

Avance de la mortalidad de los bosques de *Austrocedrus chilensis* a escala de paisaje

Ludmila La Manna^{*1,2}, Alina Greslebin^{1,2} y Silvia D. Matteucci^{2,3}

¹Universidad de la Patagonia San Juan Bosco. Ruta 259 Km 16,4, Esquel, Chubut. ²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). ³Grupo de Ecología del Paisaje y Medio Ambiente (GEPAMA), Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón III, Ciudad de Buenos Aires. *Autor de correspondencia: L. La Manna: llamanna@unpata.edu.ar

RESUMEN

Austrocedrus chilensis, ciprés de la cordillera, es una cupresácea endémica de los bosques Andino Patagónicos que sufre una enfermedad conocida como “mal del ciprés”, que provoca la muerte de los árboles. En el área de estudio la mortalidad se encuentra asociada a la acción del patógeno *Phytophthora austrocedrae* que causa la muerte de las raíces y de la zona baja del fuste. Con el objetivo de cuantificar el avance de la enfermedad a escala de paisaje y evaluar los factores asociados, se comparó la distribución de los bosques sintomáticos en dos momentos (T0=2005, T1=2007) en un área dentro del Parque Nacional Los Alerces. En el período analizado la superficie de bosque sintomático sufrió un incremento del 50%. El 98% de esa superficie estuvo localizada en condiciones de alto riesgo de acuerdo a un modelo de riesgo preexistente basado en factores abióticos. Las variables que permitieron discriminar las áreas sintomáticas en T0, las que mostraron síntomas en T1 y las que permanecieron asintomáticas fueron la distancia al Río Grande, la altitud, la distancia a cursos de agua menores y a caminos y senderos. En el área de estudio el avance resultó explicado principalmente por factores abióticos que resultan favorables para el desarrollo de *Phytophthora* y se observó un claro patrón de avance desde las áreas bajas hacia las altas. Estos resultados, sumados a otras evidencias discutidas en el trabajo, sugieren la influencia de factores antrópicos en la dispersión de la enfermedad.

Palabras claves: ciprés de la cordillera, mal del ciprés, patógeno del suelo, *Phytophthora*, pudrición de raíces, Patagonia.

ABSTRACT

Austrocedrus chilensis (cypress) is an endemic Cupressaceae of the Patagonian Andes forests suffering a mortal disease known as “mal del ciprés”. In the study area mortality is associated to the action of the soil pathogen *Phytophthora austrocedrae* that leads to the death of *A. chilensis* roots. In order to describe the spread spatial pattern of the disease at landscape scale and to evaluate the associated factors, the progression of the disease in an internal area from Los Alerces National Park was evaluated. Distribution of symptomatic forest at two different moments (T0=2005, T1=2007) was compared. In that period the symptomatic forest area increased 50%. Ninety eight percent of forest area that became symptomatic was located in high risk site conditions according to a preexistent risk model. Variables that allow discriminating between symptomatic forest in T0, forest that showed symptoms in T1 and forest that remained asymptomatic, were: distance to Rio Grande River, altitude, distance to other water courses, and distance to roads and trails. The advance of mortality was mostly explained by abiotic factors that favor *Phytophthora* development and a progression pattern from the lowlands to uplands was observed. These results along with other evidences discussed in this paper, suggest the involvement of anthropic factors in the spread of the disease.

Key words: cypress, “mal del ciprés”, soil pathogen, *Phytophthora*, death of roots, Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Austrocedrus chilensis (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri, ciprés de la cordillera, es una Cupressaceae endémica de los bosques Andino Patagónicos, de alto valor económico y ecológico. En Argentina se desarrolla entre los 37°7' y 43°44' S en forma discontinua en una franja de 60-80 km de ancho (Pastorino et al., 2006), ocupando ca.141.000 ha (Bran et al., 2002). Su distribución se encuentra determinada por un fuerte gradiente pluviométrico (500-1.700 mm anuales) y distintas condiciones edáficas.

