy askospor

rozpoczęły się trzykrotnie w trzeciej dekadzie marca, tzn. w fazie pęknięcia pąków (od zielonego wierzchołka pierwszego liścia do zielonego wierzchołka o długości 5 mm poza łuskami pąka; BBCH 07 do 09), dwukrotnie w pierwszej dekadzie kwietnia, również w fazie pęknięcia pąków (jak wyżej) oraz dwukrotnie w drugiej dekadzie kwietnia, tzn. w fazach pęknięcia pąków i mysiego uszka (BBCH 09 i 54). Ich zakończenie przypadało zawsze na okres od początku do połowy czerwca, tzn. w fazie wzrostu zawiązków owoców (BBCH 71–72). Zależnie od roku badań pierwsze wysiewy askospor zarejestrowano w okresie od 21 marca do 19 kwietnia, a ostatnie – od 1 do 19 czerwca. Liczba wszystkich wysiewów (dni z wysiewami) wahała się od 22 do 32, ale jedynie podczas 5–7 z nich wystąpiły masowe wysiewy (ponad 1000 askospor w 1 m³), kiedy rejestrowano łącznie od 81 do 90% wszystkich askospor wysianych w danym sezonie. Najczęściej pojawienie się opadów było bezpośrednią przyczyną wysiewu askospor z pseudotecjów. Zdarzało się, że w sytuacji gdy deszcz zakończył się przed północą, askospor były obecne w powietrzu monitorowanego sadu jeszcze przez kilka godzin następczej doby.

Porównanie terminów rozpoczęcia i zakończenia wysiewów askospor *V. inaequalis* prognozowanych przez modele A-scab, MetApple *Venturia inaequalis* i RIMpro-Venturia z wysiewami rejestrowanymi aparatem Burkarda wskazuje na brak, w większości przypadków, pełnej zgodności między nimi. Najmniej rozbieżne wskazania dostarczył MetApple *Venturia inaequalis*, co z pewnością wiąże się z faktem, że rozpoczęcie i zakończenie analizy prognostycznej było związane z koniecznością uwzględnienia danych uzyskanych przy użyciu aparatu Burkarda (Biofix). Natomiast najbardziej rozbieżne wskazania prognostyczne uzyskano z modelu RIMpro-Venturia. Terminy rozpoczęcia wysiewów model RIMpro-Venturia prognozował z opóźnieniem o 8 do 18 dni (w latach 2014, 2015 i 2017) lub z wyprzedzeniem o 11 dni (2016 r.), a terminy zakończenia – z opóźnieniem o 4 do 38 dni (w latach 2014–2017) w porównaniu do rzeczywistych wysiewów. Zestawienie terminów wystąpienia pierwszego ryzyka infekcji jabłoni prognozowanych przez modele: A-scab, AVI-MET MacHardy LW, AVI-MET Mills LW i AVI-MET Mills VPD, MetApple *Venturia inaequalis* i RIMpro-Venturia również ujawniło, że w większości lat nie było pełnej zgodności między ich wskazaniem (Masny, dane niepublikowane).

Okresy krytyczne

Porównanie terminów wystąpienia pierwszego ryzyka infekcji jabłoni prognozowanych przez badane modele wskazuje, że w większości lat nie było pełnej zgodności między ich wskazaniem. W przypadku terminów prognozowanych z zastosowaniem modeli: A-scab, AVI-MET MacHardy LW, AVI-MET Mills LW i AVI-MET Mills VPD w latach 2011–2013 oraz dodatkowo, modeli MetApple *Venturia inaequalis* i RIMpro-Venturia w latach 2014–2017, pierw-

sze ryzyko infekcji przypadało w okresie między 12 marca (2016 r.) a 19 kwietnia (2013 r.). Porównanie terminów pierwszego ryzyka infekcji wykazało, że zgodność wskazań czterech pierwszych z wymienionych modeli wyniosła od 50% w 2013 r. do 100% w 2012 r., a zgodność wskazań tego ryzyka wszystkich modeli, badanych w latach 2014–2017, wyniosła od 33,3% w 2015 r. do 83,3% w 2014 r. Na uwagę zasługują dane uzyskane z modelu A-scab w roku 2016 wskazujące na prognozowanie trzech okresów krytycznych przed rozpoczęciem rzeczywistych wysiewów askospor, co należy ocenić krytycznie (Masny, dane niepublikowane).

