

University of Lleida
Higher Technical School of Agrarian Engineering of Lleida
Doctorate Programme on Agricultural, Forest and Food Systems

**Management and diseases' spread in declining
silver fir (*Abies alba*) forests of the Spanish
Pyrenees**

The case of *Armillaria*, *Heterobasidion annosum*, *Viscum album*
and *Melampsorella caryophyllacearum*

Jonàs Oliva Palau

University of Lleida
Higher Technical School of Agrarian Engineering of Lleida
Doctorate Programme on Agricultural, Forest and Food Systems

**Management and diseases' spread in declining
silver fir (*Abies alba*) forests of the Spanish
Pyrenees**

The case of *Armillaria*, *Heterobasidion annosum*, *Viscum album*
and *Melampsorella caryophyllacearum*

Jonàs Oliva Palau

Forest protection section
Forest Technology Centre of Catalonia
Solsona, Spain

Doctoral dissertation

Solsona 2007

Supervisor: Dr. Carlos Colinas González
University of Lleida
Lleida, Spain

Co-supervisor: Dr. José Antonio Bonet Liedós
University of Lleida
Lleida, Spain

Reviewers: Dr. José Julio Camarero
Centro de Investigación Agroalimentaria, Gobierno de Aragón
Zaragoza, Spain

Dr. Julio Díez Casero
University of Palencia
Palencia, Spain

This dissertation is presented herein in both languages English and Catalan.

La tesis es presenta aquí escrita en dues llengües, anglès i català.

Abstract in Catalan

El decaïment de l'abet (*Abies alba*) va començar als anys 90 als Pirineus espanyols sense una causa clara que l'expliqués. Les condicions climàtiques de la darrera part del segle XX semblen estar associades al començament d'aquest fenomen. Paral·lelament als processos de decaïment, apareixen nombroses alertes de plagues i patògens que afecten aquests boscos, fet que fa necessari conèixer la relació entre aquests agents biòtics i l'actual decaïment. Els Pirineus han estat utilitzats per l'home durant segles; la gestió i la dinàmica dels Pirineus, han de ser també considerats quan es pretén i) entendre si les condicions ambientals, la gestió i la dinàmica forestal estan associades a l'actual decaïment de l'abet, parant especial atenció al paper que determinats patògens com ara *Viscum àlbium*, *Armillaria*, *Heterobasidion annosum* i *Melampsorella caryophyllacearum* puguin tenir en el procés, mitjançant; ii) l'estudi de la seva epidemiologia i la identificació de quina és la gestió associada a la seva incidència i severitat. Es van mesurar 29 parcel·les escollides a l'atzar en avetoses dels Pirineus. A cada una de les parcel·les es va mesurar el decaïment dels arbres i la presència de patògens o plagues. Es va mesurar, també, la incidència d'*Armillaria* i *H.annosum* a l'interior dels arbres, mitjançant el cultiu de cilindres de fusta extrets de l'interior del tronc. Es va mesurar la presència de patògens a les soques i als arbres morts. Les soques i els arbres morts van ser utilitzats per estimar la composició d'espècies arbòries que hi havia en un passat. Es van mesurar 42 variables per tal de descriure els arbres, les condicions ambientals i la gestió que s'havia dut a terme en cada una de les parcel·les. Es van recollir mostres d' *Armillaria* i *H. annosum*, es van cultivar i es van identificar mitjançant tècniques moleculars d'anàlisi de l'ADN. Per examinar algunes de les hipòtesis plantejades va ser necessari emprar models mixtos no lineals a causa de la falta de normalitat i de la correlació espacial de les dades. Un 15% i un 10% dels avets dels Pirineus estaven defoliats i cloròtics, respectivament. Els arbres de l'estrat dominant eren els que presentaven més decaïment. Cap característica de la massa es va trobar associada al decaïment dels arbres. Es va observar que l'abet havia augmentat la seva àrea basimètrica en els últims anys i que els pins (*Pinus sylvestris* i *P. uncinata*) n'havien perdut. Les pèrdues d'àrea basimètrica de l'abet van ser, en la majoria dels casos, degudes a augments d'àrea basimètrica de faig (*Fagus sylvatica*); aquest fet es va trobar associat a la presència de danys sobre la regeneració d'abet produïts per ungulats. La presència de *V. album* es va veure associada a la mortalitat i al decaïment de l'abet. En boscos purs es va observar que *V. album* s'havia dispersat fàcilment entre i dins dels arbres, però en masses mixtes la dispersió de *V. album* semblava significativament reduïda. *H. abietinum* va ser identificat als Pirineus i la seva severitat a les soques era més alta en aquells boscos on les tallades havien afectat un major percentatge d'abet respecte a altres espècies forestals. La presència de *H. abietinum* es va veure associada amb la presència de *V. album*. La mortalitat d'abet era més gran quan els dos patògens apareixien junts. El rovell *M. caryophyllacearum* es va trobar associat al decaïment de l'abet. Aquest és un fong comú als Pirineus i la seva severitat era més alta en masses amb una major presència de plantes tolerants a l'ombra al sotabosc. *A. cepistipes* és l'espècie del gènere *Armillaria* més freqüent a les avetoses. *A. ostoyae* es va trobar més freqüentment en masses situades a major altitud, i on l'abet estava colonitzant més ràpidament altres tipus de bosc. El decaïment de l'abet és relativament baix i és més evident en els arbres dominants de la massa, cosa que suggereix que es podria tractar d'aquells arbres deixats després de les tallades com a arbres de llavor. *V. album* sembla ser el patògen amb un paper més important en el decaïment de l'abet. La seva severitat podria estar associada a l'augment de la temperatura als Pirineus i podria haver estat afavorida per la presència de *H. abietinum*. *Armillaria* sembla tenir un paper notable en la dinàmica dels boscos de pi i abet. *M. caryophyllacearum* sembla trobar unes millors condicions per infectar avets en masses tancades que en masses obertes. Un augment de la sequera als Pirineus sembla que ha incitat el decaïment de les avetoses. La gestió sembla que en general ha afavorit l'abet, però podria haver predisposat determinats arbres a decaure. L'augment de la diversitat d'espècies i la reducció de la competència s'haurien d'examinar com a possibles tècniques per augmentar la salut d'aquests boscos.

Paraules clau: *Abies alba*, boscos de muntanya, epidemiologia, patologia forestal, dinàmica forestal, fongs de podridura d'arrel, gestió forestal, decaïment forestal, vesc, rovell d'escombra de bruixa de l'abet, *Heterobasidion abietinum*.