Los bosques de ciprés sufren un proceso de mortalidad masiva, a lo largo de su rango de distribución en Argentina, conocido como “mal del ciprés”. Estudios abordados desde distintas disciplinas evidenciaron que la mortalidad es un complejo de distintas situaciones, con diferente sintomatología (El Mujtar, 2009; Greslebin y Hansen, 2010; Mundo et al., 2010). Se pueden distinguir al menos dos tipos bien diferenciados (Greslebin y Hansen, 2010): (a) Con afección de las raíces en forma de lesiones necróticas en la corteza interna que se extienden desde las raíces hacia el fuste. (b) Muerte retrogresiva de la copa

sin afección de las raíces. El tipo a, que denominamos “enfermedad de las raíces de *A. chilensis*”, constituye el más frecuente en el área de distribución del ciprés en Argentina y está causado por la acción del patógeno *Phytophthora austrocedrae* Gresl. & E.M. Hansen. Ensayos de patogenicidad demostraron que *P. austrocedrae* es un patógeno agresivo tanto en renovales como en individuos adultos y que es la causa de la muerte de los tejidos de las raíces y del bajo fuste de los árboles (Greslebin y Hansen, 2010). Se ha reportado que el accionar de *P. austrocedrae* afecta la fisiología del ciprés, generando disminución de la fotosíntesis neta, la conductancia estomática y la conductividad hidráulica (Vélez et al., 2012).

Estudios a escala de rodal evidenciaron una fuerte asociación entre la enfermedad y condiciones de drenaje impedido (La Manna y Rajchenberg, 2004a; 2004b). Esto a su vez se relaciona con la presencia de *P. austrocedrae*, especie perteneciente al grupo de los mohos acuáticos, cuyo medio de dispersión es a través de zoosporas que requieren de agua para su movilidad (Greslebin et al., 2007). El patrón espacial y temporal de progresión de la enfermedad a escala de rodal está asociado a un proceso de contagio y a factores ambientales que coinciden también con la biología y los requerimientos de *Phytophthora* (La Manna y Matteucci, 2012).

La patología forestal involucra inherentemente la perspectiva de paisaje (Holdenrieder et al., 2004). La heterogeneidad ambiental puede influenciar distintos estadios del proceso de invasión de un patógeno: dispersión, colonización y crecimiento poblacional (Hastings et al., 2005). Así, las enfermedades forestales y su avance están condicionados tanto por factores ambientales como por las características biológicas de los patógenos involucrados (Jules et al., 2002; Meentemeyer et al., 2008). En el caso de la enfermedad de las raíces de *A. chilensis*, la asociación entre la enfermedad y condiciones de drenaje impedido hallada a escala de micrositio (La Manna y Rajchenberg, 2004a; 2004b), se replica a escala de paisaje (Baccalá et al., 1998; La Manna et al., 2008a). Esto permitió el desarrollo de modelos de riesgo de ocurrencia en función de factores abióticos (La Manna et al., 2012).

Los patógenos de los árboles se propagan de acuerdo a patrones espaciales heterogéneos de flujo (conectividad) y aislamiento (Holdenrieder et al., 2004). La conectividad, entendida como el grado en que el paisaje facilita o impide el movimiento del patógeno entre parches de bosque (Taylor et al., 1993), es un factor clave para entender la distribución espacial de una enfermedad forestal (Ellis et al., 2010). Por ejemplo, la dispersión de *Phytophthora lateralis* Tucker y Milbrath, patógeno que ataca los bosques de *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murray) Parly tiene características similares a *P. austrocedrae*, depende tanto de la conectividad por caminos como de la distancia entre los árboles (Jules et al., 2002).

Existen importantes vacíos de información en el estudio de la enfermedad de las raíces de *A. chilensis*. En el marco de la patología de paisaje, temática emergente en un contexto de manejo sustentable del bosque (Holdenrieder et al., 2004), se plantea este estudio cuyo objetivo es evaluar el avance de la enfermedad a escala de paisaje y los factores asociados en un área de interés.

Se plantean los siguientes interrogantes: (i) ¿Cuál es la tasa de avance de la enfermedad de las raíces de *A. chilensis*? (ii) ¿El avance se corresponde con los factores abióticos predisponentes? (iii) ¿Factores antrópicos, como la distancia a caminos o a sectores con uso ganadero, tienen influencia en el avance?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se llevó a cabo en el sector sur del Parque Nacional Los Alerces, ubicado en el Valle del Río Grande, provincia del Chubut. El área analizada cubrió 887 ha de bosque de ciprés. Esta área resulta de interés, no sólo por estar incluida en un área protegida, sino por constituir sitio de estudio de distintas investigaciones en torno a la enfermedad (Floria y Greslebin, 2009; Greslebin y Hansen, 2010; Greslebin et al., 2007; La Manna y Matteucci, 2012; La Manna y Rajchenberg, 2004a, 2004b; Loguercio et al., 2007). En el área de estudio el patrón de mortalidad corresponde al tipo “enfermedad de las raíces de *A. chilensis*” y se ha corroborado la presencia de *P. austrocedrae* (Greslebin y Hansen, 2010).