W badaniach prowadzonych w latach 2011–2013, liczba okresów krytycznych parcha jabłoni prognozowanych modelami: A-scab, AVI-MET MacHardy LW, AVI-MET Mills LW i AVI-MET Mills VPD wyniosła od 21 do 50, najmniej dla AVI-MET Mills LW (średnio 26,3), a najwięcej dla AVI-MET Mills VPD (średnio 41,3). Zgodność terminów, w których wymienione modele prognozowały rozpoczęcie okresu krytycznego w tym samym dniu w poszczególnych latach wyniosła, odpowiednio 17,9; 26,0 i 26,0%.

W latach 2014–2017 liczba okresów krytycznych prognozowanych przez wszystkie sześć modeli wyniosła od 20 (AVI-MET Mills LW i RIMpro-Venturia) do 80 (AVI-MET Mills VPD), przy średniej liczbie tych okresów – 48,0 dla AVI-MET Mills VPD, a dla RIMpro-Venturia i AVI-MET Mills LW, odpowiednio 25,0 i 25,8. Udział terminów, w których sześć badanych modeli prognozowało rozpoczęcie okresu krytycznego w tym samym dniu, wynosił w poszczególnych latach, odpowiednio: 16,7; 11,5; 17,2 i 13,3%. Sygnalizacja okresu krytycznego przez wszystkie modele w tym samym dniu była najczęściej związana z wystąpieniem wysokiego ryzyka infekcji jabłoni, a w czasie infekcji pierwotnych – dodatkowo z największymi wysiewami askospor (> 4% uwolnionego źródła infekcji).

Model AVI-MET Mills VPD niemal corocznie prognozował największą liczbę okresów krytycznych, a w sezonie 2012 dorównał mu jedynie model A-scab. W okresie infekcji pierwotnych, ale przed pojawieniem zarodników konidialnych *V. inaequalis*, AVI-MET Mills VPD również częściej niż inne modele sygnalizował ryzyko infekcji jabłoni mimo braku rzeczywistego wysiewu tych zarodników. Sytuacja taka zdarzyła się w roku 2012 (5 maja), 2014 (27 marca) i 2015 (30 marca i 8 kwietnia). Spośród pozostałych modeli podobna sytuacja miała miejsce w przypadku A-scab (4 kwietnia 2014 i 30 marca 2015) oraz AVI-MET MacHardy LW, AVI-MET Mills LW i MetApple *Venturia inaequalis* (30 marca 2015).

Porównanie liczby terminów rozpoczęcia wszystkich okresów krytycznych w sezonie, prognozowanych przez poszczególne modele, zarówno w latach 2011–2013, jak i w latach 2014–2017, wskazuje na największy brak zgodności w przypadku AVI-MET Mills VPD. W latach 2011–2017 model ten prognozował bowiem od 6 do 46 terminów rozpoczęcia okresów krytycznych (średnio 42,3%) niepo-

krywających się ze wskazaniem modeli A-scab, AVI-MET MacHardy LW i AVI-MET Mills LW, w przypadku których niezgodność wyniosła odpowiednio tylko 5,1; 3,3 i 5,7% (w stosunku do pozostałych modeli). W latach 2014–2017 niezgodność terminów rozpoczęcia okresów krytycznych prognozowanych przez AVI-MET Mills VPD, wynosiła średnio 40,7% i była większa od wskazań modeli: A-scab, AVI-MET MacHardy LW, AVI-MET Mills LW, MetApple *Venturia inaequalis* i RIMpro-Venturia, w przypadku których wynosiła ona odpowiednio: 5,6; 1,7; 8,0; 5,2 i 14,2% (Masny, dane niepublikowane).