Abstract in English

Silver fir (*Abies alba*) decline was reported in the 1990s in the Spanish Pyrenees without a clear explanation of its occurrence. Climatic conditions of the last part of the 20th century seem associated with the onset of the decline. In parallel with the decline process numerous reports of high incidences of pest and pathogen appeared making necessary to understand the role of the biotic factors in this process. Pyrenean forests have been used for centuries by humans, the role of management and the dynamics of these forests should also be considered when aiming to i) elucidate whether the environmental conditions, the management and the forest dynamics are associated to the fir decline in the Spanish Pyrenees, paying special attention to the role of the critical pathogens *Viscum album*, *Armillaria*, *Heterobasidion annosum* and *Melampsorella caryophyllacearum*, by means of ii) studying their epidemiology and to identify the management practices that are associated to their incidence and severity. Twenty nine randomly selected stands were measured throughout the Pyrenees. In each stand all living trees were observed for symptoms of decline and for pathogen evidences. *Armillaria* and *H. annosum* incidence in living trees was also assessed by culturing inner wood cores. Stumps and dead trees were observed for the presence of pathogen signs, and were used for assessing the past species composition of present fir stands. Up to 42 variables were measured describing the trees characteristics and the environmental conditions and the management practised in the stands. *Armillaria* and *H. annosum* samples were collected, cultured and afterwards typed by molecular techniques. Hypotheses were often tested by means of non-linear mixed models due to the lack of normality and the spatial correlation of the data. Defoliation and chlorosis were observed in 15% and 10% of trees respectively. Decline symptoms appeared more often in the dominant layer trees. No stand variables seemed associated with the decline. Silver fir basal area increases were observed coupled with pines (*Pinus sylvestris* and *P. uncinata*) basal area losses. Fir losses were mostly due to beech (*Fagus sylvatica*) colonisations and correlated with ungulate browsing of fir seedlings. *V. album* correlated with both decline and mortality of fir. *V. album* was found spreading easily between and within trees in pure fir stands, whilst in mixed stands seemed to find significant difficulties of spread. *H. abietinum* was identified in the Pyrenees and its severity on stumps was higher where cuttings had focussed more in silver fir than in other tree species. *H. abietinum* presence related with *V. album* presence and the silver fir mortality was higher where both species appeared together. *M. caryophyllacearum* was also found associated to fir decline. This rust fungus was frequent in Pyrenees and its severity appeared associated with the presence of shade tolerant plants in the understory of the stands. *A. cepistipes* was the most frequent *Armillaria* species in silver fir stands. *A. ostoyae* was more frequent in higher elevations and related to the increase of silver fir against other tree species. Silver fir decline incidence is relatively low and is more evident on dominant trees. Their characteristics suggest that they were those left after cuttings. *V. album* was the most likely pathogen implied in the decline of silver fir. Its severity could associate to the warming conditions of Pyrenees, and might be enhanced by the presence of *H. abietinum* in the stands. *Armillaria* seems to play a role in the dynamics of silver fir-pine forests. *M. caryophyllacearum* infection could find better infection chance in thick than in open stands. Aridity conditions of the second half of the 20th century seem to have incited the onset of decline. Management practices seem to have favoured silver fir in the Pyrenees, but also might have predisposed some trees to decline. Altogether, either the promotion of mixed stands or the reduction of the competition could be tested to improve the health of these forests.

Keywords: *Abies alba*, mountain forests, epidemiology, forest pathology, forest dynamics, root rot pathogens, forest management, forest decline, mistletoe, fir broom rust, *Heterobasidion abietinum*.

Abstract in Spanish

El decaimiento del abeto (*Abies alba*) empezó en los años 90 en los Pirineos sin una causa clara que lo explicara. Las condiciones climáticas de la última parte del siglo XX parecen asociadas al comienzo de este proceso. Paralelamente al proceso de decaimiento aparecieron numerosas alertas de plagas y patógenos que estaban afectando estos bosques. Los Pirineos han sido usados durante siglos por el hombre, la gestión y la dinámica de estos debe ser tomada en cuenta cuando se pretende i) entender si las condiciones ambientales, la gestión y la dinámica forestal están asociadas al presente decaimiento del abeto, haciendo hincapié en el papel que determinados patógenos como *Viscum album*, *Armillaria*, *Heterobasidion annosum* y *Melampsorella caryophyllacearum* podrían tener en el proceso, mediante ii) el estudio de su epidemiología y mediante la identificación de cual es la gestión asociada a su incidencia y severidad. Se midieron 29 parcelas escogidas al azar en abetales del Pirineo. En cada una de las parcelas se midieron los síntomas de decaimiento y la presencia de signos y síntomas de ataques de plagas y patógenos en todos los árboles vivos. Se midió también la presencia de *Armillaria* y *H. annosum* mediante el cultivo de cilindros de madera extraídos del interior del tronco. Se midió la presencia de patógenos y plagas en árboles muertos y tocones. Los árboles muertos y los tocones se usaron para estimar la composición de especies arbóreas que tenían las parcelas en el pasado. Se midieron 42 variables para describir los árboles, las condiciones ambientales y la gestión que se había practicado en las parcelas. Se recogieron muestras de *Armillaria* y *H. annosum*, se cultivaron y se identificaron mediante técnicas moleculares de análisis del ADN. En ciertos casos fue necesario usar modelos mixtos no lineales, debido a la falta de normalidad y a la correlación espacial de los datos. Un 15% y un 10% de los abetos del Pirineo fueron considerados defoliados y cloróticos, respectivamente. Los árboles del estrato dominante fueron aquellos que mostraron un mayor decaimiento. Ninguna característica de masa se vio asociada al decaimiento de los árboles. Se observó que el abeto había aumentado su área basimétrica en los últimos años, y que la de los pinos (*Pinus sylvestris* y *P. uncinata*) había disminuido. Las pérdidas de área basimétrica del abeto se debieron en la mayoría de los casos a un aumento de área basimétrica del haya (*Fagus sylvatica*), este hecho se vio también asociado a la presencia de daños sobre la regeneración de abeto producidos por ungulados. La presencia de *V. album* se encontró asociada al decaimiento y a la mortalidad del abeto. En masas puras se vio que *V. album* se había dispersado fácilmente entre y dentro de los árboles, pero en masas mixtas esta dispersión se había visto significativamente reducida. *H. abietinum* fue identificado en los Pirineos y su severidad era mayor en aquellos bosques donde las cortas habían afectado a un mayor porcentaje de abeto respecto a otras especies forestales. La presencia de *H. abietinum* se vio asociada a la presencia de *V. album* y la mortalidad de abeto fue mayor donde ambos patógenos ocurrían juntos. La roya *M. caryophyllacearum* se vio asociada al decaimiento del abeto. Este hongo pareció ser común en los Pirineos, pero su severidad era más alta en aquellas masas con un sotobosque con un mayor porcentaje de plantas tolerantes a la sombra. *A. cepistipes* fue la especie del género *Armillaria* más frecuente en los abetales. *A. ostoyae* se observó más frecuentemente en masas situadas a mayor altitud, y en aquellas en las que el abeto estaba colonizando más rápidamente otros tipos de bosque. El decaimiento del abeto es relativamente bajo en los Pirineos, afecta a los árboles dominantes de la masa, lo que sugiere que podría tratarse de aquellos árboles dejados después de las cortas como árboles de semilla. *V. album* parece el patógeno con un papel más importante en el decaimiento del abeto. Su severidad podría estar asociada al aumento de temperatura registrado en los Pirineos, y podría haber estado favorecida por la presencia de *H. abietinum*. *Armillaria* parece tener un papel notable en la dinámica de los bosques de pino y abeto, y podría estar asociada al aumento de *F. sylvatica* observado en los abetales. *M. caryophyllacearum* parece encontrar mejores condiciones para infectar el abeto en masas cerradas que en masas abiertas. El aumento de la sequía registrado en el Pirineo parece que ha incitado el decaimiento en el Pirineo. La gestión en general ha favorecido al abeto, sin embargo podría haber predisuesto a determinados árboles a decaer. El aumento de la diversidad de especies así como una reducción de la competencia deberían examinarse como posibles técnicas para aumentar la salud de estas masas.

Palabras clave: *Abies alba*, bosques de montaña, epidemiología, patología forestal, dinámica forestal, hongos de pudrición de raíz, gestión forestal, decaimiento de los bosques, muérdago, roya de escoba de bruja del abeto, *Heterobasidion abietinum*.