Patrón de distribución espacial y temporal de la "enfermedad de las raíces de *Austrocedrus chilensis*": Se delimitó la distribución del ciprés en el área de estudio, combinando información de dos mapas preexistentes: uno basado en imágenes SPOT PAN y XS de 10 m de resolución (La Manna et al., 2008b) y otro basado en la interpretación visual de fotografías aéreas, obtenidas en el marco de un inventario forestal (Loguercio et al., 2007).

En los años 2005 y 2007 el área de estudio fue intensamente recorrida, mediante muestreos ad hoc realizados con los guardaparques del sector. Los límites de los parches afectados fueron delimitados mediante la georreferenciación de su perímetro. También se recorrieron y georreferenciaron (tracking) sectores sanos. Esta información de campo, en conjunción con los mapas preexistentes y la interpretación de las fotografías aéreas, permitieron determinar la distribución de la enfermedad en el año 2005 (Tiempo 0; T_0) y en el año 2007 (Tiempo 1; T_1).

En base a las coberturas digitales iniciales (T_0 y T_1), se generaron y procesaron tres nuevas coberturas, correspondientes a la distribución de la enfermedad en T_0 , el avance de la enfermedad en el lapso T_0 - T_1 , y la distribución del bosque que permaneció asintomático. El procesamiento de las coberturas fue realizado mediante el software Arcview 3.3.

Avance de la enfermedad en relación al riesgo: Se evaluó la correspondencia entre el avance de la enfermedad y el riesgo predicho en base a un modelo de riesgo preexistente basado en factores abióticos (Tabla 1). Mediante la herramienta "zonal attributes" del software ERDAS, se obtuvo el valor de máxima probabilidad de riesgo asociada a cada nuevo polígono de ciprés sintomático (i.e., parches asintomáticos en T_0 y sintomáticos en T_1).

Mediante el programa Frasgtat se obtuvo el número de parches y el área afectada asociada a los distintos valores de probabilidad de ocurrencia del mal del ciprés para los tiempos T_0 y T_1 .

En el mapa de distribución de la enfermedad se identificaron las áreas que presentaban nuevos parches sintomáticos. Mediante un muestreo al azar se seleccionaron quince de estos parches que fueron evaluados a campo a fin de corroborar la presencia de *Phytophthora*. Se inspeccionaron árboles sintomáticos en busca de lesiones

necróticas a partir de las cuales se realizaron aislamientos en medio selectivo CMA-PAR [Agar de maíz (17 g l^{-1} , Sigma) con el agregado de 10 mg l^{-1} de Pimaricina, 200 mg l^{-1} de Ampicilina y 10 mg l^{-1} de Rifampicina]. También se tomaron porciones de las mismas que fueron trasladadas al laboratorio para la realización de inmunoensayos ELISA.

Tabla 1. Parámetros del modelo de riesgo (La Manna et al., 2012).

Variable ambiental	$\beta \pm \text{error standard Wald}$	p
Intercepto	19.335 ± 4.634	$17.4 < 0.001$
Distancia a cursos de agua	-4.446 ± 1.234	$13.0 < 0.001$
pH NaF	-0.454 ± 0.399	1.3 0.256
Elevación	-0.019 ± 0.004	$18.7 < 0.001$
Orientación Este relativa	-0.014 ± 0.005	7.6 0.006
Orientación Sur relativa	-0.024 ± 0.006	$16.3 < 0.001$
Pendiente	-0.134 ± 0.046	8.5 0.004

Análisis discriminante: A fin de evaluar las variables asociadas con el avance de la enfermedad, se realizó un análisis discriminante, considerando tres grupos respuesta: bosque sintomático en T_0 ; bosque donde la enfermedad se manifestó a partir de T_1 , y bosque asintomático. Las variables explicativas utilizadas fueron: distancia al Río Grande, distancia a cursos de agua menores, distancia a caminos y sendas, pH NaF del suelo, altitud, orientación y pendiente. Las coberturas de distancia al Río Grande y a otros cursos de agua fueron realizadas a partir de un mapa digital del Instituto Geográfico Nacional (IGN) y mejorado a partir de la interpretación visual de la imagen satelital. Se obtuvo una cobertura de distancia a caminos y sendas a partir de un mapa digital del IGN y de información digital brindada por el Parque Nacional Los Alerces. Las coberturas de altitud, pendiente y exposición fueron derivadas de un modelo digital de elevación de 30m de resolución basado en imágenes Aster (Eckert y Leuggern, 2006). La exposición fue representada por dos variables: exposición sur relativa (i.e., grados desde el norte) y exposición este relativa (i.e., grados desde el oeste). La cobertura de pH NaF del suelo, indicador de la presencia de aluminosilicatos amorfos derivados de la

alteración de ceniza volcánica, fue obtenida a partir de un mapa de suelos (La Manna et al., 2008c).