Podsumowanie / Concluding remarks

Podsumowując należy stwierdzić, że większość autorów modeli i systemów prognostycznych nie uwzględniła niektórych czynników mających istotny wpływ na precyzję prognozowania i wykorzystanie uzyskanych danych w planowaniu zabiegów ochronnych, zwłaszcza w kontekście obecności i wielkości źródła infekcji pierwotnych jabłoni. Istotny jest także przebieg warunków pogodowych oraz zastosowanie odpowiedniego fungicydu z uwzględnieniem terminu potencjalnej infekcji oraz mechanizmu działania środka. Jeśli rok był „nieparchowy”, to wskazania użytego modelu prognostycznego, chociaż nieprecyzyjne,

mogą być wystarczające do uzyskania skutecznej ochrony. Natomiast przy dużym zagrożeniu chorobowym i sprzyjających rozwojowi parcha warunkach pogodowych, wskazania takie mogą okazać się niezadowolające, co w konsekwencji może przełożyć się na zmniejszenie skuteczności zastosowanych zabiegów. Jednak takiego porównania brak jest w dostępnej literaturze. Należy także dodać, że omówione powyżej badania różnych autorów były prowadzone w wielu przypadkach przez zbyt krótki okres, niepozwalający na w pełni wiarygodną ocenę. Ponadto, w warunkach zmieniającego się klimatu, zwłaszcza w zakresie ilości i struktury opadów, modele opracowane dla innych warunków mogą mieć ograniczoną przydatność w polskich sadach i przez to będą wymagały modyfikacji. Na uwagę zasługuje włoski model A-scab, którego niektóre parametry należy skalibrować uwzględniając jego przydatność w polskich warunkach.

Podziękowanie / Acknowledgements

Publikację dedykujemy śp. Pani Profesor Beacie Meszce w dowód uznania dla jej ogromnego dorobku naukowego, w tym badań nad parchem jabłoni. Wyrażamy także wdzięczność za cenne konsultacje podczas realizacji opisanych badań.

Literatura / References

- Aćimović S.G., Rosenberger D.A. 2018. An introduction to the RIMpro apple scab prediction model. *Scaffolds Fruit Journal* 27 (5): 1–5.
- Aćimović S.G., Wallis A.E., Basedow M.R. 2018. Two years of experience with RIMpro apple scab prediction model on commercial apple farms in eastern New York. *New York State Horticultural Society / Fruit Quarterly* 26 (4): 21–28.
- Agrios G.N. 2005. *Plant Pathology*. Academic Press, Elsevier Science Publishing Co Inc, San Diego, United States, 952 ss. ISBN 978-01-204-45-653.
- Aylor D.E., Anagnostakis S.L. 1991. Active discharge distance of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 81: 548–551.
- Aylor D.E., Kiyomoto R.K. 1993. Relationship between aerial concentration of *Venturia inaequalis* ascospores and development of apple scab. *Agricultural and Forest Meteorology* 63 (3–4): 133–147. DOI: 10.1016/0168-1923(93)90057-0
- Borecki Z. 1962. Z badań nad epidemiologią parcha jabłoniowego (*Venturia inaequalis* (Cooke) Aderh.). [On epidemiology of apple scab (*Venturia inaequalis*, (Cooke) Aderh.)]. *Acta Agrobotanica* 12: 95–104. DOI: 10.5586/aa.1962.016
- Boshuizen A.J., Verheyden C.M. 1994. An agrometeorological network for warnings against scab in Belgium. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences, Supplement* 17: 429–441.
- Bratley C.O. 1937. Incidence and development of apple scab on fruit during the late summer and while in storage. United States Department Agriculture Washington, D.C. Technical Bulletin 563, 46 ss.
- Brook P.J. 1969. Effect of light, temperature, and moisture on release of ascospores by *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 12 (1): 214–227. DOI: 10.1080/00288233.1969.10427090
- Clinton G.P. 1901. Apple scab. University of Illinois, Agricultural Experiment Station Bulletin No 67, 47 ss.
- Creemers P., van Laer S. 2006. Key strategies for reduction of the dependence on fungicides in integrated fruit production. *Phytopathologia Polonica* 39: 19–29.
- Cvjetković B., Mikec I. 1992. Maturation of ascospores of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. in leaves of some apple cultivars. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 27: 189–196.
- Gadoury D.M., MacHardy W.E. 1982a. A model to estimate the maturity of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72: 901–904.
- Gadoury D.M., MacHardy W.E. 1982b. Effects of temperature on the development of pseudothecia of *Venturia inaequalis*. *Plant Disease* 66: 464–468.
- Gadoury D.M., Seem R.C., Rosenberger D.A., Wilcox W.F., MacHardy W.E., Berkett L.P. 1992. Disparity between morphological maturity of ascospores and physiological maturity of asci in *Venturia inaequalis*. *Plant Disease* 76 (3): 277–282. DOI: 10.1094/PD-76-0277