Contents

Introduction	1
I. Silver fir decline	1
The Pyrenean silver fir forests	1
Silver fir decline in Spanish Pyrenees.....	1
Forest decline: general concepts	1
Climate and growth on silver fir decline	2
Management and dynamics of silver fir stands.....	2
Regeneration of silver fir	3
Silver fir decline assessments.....	3
II. The role of pathogens in silver fir decline	4
Root and butt rot pathogens.....	4
Mistletoe	5
Fir broom rust.....	6
Aims of the thesis	7
Papers	8
General discussion	9
Concluding remarks.....	12
Acknowledgements.....	13
Introducció.....	14
III. El decaïment de l'abet	14
Les avetoses dels Pirineus	14
El decaïment de l'abet als Pirineus	14
El decaïment dels boscos: conceptes generals.....	15
El clima i el creixement i el decaïment de l'abet	15
La gestió i la dinàmica de les avetoses	16
La regeneració de l'abet.....	17
L'amidament del decaïment de l'abet	17

IV. El paper dels patògens en el decaïment de l'abet.....	18
Patògens de podridura d'arrel i de soca	18
El vesc.....	19
El rovell d'escombra de l'abet	20
Objectius de la tesis.....	21
Manuscrits	22
Discusió general.....	23
Conclusions.....	26
Agraïments.....	27
References	28

Introduction

I. Silver fir decline

The Pyrenean silver fir forests

Silver fir (*Abies alba* Mill.) is a conifer tree species that commonly grows in mountain regions of Europe. The northern limit of its distribution area is in Byelorussia, whilst the south-westernmost limit occurs in Spain. The eastern-most populations are in Romania. In Spain according to the National Inventory covers more than 40.000 hectares concentrated in the main and peripheral range of mountains of the Pyrenees.

In the Pyrenees, the main populations are those of the central Pyrenees, in the upper valleys of the Pallars Sobirà county and in the Vall d'Aran county in the province of Lleida. Western and eastern populations tend to be more scattered. Some isolated populations occur in several peripheral mountain ranges located further in the south of the main Pyrenean mountain range, the southernmost of which is the one in the Montseny Mountain, in the Barcelona province.

In southern Europe, silver fir occurrence is mainly constrained by drought conditions (AUSSENAC 2002). Thus, in the Pyrenees it requires at least 1000 mm of rainfall with at least 300 mm in the summer, and mean temperatures between -3°C and 0°C for the coldest month, and between 15°C and 18°C for the warmest (BLANCO *et al* 1997). Populations can occur in sites with lower annual rainfall where the summer drought can be compensated due to deep soils (BLANCO *et al* 1997). In Italy it appears at places with mean annual temperatures 9-11°C (BERNETTI 1995). In the Alps, intense winter frosts limit the occurrence of this species (ROLLAND *et al* 1999).

In the Spanish Pyrenees, silver fir stands are mostly found in the highest quality sites. They usually grow in north facing slopes of mountain ranges (GUYON 1998). In lower elevations, this species tends to mix with *Pinus sylvestris* L. where the summer drought pressure is higher, or with *Fagus sylvatica* L. in sites under Atlantic influence. The upper limit consists of mixed forests with *Pinus uncinata* Ram. (BLANCO *et al* 1997).

Silver fir decline in Spanish Pyrenees

During the 1970's and 80's forest decline was detected in forests of Central Europe and North-America, entailing low growth and mortality (BLANK 1985; SCHÜTT and COWLING 1985; KRAUSE *et al* 1986). First hypothesis associated forest decline with environmental pollution, but later this idea was rejected and the phenomenon was found of a higher complexity (KANDLER 1993).

High mortality processes affected silver fir forests of the Pyrenees during the 1980's. First reports of decline problems regarding several silver fir forests of Navarra and Aragon provinces are compiled in CAMARERO *et al* (2002). After years of research, silver fir decline is still one of the most misunderstood decline processes affecting European forests (INNES 1993).

Forest decline: general concepts

Forest decline was defined by MANION (1991) and has the following characteristics: "i) a slow, progressive deterioration in health and vigor ii) decreased growth and increased twig and branch dieback (applies more to hardwoods than to conifers) iii) Primarily affects a mature cohort of trees and iv) the etiology is often complex and may involve important contributions from abiotic and biotic factors".

When defining the etiology of decline MANION (1991) differentiates the causing factors in: i) Predisposing factors: usually long term factors such as climate, site, age, genetic predisposition, that predispose the tree to be more affected by the ii) Inciting factors: like defoliation, drought stresses, frost damage, that without former predisposition the tree would be mostly able to recover; otherwise the tree declines and is then affected by the iii) Contributing factors: like pests and pathogens, that are normally considered opportunistic or that require of some stress to attack the tree, and that finally kill the tree. Without predisposing and inciting factors, the damages due to these pathogens would not be that evident.

Other theories explain the decline process from different points of view: HOUSTON (1992) speaks about the cumulative stress of several factors that predispose the tissues of the trees to be attacked by secondary pathogens that otherwise would not succeed. His approach though may be regarded closer to the disease triangle model. MUELLER-DOMBOIS (1992) theory focus more on forest dynamics and introduces the putative effects of lack of proper perturbation for succession and nutrient sequestration due to monocultures. AUCLAIR *et al* (1992) base their theory on the global climate change.

Climate and growth on silver fir decline

Decline studies related to decline normally focus on tree growth. In the last part of the 20th century, silver fir forests of central Europe were growing faster than in the preceding decades (BECKER 1989; PODLASKI 2002). But in the 1970's several droughts affected central Europe and a general reduction of silver fir growth was observed (BERT and BECKER 1990; LÉVY and BECKER 1987; ZAWADA 2001). The same pattern was observed in other species, such as Norway spruce (SPIECKER 2000). This adverse climatic period preceded most of decline processes observed in Europe (BLANK 1985; SCHÜTT and COWLING 1985).

After the adverse climatic event of 1970's, most of stands showed signs of recovering (LÉVY *et al* 1994; SPIECKER 2000; ZAWADA 2001; PODLASKI 2002), though in some cases not evenly. The silver fir stands of Jura and Vosgues mountains (France), although relatively close, differed in the growth recovering due to a late frost that affected Vosgues mountains (BERT and BECKER 1990; LÉVY and BECKER 1987). BECKER (1989) calculated that silver fir growth was affected by climatic conditions of the preceding 6 years. Thus, in line with the theory of MANION (1991), the late frosts that affected Vosgues Mountains could be regarded as an inciting factor for decline. Growth has been observed related to decline (BERT and BECKER 1990), though climate, itself, does not always satisfactorily explain decline processes (WEBSTER *et al* 1996; ZIERL 2004). Adverse climatic episodes, typically drought, could be an inciting factor for silver fir growth decline.

In the Pyrenees, climate has also been observed associated with low growth and with declining stands. CAMARERO *et al* (2002) observed that declining stands in the central Pyrenees were those that have suffered the highest drought in the preceding years. The same pattern was observed when comparing the stands in the peripheral ranges of mountains of the Pyrenees with these of the main range (MACIAS *et al* 2006).

Management and dynamics of silver fir stands

CAMARERO *et al* (2002) raised the hypothesis that other causes such as the management practiced in the Pyrenees may have predisposed fir stands to the decline. According to the study of BECKER *et al* (1989) in the Vosges Mountains, the management practices could be regarded to be a predisposing factor, as under the same adverse climatic conditions, the inciting factor, the declining stands were those that had been less thinned than healthy stands, and therefore whose trees were subjected to a higher competition. Later on, THOMAS *et al* (2002a) observed silver fir decline in Vosges Mountains associated to predisposing factors such as altitude and stand age. In the Pyrenees, besides the clear role of climate in the silver fir decline, the role of management or site variables have not been studied so far.