Las coberturas de sitio fueron convertidas a formato grilla con un tamaño de pixel de 10 x 10 m. La matriz de datos para el análisis estadístico fue generada mediante la herramienta "zonal attributes" del software ERDAS. Esta herramienta permitió obtener los valores medios de cada variable de sitio para los distintos polígonos de ciprés.

Las variables incluidas en el modelo final fueron seleccionadas mediante el método de Stepwise (Afifi y Clark, 1984). Se utilizaron los softwares estadísticos SPSS for Windows e Infostat.

RESULTADOS

En el tiempo 0 el bosque sintomático cubría una superficie de 99 ha, que representa el 11% del bosque de ciprés en el área analizada. En el tiempo 1, es decir, dos años después, el área afectada se incrementó a 148 ha. Así, en el área de estudio y en el período analizado (2005-2007), la enfermedad avanzó a una tasa de 24,5 ha por año (Fig. 1). En todas las áreas de avance de la enfermedad visitadas se corroboró la presencia de lesiones necróticas y en todos los casos se corroboró que estas estaban causadas por *Phytophthora*, ya sea a través del aislamiento de *P. austrocedrae* (aislamiento positivo en el 75% de las áreas visitadas) o bien por resultado positivo de Inmunoensayo ELISA (detección positiva en el 100% de las áreas visitadas).

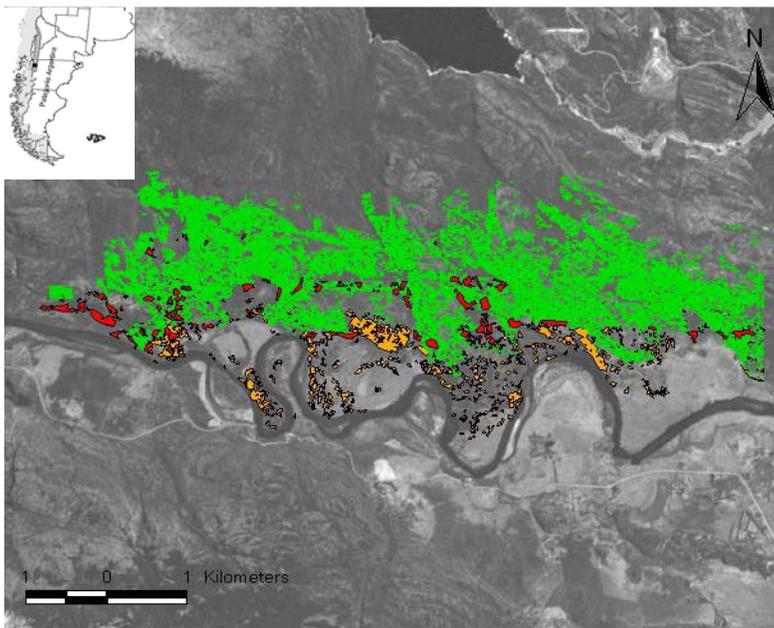


Fig. 1. Distribución de los bosques de *A. chilensis* en Argentina (▭) y ubicación del área de estudio (arriba izquierda), y distribución de las áreas sintomáticas y asintomáticas en T0 y T1: ■ Bosque asintomático; ■ Bosque con síntomas de enfermedad en el año 2005 (T0); ■ Bosque donde la enfermedad avanzó en el lapso 2005-2007.

Avance de la enfermedad en relación al riesgo:

De acuerdo al modelo de riesgo basado en factores abióticos, el 98% de los nuevos parches afectados se localizaron en condiciones de alto riesgo. El 2% de parches restante se localizó en condiciones de riesgo moderado y aledaños a parches previamente enfermos.

El número de parches de bosque sintomático y el área afectada guardaron una relación positiva con el riesgo de ocurrencia tanto en T₀ como en T₁

(Fig. 2a, 2b). A su vez, el incremento en número de parches afectados y en área afectada aumentaron exponencialmente conforme las condiciones de sitio fueron más propicias para el desarrollo de *Phytophthora* (Fig. 2c, 2d). Se evidenció que a probabilidades muy altas ($p > 0.9$) la superficie de bosque enfermo aumentó, no tanto por generación de nuevos parches, sino principalmente por extensión de los parches ya afectados (Fig. 2c, 2d).