- Gadoury D.M., Stensvand A., Seem R.C. 1998. Influence of light, relative humidity, and maturity of populations on discharge of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 88 (9): 902–909. DOI: 10.1094/PHYTO.1998.88.9.902
- Gendrier J.P. 1983. Mise en oeuvre d'un réseau d'information des résques de tavelure en moyenne vallée due Rhône par la mesure et liutilisation raisonnée facteures cimatiques. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 13 (2): 315–320. DOI: 10.1111/j.1365-2338.1983.tb01619.x
- Goszczyński W., Bielenin A., Nowacka H., Ciecierski W. 1995. Porównanie kilku rejestratorów okresów krytycznych parcha jabłoni w sezonie 1994. 38. Ogólnopolska Konferencja Ochrony Roślin Sadowniczych, Skierniewice, 1–2 lutego 1995: 138–139.
- Hirst J.M., Stedman O.J. 1962. The epidemiology of apple scab (*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.). II. Observations on the liberation of ascospores. *Annals of Applied Biology* 50 (3): 525–550. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1962.tb06047.x
- Hofmaier C. 1994. BIOMAT – a smart tool for apple scab control. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences*, Supplement 17: 253–256.
- James J.R., Sutton T.B. 1982a. A model for predicting ascospore maturation of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72: 1081–1085. DOI: 10.1094/Phyto-72-1081
- James J.R., Sutton T.B. 1982b. Environmental factors influencing pseudothecial development and ascospore maturation of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72: 1073–1080. DOI: 10.1094/Phyto-72-1073
- Jankowski P., Masny S. 2014. An improved method to estimate the uncertainty of models describing the seasonal maturation of *Venturia inaequalis* ascospores. *Canadian Journal of Plant Pathology* 36 (4): 456–469. DOI: 10.1080/07060661.2014.969314
- Jankowski P., Masny S. 2019. Comparison of mathematical models of maturation rate of the airborne *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. ascospores in central Poland. *Journal of Plant Diseases and Protection* 126 (4): 269–279. DOI: 10.1007/s41348-019-00229-5
- Jeger M.J., Butt D.J. 1983. Overwintering of *Venturia inaequalis* the causal agent of apple scab in relation to weather. *Annals of Applied Biology* 103 (2): 201–218. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1983.tb02757.x
- Jones A.L., Aldwinckle H.S., Agnello A.M., Walgenbach J.F. 1990. *Compendium of Apple and Pear Diseases*. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Jones A.L., Lillevik S.L., Fisher P.D., Stebbins T.C. 1980. A microcomputer-based instrument to predict primary apple scab infection periods. *Plant Disease* 64 (1): 69–72. DOI: 10.1094/PD-64-69
- Keitt G.W., Jones L.K. 1926. *Studies of the epidemiology and control of apple scab*. Research Bulletin – Agricultural Experiment Station, University of Wisconsin 73, 104 ss.
- Köllner W., Parker D.M., Becker C.M. 1991. Role of cutinase in the penetration of apple leaves by *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 81: 1375–1379.
- Lasko A.N., Johnson R.S. 1990. A simplified dry matter production model for apple using automatic programming simulation software. *Acta Horticulturae* 276: 141–147. DOI: 10.17660/ActaHortic.1990.276.15
- Li B., Xu X. 2002. Infection and development of apple scab (*Venturia inaequalis*) on old leaves. *Journal of Phytopathology* 150 (11–12): 687–691. DOI: 10.1046/j.1439-0434.2002.00824.x