Silver fir forests have been exploited during decades in the Pyrenees (CAMARERO *et al* 2002; PÉLACHS and SORIANO 2003). A major peak occurred in the second half of the 20th century, but nowadays the management has reduced notably due to the low revenues of these stands. The reduction of harvesting caused that some stands begin to show signs of overstocking, as in some stands of Val d'Aran (FLORIT and AUNÓS 2006), a situation that it is likely to repeat elsewhere.

Silver fir usually appears mixed with other tree species as *F. sylvatica*, *P. sylvestris* and *P. uncinata*. Recent studies in silver ecology classify the optimum sites for this species closer to those occupied by *P. uncinata* than to those occupied by *F. sylvatica* (GARCÍA-LÓPEZ and ALLUÉ-CAMACHO 2005). Decline processes have also been detected on *P. uncinata* in the Pyrenees (CASAMAYOR 2005). This species is usually found damaged by ozone contamination, but also *Armillaria* attacks are frequent (DOBBERTIN *et al* 2001). The mixed stands composed by silver fir and *F. sylvatica* are a controversial community, as the environmental requirements of both species overlap. Several studies, though, point that silver fir presence within *F. sylvatica* forests is mainly due to selective cuttings that have been favouring the former species (BONCINA *et al* 2002; MOTTA and GARBARINO 2003; MOTTA and EDOUARD 2005).

Local studies revealed increases of fir in the Pyrenees (CABRERA 2001; GONZÁLEZ and PIQUÉ 2003), but a more general overview is not available. Whether fir is increasing or decreasing its presence in the Pyrenees needs to be considered when trying to understand the decline of this species.

Regeneration of silver fir

The future of silver fir in the Pyrenees is linked to suitable environmental conditions for its regeneration. Silver fir is considered very shade tolerant species so it can be managed in uneven aged stands and harvested by selective cuttings (BERNETTI 1995). But fir seedlings adapt rapidly to canopy changes (ROBAKOWSKI *et al* 2003; ROBAKOWSKI *et al* 2004; PALUCH 2005) and can compete with the regeneration of other shade tolerant tree species under moderate canopy openings (STANCIOIU and O'HARA 2006). (BERNETTI 1995). Silver fir regeneration is very likely to occur under the shelter of other species like pines (Dobrowolska 1998; TONON *et al* 2005). But under silver fir canopy, the silver regeneration can be reduced due to lexiviation products coming from canopy trees (BECKER and DRAPIER 1985) or due to humus type differences (PALUCH 2005). Lack of regeneration due to changes in environmental conditions can be considered as part of the decline of a certain species (MUELLER-DOMBOIS 1992).

Ungulate damages have been considered to be the major threat for silver fir regeneration. Ungulate browsing plays an certain role on the regeneration in silver fir mixed forests (AMMER 1996; HEUZE *et al* 2005) Silver fir is a very preferred species (MOTTA 1995), but grazing damages are only evident in periods of low food availability coupled with excessive ungulate populations, or when there is a lack of alternative sources (SEEN and SUTER 2004). Damages on the regeneration associated to fir regression could explain the increase of the presence of other tree species.

Silver fir decline assessments

Decline is normally assessed by its symptoms. Silver fir decline symptoms are compiled in HARTMAN *et al* (1988). Silver fir has common symptoms with conifer species like defoliation and chlorosis though; it has several particular decline symptoms such as the loss of growth in height resulting in platform crowns "stork nest", and the production of epicormic shoots. Other symptoms that can be considered related to the decline are the excessive cone production (SCHUTT and COWLING 1985) and the lichen cover of the crown (CHÉRET *et al* 1987).

Defoliation is the most commonly measured decline symptom (INNES 1993), as it applies for both broadleaf and conifer species. Furthermore, it has standardized protocols for its measurement (INNES 1990; MÜLLER and STIERLIN 1990). Defoliation is a common response of silver fir against drought. In comparison with other species of the *Abies* genus, silver fir is the least drought resistant (AUSSENAC 2002). Though, it can keep the leaves under moderate drought conditions due to deep root systems (CHANDLER and BARTELS 2003).

Monitoring of forest health is annually performed across Europe through the network ICP Forests (MONTROYA *et al* 1998). In Spain, silver fir health is not sufficiently monitored as only two plots belonging to this network are placed in silver fir stands. There is a need to quantify the incidence of fir decline in the Spanish Pyrenees, to enable translational comparisons. Furthermore, there is a poor knowledge in the relationships between the decline symptoms of silver fir, which needs to be investigated.

II. The role of pathogens in silver fir decline

The decline of silver fir in the Pyrenees happened together with increased attacks of several pest and pathogens. Pest and pathogens are supposed to evolve with their hosts and with their environment. Changes in the equilibrium environment-host can allow pathogens to increase their virulence (GILBERT 2002). Climate stressed stands can therefore be more susceptible to the attacks of several fungi (WOODS *et al* 2005). LUQUE *et al* (2000) experimentally proved that several pathogens associated with cork oak decline increased its damages under drought conditions. The same climatic conditions that incited the silver fir decline in Pyrenees could also have favoured some pathogens to attack fir trees. The role of pathogens in silver fir decline needs to be quantified.

THOMAS *et al* (2002b) compiled the research done concerning oak decline in Europe and typed the pathogens according to the classification of MANION (1991). They classified, as contributing factors to the death of trees, the attacks of *Phytophthora cinnamomi* Rands, *Botryosphaeria stevensii* Shoemaker and *Hypoxylon mediterraneum* (De Not.) Ces. & De Not.; whilst the damages caused by *Armillaria* could be regarded unrelated to the decline as this fungus was mainly acting as a saprophyte. The approach of THOMAS *et al* (2002b) could be applied in a similar way to understand the silver fir decline.

In Spanish Pyrenees there have been observed attacks of *Pytiokteines* Fuchs. and *Armillaria* (MARTÍN and COBOS 1986) and *Epinotia subsequana* Hw. in declining silver fir stands (CAMARERO *et al* 2003). Later on, SOLLA *et al* (2006) studied the *Melampsorella caryophyllacearum* (DC.) J. Schröt. effects on the growth of firs, and hypothesized that it could have a role in silver fir decline. CHERET *et al* (1987) observed *Viscum album* L. associated with declining stands in the French Pyrenees. In Spain, mistletoe is probably the most threatening pathogen affecting fir forests (CERVERA and VILLAESCUSA 1977; MONTROYA *et al* 2002), as in other regions of Europe (ZUBER 2004). Nowadays, there is poor knowledge on the most common pathogens of silver fir in the Pyrenees, as only *M. caryophyllacearum* have been thoroughly studied so far (SOLLA *et al*, 2006; SOLLA and CAMARERO 2006).

Root and butt rot pathogens

The genus *Armillaria* includes several species of pathogenic fungus with marked host preferences and virulence differences. *A. ostoyae* (Romagn.) Herink is regarded to be the most virulent species affecting conifer trees, whilst others like *A. cepistipes* Velen. and *A. gallica* are considered as opportunistic pathogens (GARBELOTTO 2004). The root rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.:Fr.) Bref. could be involved within the decline of silver fir. There exist three intersterility groups with marked host preferences (NIEMELÄ and KORHONEN, 1998), one of which is specialized in silver fir (CAPRETTI *et al* 1990). This intersterility group was later referred as a biological species: *H. abietinum* Niemelä & Korhonen. Both *A. ostoyae* and *H. annosum* have been observed causing damages in declining fir stands in Italy (CLAUSER 1980; INTINI 1988; LUISI and SICOLI 1993; BARZANTI and CAPRETTI 1996; PUDDU *et al* 2003). The particular species of these two groups of pathogenic fungi present in the Pyrenees are currently unknown.