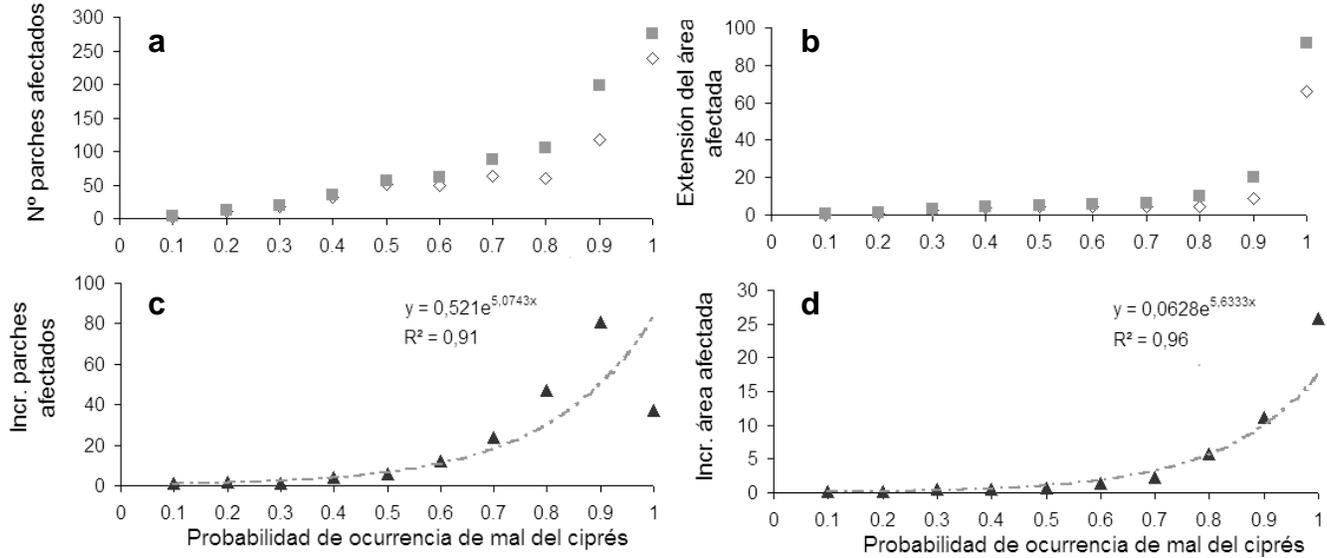


Fig. 2: a) Número de parches y b) Extensión del área afectada, en función del riesgo en T_0 (\diamond) y en T_1 (\square). c) Incremento del número de parches y d) Incremento del área afectada en el lapso T_0 - T_1 .

Distribución espacial de los bosques sintomáticos: En el mapa de avance de la enfermedad se observó que los parches enfermos en el T_0 fueron aquellos más cercanos al Río Grande y que el avance de la enfermedad se registró hacia zonas más altas, permaneciendo asintomáticos aquellos bosques más alejados del Río Grande (Fig. 1). Esta evidencia visual fue corroborada estadísticamente mediante el análisis discriminante. Las variables incluidas en el modelo final, que permitieron discriminar los bosques sintomáticos en T_0 , en T_1 y el bosque que permaneció asintomático, fueron la distancia al Río Grande, la altitud, la distancia a cursos de agua menores y a caminos y senderos (Fig. 3). El

primer eje canónico explicó el 91% de la varianza y permitió ubicar los bosques asintomáticos hacia valores positivos del eje 1, i.e., en sitios de mayor altitud y alejados del Río Grande. Por el contrario, los sitios afectados en T_0 se ubicaron hacia valores negativos del eje canónico 1, i.e., sitios bajos cercanos al Río Grande. Aquellos sitios donde la enfermedad avanzó en el lapso 2005-2007 se asociaron también a valores negativos del eje 1, aunque mayores que los correspondientes a T_0 (Fig. 3). El centroide de los sitios donde la enfermedad avanzó tendió a ubicarse también hacia valores negativos del eje canónico 2, estando asociado a menores distancias a cursos de agua y caminos.