- MacHardy W.E. 1996. *Apple scab: biology, epidemiology, and management*. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 545 ss. ISBN 978-08-90-542-064.
- MacHardy W.E., Gadoury D.M. 1989. A revision of Mills's criteria for predicting apple scab infection periods. *Phytopathology* 79: 304–310.
- Mancini G., Cotroneo A., Galliano A. 1984. Evaluation of two models for predicting ascospore maturation of *Venturia inaequalis* in Piedmont (NW Italy). *Rivista di Patologia Vegetale, Serie IV*, 20 (1): 25–37.
- Masny S. 2005. Możliwości określenia przebiegu wysiewów zarodników workowych grzyba *Venturia inaequalis* za pomocą wskaźnika stopniodni. *Symposium Naukowe „Aktualne problemy w fitopatologii”*, Lublin, 20–22 września 2005. *Streszczenia*, s. 90.
- Masny S., Bielenin A. 2007. Znaczenie analizy warunków atmosferycznych i wysiewów zarodników workowych grzyba *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. w ochronie jabłoni przed parchem. [The role of analysis of weather conditions and discharges of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. ascospores for control of apple scab]. *Progress in Plant Protection/Postępy w Ochronie Roślin* 47 (2): 193–197.
- Masny S., Bielenin A. 2008. Wpływ warunków atmosferycznych oraz terminów uwalniania zarodników workowych grzyba *Venturia inaequalis* na tempo rozwoju parcha jabłoni w sezonie 2007. [Influence of weather conditions and time of *Venturia inaequalis* ascospore discharge on apple scab development in 2007]. *Progress in Plant Protection/Postępy w Ochronie Roślin* 48 (3): 1077–1080.
- Masny S., Bielenin A. 2009. Porównanie wskazań wysiewów zarodników workowych *Venturia inaequalis* według modelu A-scab z obserwacjami biologicznymi. [Comparison of forecasting of *Venturia inaequalis* development by A-scab model and biological observations]. *Progress in Plant Protection/Postępy w Ochronie Roślin* 49 (1): 228–232.
- Masny S., Jankowski P. 2012. Wpływ czynników meteorologicznych na wysiewy askospor grzyba *Venturia inaequalis* i występowanie okresów krytycznych parcha jabłoni. [Influence of meteorological factors on release of *Venturia inaequalis* ascospores and occurrence of critical infection periods of apple scab]. *Progress in Plant Protection/Postępy w Ochronie Roślin* 52 (3): 638–641. DOI: 10.14199/ppp-2012-111
- Meszka B. 2015. Study of *Venturia inaequalis* pseudothecia development and apple scab severity under Polish conditions. *Folia Horticulturae* 27 (2): 107–114. DOI: 10.1515/fhort-2015-0020
- Meszka B., Masny S. 2006. *Parch jabłoni*. Plantpress Sp. z o.o., Kraków, 68 ss. ISBN 83-89874-31-8.
- Mills W.D. 1944. Efficient Use of Sulfur Dusts and Sprays During Rain to Control Apple Scab. *Cornell Extension Bulletin* 630, 4 ss.
- Mills W.D., Dewey J.E. 1947. Control of diseases and insects in the orchard. *Cornell Extension Bulletin* 711.
- Mills W.D., Laplante A.A. 1951. Diseases and insects in the orchard. *Cornell Extension Bulletin* 711.
- Nowacka H., Cimanowski J. 1985. Evaluation of the methods determining critical periods in scab infection for its control. *Fruit Science Report* 12 (1): 35–39.
- O'Leary A.L., Sutton T.B. 1986. The influence of temperature and moisture on the quantitative production of pseudothecia of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 76: 199–204.