The fungus *Armillaria* penetrates the bark of the roots of stressed trees with a specialized type of mycelia called rhizomorphs. Rhizomorphs explore the soil searching for new hosts. *Armillaria* also spreads from infected to neighbouring trees through root grafts. Likewise, *H. annosum* infect neighbouring trees through root grafts, but there are not evidences of mycelia growing free in the soil (REDFERN and STENLID 1998). Mortality due to these pathogens creates expanding gaps in forests. The gap creation due to attacks of this species plays an important role in the dynamics of northern and temperate forests (DOBBERTIN *et al* 2001; BENDEL *et al* 2006 a; BENDEL *et al* 2006 b, WORRALL *et al* 2005). Further research should be done on similar processes occurring in the Pyrenees.

Both *Armillaria* and *H. annosum* attacks seem to produce detrimental effects on tree growth (MALLET and VOLNEY 1999; BENDZ-HELLGREN and STENLID 1995), but in mature trees this effect is only evident after a long time (CHERUBINI *et al* 2002). Trees infected by these root pathogens show symptoms resembling those observed in declining stands: defoliation and chlorosis (WORRALL *et al* 2004, OMDAL *et al* 2004). Both pathogens could therefore explain the presence of the defoliated and chlorotic firs of the Pyrenees.

Common management practices increase the population of both root rot pathogens (Fox 2000; WOODWARD *et al* 1998). Both pathogens survive in the stumps and root systems left after cuttings. In case of *H. annosum*, the transfer of the fungus from stumps into new trees is regarded to be faster than from infected trees into healthy trees (PUKKALA *et al* 2005). Stumps are regarded to be the main colonization point of *H. annosum* as it infects freshly cut stumps through airborne spores. No control measures have been traditionally applied against these diseases in the Pyrenees. The effects of management and root rot incidence can be also affected by environmental conditions (CRUICKSHANK *et al* 1997; THOR *et al* 2005; PUDDU *et al* 2003). The relationship between management practices on different environments and the presence of these fungi in the Pyrenees needs to be investigated.

Trees attacked by *Armillaria* or *H. annosum* are usually more susceptible to other pest and pathogens (BARNARD 1999; TSOPELAS *et al* 2004). Furthermore, the rotten systems of infected trees make them less resistant to strong winds than healthy trees (WHITNEY *et al* 2002). Wind throwing episodes are common in silver fir forests of the Pyrenees (VILARDOSA and VEGA 2001), and the damages caused by several pest (MARTÍN and COBOS 1986) and pathogens could be related to the presence of these damages.

According to MORQUER and TOUVET (1972) experiments, silver fir susceptibility to *Armillaria* may be considered low, which contrasts with field reports where silver fir damages due to *Armillaria* can be widespread (CLAUSER 1980; INTINI 1988). Silver fir susceptibility to *H. annosum* is also controversial. In Italy, silver fir populations of Alps seem resistant to this fungus, whilst southern populations are very susceptible (GARBELOTTO *et al* 1998). The resistance of Pyrenean silver fir to root rot diseases needs to be investigated, however, this fact may be correlated to certain environmental conditions (PUDDU *et al* 2003; DOĞMUŞ-LEHTIJÄRVI *et al* 2006).

Mistletoe

Mistletoe (*Viscum album*) is probably the most threatening pathogen affecting silver fir stands in the Pyrenees. (CERVERA and VILLAESCUSA 1977) raised the concern about the incidence of this pathogen in Vall d'Aran (Spain) almost thirty years ago. More recent reports warn that mistletoe is still widespread (MONTROYA *et al* 2002), but there is no data available on its present incidence.

Mistletoe is a hemi-parasite plant that gets water and nutrients from the host. (CERVERA and VILLAESCUSA 1977) observed growth reductions in fir associated with mistletoe infection. Though, NOETZLI *et al* (2003) observed growth reductions occur when this hemi-parasite had grown exponentially on the host. As mentioned, this plant has been found associated with declining stands (PLAGNAT and BROSSIER 1969). Therefore it is likely to play an important role in silver fir decline, yet this association has not been studied.

Mistletoe attacks apparently produce detrimental effects on tree growth normally taking long time (NOETZLI *et al* 2003). This pathogen has been observed occurring interacting with other pathogens (FILIP 1984; TSOPELAS *et al* 2004). Mistletoe is considered a shade intolerant species. Management practices resulting in large canopy openings could enable higher survival rate of mistletoe seedlings, and therefore contribute to its perpetuation (VALLAURI 1998). Nowadays, there are no available control methods against this pathogen (ZUBER 2004). The identification of the stands where mistletoe has difficulties spreading between and within trees may be the first step towards management practices to reduce its impact.

Recent studies carried out on *P. sylvestris* associated mistletoe increase with warmer climate conditions (DOBBERTIN *et al* 2005). Mistletoe survival seems to be prevented by low temperatures (ZUBER 2004), which normally occur at higher elevation. Upwards shifts have been reported for other plant species nearby the Pyrenees (PEÑUELAS *et al* 2002). The study of *V. album* distribution in different altitudes may explain the recent expansion of mistletoe in fir stands of the Pyrenees due to the present warmer conditions (MACIAS *et al* 2006).

Fir broom rust

The rust fungus *M. caryophyllacearum* has been observed associated with fir decline in the Pyrenees (CHÉRET *et al* 1987). Recently, SOLLA *et al* (2006) observed growth reductions associated with the presence of this pathogen. SOLLA and CAMARERO (2006) studied the epidemiology of this pathogen in the Irati forest (Navarra, Spain). A greater scale study of this pathogen, considering the whole Pyrenean population of silver fir, may give more information about the association of this pathogen with the decline and its epidemiology. The rust fungus *M. caryophyllacearum* is regarded to be a secondary pathogen whose damages would be only evident under stressing conditions for the tree (SINCLAIR and LYON 2005). The decline conditions of fir stands could have increased the virulence of this fungus.

Aims of the thesis

The thesis aims are:

- I. to understand the role of pathogens, management and environmental conditions in the present decline of silver fir, and
- II. to study the epidemiology of critical pathogens of silver fir such as *Armillaria*, *Heterobasidion annosum*, *Viscum album* and *Melampsorella caryophyllacearum*.

Papers

Papers I-IV

The present thesis is based on the following papers which will be referred hereafter by their Roman numerals:

- I. Oliva, J. Colinas, C. 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252, 84-97. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.017.

Available on-line in: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378112707004604>
- II. Oliva, J. Colinas, C. 2007. Canopy openings may prevent fir broom rust (*Melampsorella caryophyllacearum*) infections. *European Journal of Forest Research* 126, 507-511. doi: 10.1007/s10342-007-0172-8.

Available on-line in: <http://www.springerlink.com/content/6487r052u4213425>
- III. Oliva, J. Colinas, C. Silver fir (*Abies alba* Mill.) forests of Pyrenees simultaneously threatened by *Heterobasidion abietinum* and *Viscum album*. (Manuscript)
- IV. Oliva, J. Suz, L. M. Colinas, C. Ecology of *Armillaria* in silver fir stands of the Spanish Pyrenees. (Manuscript)

General discussion

Montane and sub-alpine Pyrenean forests account for a high diversity of tree species that met the same ecological requirements. Perturbations play in this situation a major role determining which species is dominant (OLIVER and LARSON 1996). The Pyrenees have been used for many centuries as a supply of primary products such as wood, minerals and grasslands; the fingerprints of land-use are still visible today (PELACHS and SORIANO 2003).