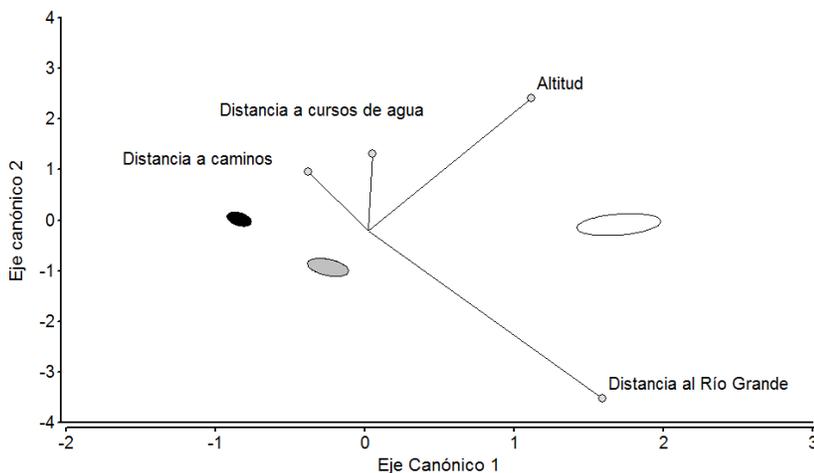


Fig. 3. Gráfico biplot del análisis discriminante mostrando las variables (vectores) y la ubicación de los centroides: bosque asintomático (\square), bosque con síntomas de enfermedad en el año 2005 (\blacksquare); bosque donde la enfermedad avanzó en el lapso 2005-2007 (\square).

DISCUSIÓN

En el área de estudio la superficie afectada se incrementó un 50% en un período de dos años y este avance resultó explicado principalmente por factores abióticos que resultan favorables para el desarrollo de *Phytophthora*; i.e. alto riesgo según el modelo. Este resultado coincide con estudios realizados a escala de rodal, que evidenciaron que el avance de la enfermedad está condicionado por factores abióticos relacionados con alta humedad del suelo (La Manna y Matteucci, 2012).

La enfermedad avanzó desde el Río Grande hacia los sectores más altos. La aparición de síntomas no ocurrió simultáneamente en todos los sitios predisponentes sino que existió un claro patrón de avance desde las áreas más bajas. Estas áreas bajas concentran la actividad humana, ganadera y forestal, escasa pero presente, en el área de estudio.

El mapa de distribución de la enfermedad en todo el Valle del Río Grande, muestra que en el año 2005 el área afectada era un 24% de la superficie total de ciprés (La Manna et al., 2008b), mientras que en la porción correspondiente al área de estudio, que constituye un área natural protegida, la superficie afectada en 2005 (T_0) fue sólo el 11%. La diferencia en los porcentajes de superficie afectada dentro y fuera del área protegida, y el patrón de avance descrito en este estudio sugieren la influencia de factores antrópicos en la progresión de la enfermedad.

El patrón espacial de distribución y avance de la enfermedad coincide con el patrón esperado para un patógeno exótico, ya que se observa un avance progresivo a partir de una posible área de ingreso (el Río Grande y/o caminos asociados a actividad humana en las zonas bajas). Si bien se desconoce el origen geográfico de *P. austrocedrae*, todas las evidencias, incluyendo la diversidad genética de las poblaciones de Patagonia, indican que este organismo no es nativo de la región (Vélez et al., 2013). Las recorridas de campo evidenciaron que los bosques donde la enfermedad avanzó se asocian a sectores aledaños a caminos y senderos, coincidiendo con los resultados del análisis discriminante, o bien con sectores donde hay rastros de jabalíes. *P. austrocedrae*, al igual que otras especies del género, tiene la capacidad de formar y liberar zoosporas (estructuras de

reproducción asexual) en grandes cantidades y en pocos días cuando las condiciones ambientales son adecuadas (Greslebin et al., 2007). De esa manera, las zoosporas inmersas en barro pueden quedar adheridas a las ruedas de los vehículos, al calzado de las personas, o a las patas de los animales, y ser así trasladadas a nuevos lugares a través de un proceso de dispersión pasiva, tal como ocurre con otras *Phytophthoras* que son patógenos forestales en otras partes del mundo (Roth et al., 1987; Colquhoun y Hardy, 2000; Hansen et al., 2000; McDougall et al., 2002). No se registraron daños en la corteza externa de los árboles que pudieran ser atribuidos a la acción de jabalíes pero se considera que estos son potenciales agentes de dispersión de la enfermedad. Está planificada la realización de estudios específicos para determinar la validez o no de esta suposición.