- Pautasso M., Doring T.F., Garbelotto M., Pellis L., Jeger M.J. 2012. Impacts of climate change on plant diseases – opinions and trends. *European Journal of Plant Pathology* 133 (1): 295–313. DOI: 10.1007/s10658-012-9936-1
- Penrose L.J., Heaton J.B., Washington W.S., Wicks T. 1985. Australian evaluation of an orchard based electronic device to predict primary apple scab infections. *Journal of Austrian Institute of Agricultural Science* 51: 74–78.
- Preece T.F., Smith L.P. 1961. Apple scab infection weather in England and Wales, 1956–60. *Plant Pathology* 10: 43–51.
- Rossi V., Giosue S., Bugiani R. 2003. A model simulating deposition of *Venturia inaequalis* ascospores on apple trees. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 33 (3): 407–414. DOI: 10.1111/j.1365-2338.2003.00665.x
- Rossi V., Giosuè S., Bugiani R. 2007. A-scab (Apple-scab), a simulation model for estimating risk of *Venturia inaequalis* primary infections. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 37 (2): 300–308. DOI: 10.1111/j.1365-2338.2007.01125.x
- Rossi V., Ponti I., Marinelli M., Giosuè S., Bugiani R. 2000. A new model estimating the seasonal pattern of air-borne ascospores of *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. in relation to weather conditions. *Journal of Plant Pathology* 82 (2): 111–118.
- Rossi V., Ponti I., Marinelli M., Giosuè S., Bugiani R. 2001. Environmental factors influencing the dispersal of *Venturia inaequalis* ascospores in the orchard air. *Journal of Phytopathology* 149 (1): 11–19. DOI: 10.1046/j.1439-0434.2001.00551.x
- Schuepp H., Siegfried W., Bosshard E. 1984. Gezielte Schorfbekämpfung setzt zuverlässige Überwachung der Infektionsbedingungen voraus. *Schweizerische Zeitschrift für Obst- und Weinbau* 120 (9): 215–227.
- Schwabe W.F.S. 1980. Wetting and temperature requirements for apple leaf infection by *Venturia inaequalis* in South Africa. *Phytophylactica* 12: 69–80. DOI: 10.10520/AJA03701263_513
- Schwabe W.F.S. 1982. Wetting and temperature requirements for infection of mature apples by *Venturia inaequalis* in South Africa. *Annals of Applied Biology* 100 (3): 415–423. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1982.tb01408.x
- Schwabe W.F.S., Jones A.L., Jonker J.P. 1984. Changes in the susceptibility of developing apple fruit to *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 74: 118–121.
- Schwabe W.F.S., Jones A.L., van Blerk E. 1989. Relation of degree-day accumulations to maturation of ascospores of *Venturia inaequalis* in South Africa. *Phytophylactica* 21: 13–16.
- Seem R.C., Shoemaker C.A., Reynolds K.L., Eschenbach E.A. 1989. Simulation and optimization of apple scab management. *IOBC/WPRS Bulletin* 2: 66–87.
- Smith C.A., MacHardy W.E. 1992. The influence of apple cultivar on pseudothecia and ascospore production. *Abstract Phytopathology* 82: 247.
- Stensvand A., Amundsen T., Semb L., Gadoury D.M., Seem R.C. 1998. Discharge and dissemination of ascospores by *Venturia inaequalis* during dew. *Plant Disease* 82 (7): 761–764. DOI: 10.1094/PDIS.1998.82.7.761
- Stensvand A., Eikemo H., Gadoury D.M., Seem R.C. 2005. Use of a rainfall frequency threshold to adjust a degree-day model of ascospore maturity of *Venturia inaequalis*. *Plant Disease* 89 (2): 198–202. DOI: 10.1094/PD-89-0198
- Stensvand A., Gadoury 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 (10): 1046–1053. DOI: 10.1094/PHYTO.1997.87.10.1046
- Stukenbrock E.H., Bataillon T. 2012. A population genomics perspective on the emergence and adaptation of new plant pathogens in agro-ecosystems. *PLoS Pathogens* 8 (9): e1002893. DOI: 10.1371/journal.ppat.1002893
- Sutton T.B., Aldwinckle H.S., Agnello A.M., Walgenbach J.F. 2014. *Compendium of Apple and Pear Diseases and Pests*. Second edition. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 218 ss. ISBN 978-0-89054-433-4.
- Tomerlin J.R., Jones A.L. 1983. Development of apple scab on fruit in the orchard in and during cold storage. *Plant Disease* 67: 147–150. DOI: 10.1094/PD-67-147
- Trapman M. 1994. Development and evaluation of a simulation model for ascospore infection of *Venturia inaequalis*. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences, Supplement* 17: 55–67.
- Villalta O.N., Washington C.W.S., Kita N., Bardon D. 2002. The use of weather and ascospore data for forecasting apple and pear scab in Victoria, Australia. *Australasian Plant Pathology* 31: 205–215. DOI: 10.1071/AP02009
- 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.
- Wrzesień M., Treder W., Klamkowski K., Rudnicki W.R. 2019. Prediction of the apple scab using machine learning and simple weather stations. *Computers and Electronics in Agriculture* 161: 252–259. DOI: 10.1016/j.compag.2018.09.026
- Zhang Y., Crous P.W., Schoch C.L., Bahkali A.H., Guo L.D., Hyde K.D. 2011. A molecular, morphological and ecological reappraisal of *Venturiales* – a new order of *Dothideomycetes*. *Fungal Diversity* 51: 249–277. DOI: 10.1007/s13225-011-0141-x