Nowadays, revenues obtained from silver fir stands have decreased, producing on the one hand an abandonment of some forests, resulting in excessive volume accumulations (FLORIT and AUNÓS 2006), whilst on the other hand some forest may be recovering from high harvesting pressures (CAMARERO *et al* 2002). Management changes have had a noticeable impact on the species composition of fir forests (PAPER I). Present silver fir stands were composed once of a higher percent of pine species. Nowadays, in only 20% of the sampled stands silver had lost BA, mostly due to *F. sylvatica* colonisations but in 50% of sampled plots silver fir was increasing its presence in detriment of *P. uncinata* and *P. sylvestris*.

The impact of management in silver fir forests accounted for the 70% of tree removals, thus management activities could be considered the biggest perturbation driving the species composition of these stands. Management practices probably released the already existing silver fir regeneration, but were probably not strong enough to keep past pine presence. Nowadays some old pine trees remain within fir forests, though without recruitment pines may see notably reduced their presence. The fact that pine trees were more defoliated than fir trees seems to reinforce this idea (PAPER I). Besides the impact of management, it has been raised the hypothesis that *A. ostoyae* may be responsible of *P. uncinata* decline within fir stands of the Pyrenees (PAPER IV) whilst ungulate browsing (PAPER I) could be preventing fir regeneration in mixed beech-fir forests. Spread of *V. album* seems to be lower in mixed stands (PAPER III). Likewise, the fact that *H. abietinum* fruiting seems to increase after fir cuttings (PAPER III) and the presence of *Armillaria* in soil is higher in pure than in mixed stands (PAPER IV), supports the hypothesis that these biotic agents playing a role in forest dynamics.

Nowadays fir diametric distribution resembles an even-age stand with some big diameter trees in the stand. Diameter of fir stumps suggests that harvesting mainly focussed on big trees so, in past, management regenerated the majority of forests. However, some of these big diameter trees, which were probably left as shelterwoods, are still present in the stands. These trees have been observed as those typically showing the highest decline (PAPER I). Overaged *Quercus pyrenaica* Willd. trees resulting from forest abandonment have been observed more predisposed to decline (CORCUERA *et al* 2006). Defoliation and chlorosis values are two-fold smaller than the European median (PAPER I), which suggests that decline, in the Pyrenees, is lower than in other European regions. The relatively medium age of these forests could explain the low decline frequency.

No environmental variables were observed associated with decline, but climate does seem to be associated with decline in the case of the Pyrenees. The highest the drought pressure the highest the growth reduction. The present advanced decline of some trees could be explained by a low capacity of these trees to recover from long droughts (PAPER I). Older trees with suppressed growth are the ones more likely to die (BIGLER *et al* 2004). Though, the competition that middle size trees are producing into the old cohort trees (OLIVER and LARSON 1996) may also play a role, as observed by SMITH *et al* (2005). Excessive density plus drought has been previously reported explaining silver fir decline (BECKER *et al* 1989).

Whilst climate may have weakened fir trees, it may also have increased the virulence of several biotic agents that attack silver fir. It has been observed that smaller mistletoe individuals are typically found in higher elevations, suggesting more recent infections than in lower elevations. The expansion of mistletoe into higher elevations may have once been prevented by low temperatures, but under the present mild conditions this species could have found better chances of infecting fir trees (PAPER III). *H. abietinum* mortality seems to be more concentrated in lower elevation stands, those under higher drought pressure (PAPER III). Drought has been found an important factor enhancing the virulence of this fungus on fir (PUDDU *et al* 2003). *Epinotia subsequana* recent attacks were also observed associated to warmer temperatures (CAMARERO *et al* 2003).

Management have reduced tree species diversity as it has favoured fir dominance (PAPER I). Loss of diversity due to management can be considered as mostly accelerating the transition between past forests composed of shade intolerant species like *P. sylvestris* and *P. uncinata* into present shade tolerant forests composed by *A. alba* and *F. sylvatica*. Associated with low tree species diversity there have been observed increased incidences of *Armillaria*, *H. abietinum* and *Viscum album* (Paper IV and Paper III, respectively). SOLLA *et al* (2006) also observed *M. caryophyllacearum* lower incidences associated with more mono-specific fir stands. In the absence of big perturbations like management or fires, other low scale perturbations like gap formation due to pathogen, pest or windthrown damages may increase its frequency as stands get older and thicker (DOBBERTIN and RIGLING 2006; NAGEL and DIACI 2006; FLORIT and AUNÓS 2006; SPLECHTNA *et al* 2005). Forest abandonment could also increase the incidence of *M. caryophyllacearum* as observed associated to shade conditions (PAPER II). Further understanding of the underlying biological reasons on the epidemiology of these pathogens is therefore needed for proper management of these stands.

Root and butt rot pathogens *Armillaria* and *H. abietinum* survive in stumps and root systems left after cuttings. It has been observed how the quantity of *Armillaria* rhizomorphs and the quantity of fruiting bodies of *H. abietinum* relate to the amount of basal area removed in cuttings (PAPER IV and PAPER III, respectively). Though in the case of *H. abietinum*, it seems that this species is only increasing its presence when cuttings include a much higher percent of silver fir BA than of pine (PAPER III). Molecular typing of the isolates collected in silver fir stands of the Pyrenees suggested that *H. abietinum* was mostly widespread, whilst *H. annosum sensu stricto*, the biological species specialized in pines, seemed to be relatively uncommon (Paper III). According to PAPER I, the pathogenicity of these fungi seems to be relatively low, their presence in dead trees, do not totally discard its damaging capacity under more stressing conditions. The fact that increased mortality has been observed when both *H. abietinum* and *V. album* appear together (PAPER III) raises the hypothesis of a potential synergistic interaction between both pathogens.

Some environmental conditions, which could be managed in forestry, have been associated with lower damage severities (PAPERS II, III and IV). Associations arising from observational data have to be taken carefully as do not imply causal relationships. Further investigation should focus in either testing experimentally the hypothesis raised, or in a deeper understanding on the biological aspects of the relationship. Some of the hypotheses tested in this research may have also been rejected without considering the Error type II, the error of accepting a null hypothesis when the alternative hypothesis is the true state of nature (PETERMAN 1990).

Future research should focus on *V. album* control measures. In mixed stands this species seems to spread with more difficulties between and within trees (Paper III). The underlying biological reason of this process may relate to the vectors spreading this hemi-parasitic plant. A closer study is also needed to understand the relationship between *H. abietinum* and *V. album* (Paper III). This should definitely include root assessments of *H. abietinum* infection, as stem infections (Paper I) may give only information of advanced infections. On the other hand, it is needed to understand the factors influencing the regeneration of silver fir in the lower *P. uncinata* bound with special attention on the role that *A. ostoyae* can have in this process. Likewise, the mortality of silver fir seedlings due to *A. cepistipes* and to ungulate browsing compared to that of beech may give further insights of the factors favouring one species against the other (Paper II). It is also needed to understand whether the silver fir trees that were showing the highest decline were in fact the shelterwood trees, and whether their decline was reinforced by the incoming regeneration.

Concluding remarks

The research presented herein represents an advance in the comprehension of silver fir decline and on the knowledge of the main pathogens affecting silver fir forests. Though, it remains not totally clear how to classify all the factors studied within the decline theory of MANION (1991).