El patrón y la velocidad de avance de la enfermedad evidencian que es imperioso aplicar pautas de manejo a fin de limitar su dispersión. Las experiencias con enfermedades similares en otros lugares del mundo (Roth et al., 1987; Hansen et al., 2000), muestran que las acciones se deben concentrar en evitar la dispersión de suelo con inóculo. Entre las medidas sugeridas pueden incluirse: i) evitar la apertura de caminos hacia sitios sanos, ii) restringir el acceso del ganado, iii) considerar el aspecto de la humedad del suelo para definir los períodos de realización de actividades en el bosque, iv) en períodos húmedos impedir el ingreso de vehículos o cualquier otro elemento que pueda transportar barro a sitios sanos (ej. cierre de caminos y senderos que atraviesen sitios sanos), v) realizar obras viales que disminuyan lo máximo posible la afluencia de agua y barro desde sitios afectados hacia las rutas, caminos y senderos y disminuyan las condiciones de anegamiento de los mismos, vi) no construir canales ni modificar cursos de agua pendiente arriba de los bosques asintomáticos.

CONCLUSIONES

Si bien la percepción generalizada es que la enfermedad ha avanzado en el tiempo, este es el primer estudio que evalúa su progresión a escala de paisaje, mostrando fehacientemente que, en el área de estudio, la enfermedad está en avance. Si bien el período y la superficie evaluados son

acotados, ponen en evidencia una velocidad de aumento preocupante.

En el área de estudio el modelo de riesgo basado en factores abióticos mostró una alta capacidad predictiva, lo que indica la utilidad de desarrollar este tipo de modelos para otras áreas. A su vez, estudios como el aquí presentado deberían ser replicados en otras áreas para determinar la

progresión de la enfermedad en distintas condiciones de sitio y uso.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Administración de Parques Nacionales por facilitarnos el acceso al área de estudio. Agradecemos al guardaparque Iván Hoermann y al técnico forestal Juan Monges por su colaboración en las tareas de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Affi, A.A. y V. Clark. 1984. Computer-Aided Multivariate Analysis. Lifetime Learning 3 Publications. Belmont, USA. 458 p.
- Baccalá, N., P. Rosso, M y Havrylenko. 1998. *Austrocedrus chilensis* mortality in the NahuelHuapi National Park (Argentina). *Forest Ecology and Management* 109: 261-269.
- Bran, D., A. Pérez, D. Barrios, M. Pastorino y J. Ayesa. 2002. Ecoregión valdiviana: distribución actual de los bosques de "ciprés de la cordillera" (*Austrocedrus chilensis*) – Escala 1:250.000. Bariloche, Argentina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Administración de Parques Nacionales, Fundación Vida Silvestre. 12 p. (Informe preliminar).
- Colquhoun, I.J. y G.E. Hardy. 2000. Managing the risk of *Phytophthora* root and collar rot during bauxite mining in the *Eucalyptus marginata* (Jarrah) Forest of Western Australia. *Plant Disease* 84: 116-127.
- Eckert, S. y A.G. Leuggern. 2006. A contribution to sustainable forest management in Patagonia. Object-oriented classification and forest parameter extraction based on ASTER and Landsat ETM? data. Thesis, Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Zürich.
- El Mujtar, V. 2009. Análisis integrado de factores genéticos, bioéticos y abióticos para la formulación de una nueva hipótesis sobre la etiología del "mal del ciprés". Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Ellis, A.M., T. Václavík y R.K. Meentemeyer. 2010. When is connectivity important? A case study of the spatial pattern of sudden oak death. *Oikos* 119(3): 485–493
- Floria M.P. y A.G. Greslebin. 2009 "Mal del Ciprés" disease: analysis of the association between aerial symptoms and vitality of trees. En: Goheen Frankel (Eds.) *Phytophthoras* in Forests and Natural Ecosystems. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Southwest Research Station Albany, CA. General Technical Report PSW-GTR-221: 282-283
- Greslebin, A.G. y E.M. Hansen. 2010. Pathogenicity of *Phytophthora austrocedrae* on *Austrocedrus chilensis* and its relation with "Mal del Ciprés" in Patagonia. *Plant Pathology* 59, 604-612.
- Greslebin, A.G., E.M. Hansen y W. Sutton. 2007. *Phytophthora austrocedrae* sp. nov., a new species associated with *Austrocedrus chilensis* mortality in Patagonia (Argentina). *Mycological Research* 11(3): 308-316.
- Hansen, E.M., D.J. Goheen, E.S. Jules y B. Ullian. 2000. Managing Port-Orford-Cedar and the introduced pathogen *Phytophthora lateralis*. *Plant Disease* 84: 4-14.
- Jules E.S., M.J. Kauffman, W.D. Ritts y A.L. Carroll. 2002. Spread of an invasive pathogen over a variable landscape: a nonnative root rot on Port Orford cedar. *Ecology* 83: 3167–3181.
- Hastings, A., K. Cuddington, K. Davies, C.J. Dugaw, S. Elmendorf, A. Freestone, S. Harrison, M. Holland, J. Lambrinos, U. Malvadkar, B.A. Melbourne, B.A. Moore, C. Taylor y D. Thomson. 2005. The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters* 8: 91–101
- Holdenrieder O., M. Pautasso, P. Weisberg y D. Lonsdale. 2004. Tree diseases and landscape processes: the challenge of

- landscape pathology. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 446-452.
- La Manna, L. y S.D. Matteucci. 2012. Spatial and temporal patterns at small scale in *Austrocedrus chilensis* diseased forests and their effect on disease progression. *European Journal of Forest Research* 131(5): 1487-1499. DOI: 10.1007/s10342-012-0617-6.
- La Manna, L. y M. Rajchenberg. 2004a. The decline of *Austrocedrus chilensis* forests in Patagonia, Argentina: soil features as predisposing factors. *Forest Ecology and Management* 190: 345-357.
- La Manna, L. y M. Rajchenberg. 2004b. Soil properties and *Austrocedrus chilensis* decline in Central Patagonia, Argentina. *Plant and Soil* 263: 29-41.
- La Manna, L., S.D. Matteucci y T. Kitzberger. 2008a. Abiotic factors related to the incidence of *Austrocedrus chilensis* disease at a landscape scale. *Forest Ecology and Management* 256: 1087-1095.
- La Manna, L., F. Carabelli, M. Gómez y S.D. Matteucci. 2008b. Disposición espacial de parches de *Austrocedrus chilensis* con síntomas de defoliación y mortalidad en el Valle 16 de Octubre (Chubut, Argentina). *Bosque* 29(1): 23-32.
- La Manna, L., C. Buduba y J. Irisarri. 2008c. Los Suelos del Valle 16 de Octubre, Provincia del Chubut. *Patagonia Forestal* 14(2): 13-16.
- La Manna, L., S.D. Matteucci y T. Kitzberger. 2012. Modelling potential *Phytophthora* disease risk in *Austrocedrus chilensis* forests of Patagonia. *European Journal of Forest Research* 131(2): 323-337.
- Loguercio, G.A., L. Chauchard, D. Mohr Bell, D. Zapiola, D. y Rodano. 2007. Inventario forestal para el manejo de un bosques de ciprés de la cordillera afectado por el " mal del ciprés" en el área de reserva del Parque Nacional Los Alerces. Informe de avance I, marzo 2007.
- McDougall, K.L., G.E. Hardy y R.J. Hobbs. 2002. Distribution of *Phytophthora cinnamomi* in the northern jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest of Western Australia in relation to dieback age and topography. *Australian Journal of Botany* 50: 107-114.
- Meentemeyer, R.K., B. Anacker, W. Mark y D. Rizzo. 2008. Early detection of emerging forest disease using dispersal estimation and ecological niche modeling. *Ecological Applications* 18: 377-390.
- Mundo, I.A., V.A. El Mujtar, M. Perdomo, L. Gallo, R. Villalba y M. Barrera. 2010. *Austrocedrus chilensis* growth decline in relation to drought events in northern Patagonia, Argentina. *Trees* 24(3): 561-570.
- Pastorino, M., M. Fariña, D. Bran y L. Gallo. 2006. Extremos geográficos de la distribución natural de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 41: 307-311.
- Roth, L.F., R.D. Harvey y J.T. Kliejunas. 1987. Port-Orford-Cedar Root Disease. United States Department of Agriculture Forest Service Pacific Northwest Region R6 FPM PR 010 91. Retrieved March 1, 2009, from www.fs.fed.us/r6/nr/fid/fidls/poc.htm.
- Taylor, P.D., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573.
- Vélez, M.L., P.V. Silva, O. Troncoso y A.G. Greslebin. 2012. Alteration of physiological parameters of *Austrocedrus chilensis* by the pathogen *Phytophthora austrocedrae*. *Plant Pathology* 61(5): 877-888.
- Vélez, M.L., M.P. Coetzee, M.J. Wingfield, M. Rajchenberg y A.G. Greslebin. 2013. Evidence of low levels of genetic diversity for the *Phytophthora austrocedrae* population in Patagonia, Argentina. *Plant Pathology* 63: 212-220. DOI: 10.1111/ppa.12067