Silver fir decline fits into Manion's decline theory when normally dominant and old trees seem to be the ones showing the most declined. Also, more than one factor seems associated with the silver fir decline. It seems clear that management has caused a significant impact in this ecosystem. On the one hand, it seems that has favoured silver fir as opposed to other tree species, but also seems that has predisposed some trees to become more decline-prone. The arid conditions of the 1990s could fit into the Manion's theory as an inciting factor.

The typing of the pathogens' role is also controversial. *V. album* and *M. caryophyllacearum* could be regarded as contributing to the death of trees, as under optimum conditions they should not cause mortality or decline. *Armillaria* and *H. abietinum* mortality have been observed causing mortality in medium sized trees but not on dominant trees, therefore they might be excluded from the decline of trees. Their effect on the roots of dominant trees should not be discarded, but if having a significant role in the decline they should be considered only as predisposing factors. Further understanding of the relationship between *H. abietinum* and *V. album* could give more evidences of *H. abietinum* as a predisposing factor for fir decline.

Acknowledgements

I firstly would like to express my gratefulness to Carlos Colinas, who relied on me, and with lots of patience and challenging discussions introduced me, step by step, in the world of science.

I am also indebted to the colleagues of the Forest Protection Section of the Forest Technological Centre of Catalonia, who supported me and with whom I shared unforgettable moments of fun. Laura Martínez Suz is specially acknowledged as she introduced me in the world of molecular biology.

During the last year of thesis I enjoyed an internship in the Department of Forest Mycology and Pathology, of the Swedish University of Agricultural Sciences. I would like to thank Jan Stenlid who kindly permitted me to participate in some of his projects, and from who I learned a lot.

All friends and family that supported me, during the thesis years are also acknowledged, with special attention to Mireia Gómez, Albert Martín, Joan Homs, Alberto Rallo, Albert Guillén, Consolación Casamayor, Didac Díaz, Maria Jové and Marin Pales, that helped me in the field work.

English writing of the documents contained in my thesis has been possible due to the invaluable skills on scientific writing of Carlos Colinas, Christine Fischer and Malcolm Hayes.

This thesis has been partially funded by the project RTA01-071-C3-1 of the Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, by the Action S3 of the project SILVAPYR (I3A-1-57-E) and by the scholarship 2006BE00500 to Jonàs Oliva from the DURSI-GENCAT. I am also thankful to the Forest Technological Centre of Catalonia who unconditionally trusted in me and funded me during the years of my thesis.

Introducció

III. El decaïment de l'abet

Les avetoses dels Pirineus

L'abet (*Abies alba* Mill.) és una conífera que habita normalment les regions muntanyoses d'Europa. El límit nord de distribució d'aquesta espècie és a Bielorússia i el límit sud-oest és a Espanya. D'acord amb el segon inventari forestal nacional les avetoses cobreixen més de 40.000 ha a Espanya, que es concentren a la serralada dels Pirineus i a les serralades perifèriques.

Als Pirineus, les poblacions principals d'aquesta espècie són les situades als Pirineus centrals, a les valls més septentrionals de la comarca del Pallars Sobirà i a la Vall d'Aran. Les poblacions tendeixen a dispersar-se quan ens allunyem cap a l'est i l'oest d'aquest nucli central. Hi ha poblacions aïllades en diverses serres perifèriques situades més al sud dels Pirineus. La més meridional correspon a la població del Montseny, a la província de Barcelona.

L'expansió meridional de l'abet cap al sud d'Europa es veu limitada per les restriccions que suposa la sequera estival (AUSSENAC 2002). L'abet requereix d'un mínim de 1.000 mm de precipitació anual, dels quals almenys 300 mm han de ser en forma de precipitació estival. És una espècie que prefereix temperatures mitjanes d'entre -3°C i 0°C, el mes més fred i d'entre 15°C i 18°C en el mes més càlid (BLANCO *et al* 1997). Algunes avetoses es troben en estacions de menor pluviometria del que seria òptim; en aquests casos, la sequera estival es compensa pel fet de trobar-se sobre sòls profunds (BLANCO *et al* 1997). A Itàlia l'abet creix en estacions on la temperatura mitjana anual oscil·la entre 9 i 11°C (BERNETTI 1995). Als Alps, la distribució d'aquesta espècie es veu limitada per l'ocurrència de gelades tardanes intenses (ROLLAND *et al*. 1999).

Als Pirineus les avetoses ocupen majoritàriament àrees d'alta qualitat d'estació. Normalment ocupen els vessants nord dels sistemes muntanyosos (GUYON 1998). En ambients més xèrics en el seu límit altitudinal inferior aquesta espècie tendeix a formar boscos mixtos amb *Pinus sylvestris* L., mentre que en àrees amb influència atlàntica forma boscos mixtos amb el faig (*Fagus sylvatica* L.). En el límit altitudinal superior l'abet se sol barrejar amb el pi negre (*Pinus uncinata* Ram.) (BLANCO *et al* 1997).

El decaïment de l'abet als Pirineus

Durant els anys 70 i 80 es van començar a detectar al centre d'Europa i el nord Amèrica un decaïment que afectava els boscos, que anava acompanyat de processos de baix creixement i mortalitat (BLANK 1985; SCHÜTT and COWLING 1985; KRAUSE *et al* 1986). Les primeres hipòtesis van associar el decaïment dels boscos amb processos de contaminació ambiental; aquesta idea, però, va ser aviat rebutjada i el fenomen de decaïment es va mostrar com un problema d'una complexitat major a la inicialment plantejada (KANDLER 1993).

Des dels anys 80 s'estan observant processos de mortalitat i decaïment que afecten les avetoses dels Pirineus. Les primeres observacions d'aquest fenomen a Navarra i Aragó han estat compilades per CAMARERO *et al* (2002). Després d'anys de recerca el decaïment de l'abet és encara un dels processos més poc entesos que afecten els boscos europeus (INNES 1993).

El decaïment dels boscos: conceptes generals

El decaïment dels boscos va ser definit per MANION (1991) i té les característiques següents: i) implica un lent i progressiu deteriorament de la salut i del vigor dels arbres que inclou; ii) redueix el creixement i augmenta la producció de brots i branques (més típic en fulloses que en coníferes); iii) és un procés que afecta principalment els arbres madurs de la massa; i iv) la seva etiologia és sovint complexa: en els processos de decaïment hi poden contribuir de manera important tant factors biòtics com abiòtics.

En definir l'etiologia del decaïment MANION (1991) va diferenciar entre tres tipus de factors:

- i) Factors que predisposen els boscos a entrar en decaïment; són normalment factors la influència dels quals es nota a llarg termini, com ara el clima, l'estació, l'edat de l'arbrat o la genètica. Aquests factors predisposen els arbres a ser més afectats pels factors de l'apartat ii).
- ii) Factors que inciten el decaïment. En condicions normals, una defoliació, una sequera o una gelada tardana no afectarien greument els arbres; però, en trobar-se predisposats, els arbres comencen a decaure i són més vulnerables als factors de l'apartat iii).
- iii) Factors que contribueixen a la mort dels arbres; són patògens i plagues secundàries que necessiten cert estrès per atacar els arbres. Els danys que solen causar aquests factors són baixos; però, com que els arbres estan en procés de decaïment, són capaços de causar-los la mort.

Hi ha teories que expliquen el decaïment des d'altres punts de vista: HOUSTON (1992) parla d'un estrès que s'acumula a causa de diferents factors i que predisposa els teixits a ser atacats per patògens secundaris que d'altra manera no podrien causar danys. La seva aproximació és molt propera al model clàssic del triangle de malaltia: hoste-patògen-ambient. La teoria de MUELLER-DOMBOIS (1992) enfoca el problema des del punt de vista de la dinàmica forestal i proposa l'absència de les perturbacions adequades i el segrest de nutrients per part de monocultius com a causes del decaïment. AUCLAIR *et al* (1992) basen la seva teoria en el canvi climàtic.

El clima i el creixement i el decaïment de l'abet

Els estudis que relacionen els fenòmens de decaïment i el clima es basen en mesures del creixement dels arbres. En la darrera part del segle XX, els boscos d'Europa van enregistrar un creixement molt més elevat que el que havien tingut en dècades precedents (BECKER 1989; PODLASKI 2002). Als anys setanta hi van haver serioses gelades que van afectar el centre d'Europa, cosa que es va traduir en una disminució brusca i generalitzada del creixement de l'abet (BERT and BECKER 1990; LÉVY and BECKER 1987; ZAWADA 2001). Aquest patró de resposta a les gelades es va observar també en altres espècies forestals com ara l'abet roig (*Picea abies* L.) (SPIECKER 2000). Aquest període climàtic advers va precedir la majoria dels processos de decaïment que s'han observat a Europa (BLANK 1985; SCHÜTT & COWLING 1985).

Després del període climàtic advers dels anys 70, la majoria dels boscos van mostrar signes de recuperació (LÉVY *et al* 1994; SPIECKER 2000; ZAWADA 2001; PODLASKI 2002); tret de la tendència general, alguns boscos es van recuperar de manera més lenta que altres. És el cas de les avetoses dels massissos del Jura i les Vosgues (França). Aquests massissos són relativament propers, però les avetoses del Jura van mostrar un patró de recuperació més lent que les del Vosgues, la raó, una gelada tardana va afectar al massís de les Vosgues i no del Jura (BERT & BECKER 1990; LÉVY & BECKER 1987). BECKER (1989) va observar que el creixement de l'abet d'un any es veia influenciat per les condicions climàtiques dels sis anys precedents. D'aquesta manera, es podria entendre, seguint la teoria de MANION (1991), que les gelades tardanes que van afectar el massís de les Vosgues van ser un factor que va incitar al decaïment. Un baix creixement es veu normalment associat a una major severitat del decaïment (BERT & BECKER 1990), així com a períodes climàtics adversos, encara que el clima, per si sol, no explica satisfactòriament tots els processos de decaïment (WEBSTER *et al* 1996; ZIERL 2004), en el cas de l'abet, però, les condicions meteorològiques adverses, com ara sequeres o gelades tardanes, poden ser considerades com a factors que inciten al decaïment de l'abet.

Als Pirineus el clima s'ha vist associat a un baix creixement, així com al decaïment de les avetoses. CAMARERO *et al* (2002) van observar que les avetoses en decaïment situades als Pirineus centrals eren aquelles que havien sofert una major sequera durant les dècades dels vuitanta i noranta. El mateix patró va ser observat per MACIAS *et al* (2006) quan van comparar les avetoses de la serralada principal dels Pirineus amb les serralades perifèriques, on el decaïment era més sever.

La gestió i la dinàmica de les avetoses

CAMARERO *et al* (2002) van proposar la hipòtesi de que la gestió que s'havia dut a terme als Pirineus hauria predisposat les avetoses a entrar en decaïment. D'acord amb l'estudi de BECKER *et al* (1989), realitzat en el massís de les Vosgues (França), la gestió pot ser considerada com un factor que predisposa al decaïment, ja que sota les mateixes condicions climàtiques adverses, considerades un factor incitant, les avetoses en decaïment eren aquelles en què no s'havia reduït la competència entre els arbres. Les avetoses que presentaven un estat més saludable havien estat aclarides abans que ocorregués el factor incitant i, per tant, no estaven tant predisposades. Més tard, THOMAS *et al* (2002a) van observar com el decaïment de l'abet, també al massís de les Vosgues, estava associat a factors com l'altitud o l'edat de les masses; podrien considerar-se, doncs, com a factors que poden predisposar al decaïment. Als Pirineus, a banda del paper clau que ha tingut el període climàtic advers de finals del segle XX que ha incitat el decaïment de l'abet, el paper de la gestió i de les condicions d'estació no ha estat encara estudiat.

Les avetoses dels Pirineus han estat explotades durant dècades (CAMARERO *et al* 2002; PÈLACHS & SORIANO 2003). L'explotació d'aquests boscos va tenir un màxim important durant la segona meitat del segle XX; avui en dia, però, l'aprofitament d'aquestes masses s'ha reduït molt a causa d'una baixa rendibilitat de l'aprofitament. L'abandó d'aquestes masses ha portat que algunes d'elles hagin envellit i hagin acumulat un volum excessiu en peu; aquesta situació s'ha observat a la Vall d'Aran (FLORIT & AUNÓS 2006), però és fàcil suposar que s'estarà repetint en d'altres llocs dels Pirineus.

L'abet apareix normalment barrejat amb altres espècies arbòries com *F. sylvatica*, *P. sylvestris* i *P. uncinata*. Un estudi recent de l'ecologia de l'abet classifica l'òptim d'estació d'aquesta espècie més pròxim a l'òptim de *P. uncinata* que a l'òptim de *F. sylvatica* (GARCÍA-LÓPEZ & ALLUÉ-CAMACHO 2005). En el cas del pi negre, també s'han detectat processos de decaïment (CASAMAYOR 2005). Aquesta espècie es troba normalment afectada per la contaminació d'ozó i pels atacs de patògens d'arrel del gènere *Armillaria* (DOBBERTIN *et al* 2001). Els boscos mixtos d'abet i faig representen una formació forestal complexa, perquè requeriments ecològics d'ambdues espècies se solapen molt. Diversos estudis suggereixen que la presència de faig dins de les avetoses es deu a la realització de tallades selectives sobre l'abet que han afavorit per defecte la presència de faig (BONCINA *et al* 2002; MOTTA & GARBARINO 2003; MOTTA & EDOUARD 2005).

Estudis locals han revelat l'increment de la presència d'abet als Pirineus (CABRERA 2001; GONZÁLEZ & PIQUÉ 2003), però, és necessària una visió més general d'aquest procés. Conèixer si l'abet és una espècie que està augmentant o disminuint la seva presència als Pirineus, és important a l'hora d'entendre el decaïment d'aquesta espècie.

La regeneració de l'abet

El futur de l'abet als Pirineus està lligat a la presència de les condicions ambientals per a la seva regeneració. L'abet està considerat una espècie altament tolerant a l'ombra, de manera que pot ser tractat mitjançant tallades selectives (BERNETTI 1995). No obstant això, els plançons d'abet són capaços d'adaptar-se ràpidament a canvis de llum (ROBAKOWSKI *et al.* 2003; ROBAKOWSKI *et al.* 2004; PALUCH 2005) i poden competir amb la regeneració d'altres espècies adaptades a l'ombra sota obertures de la capçada moderades (STANCIOIU & O'HARA 2006). L'abet regenera molt bé sota coberta d'altres espècies arbòries com ara els pins (DOBROWOLSKA 1998; TONON *et al.* 2005), però la regeneració sota coberta del mateix abet pot veure's disminuïda, ja que les plàntules d'abet són sensibles a la toxicitat dels lixiviats que provenen dels abets adults (BECKER & DRAPIER 1985). També depèn del tipus d'humus present al bosc, ja que afecta la seva capacitat de tamponar aquests lixiviats (PALUCH 2005). La falta de regeneració deguda a canvis ambientals pot considerar-se com a causa de decaïment d'una determinada espècie (MUELLER-DOMBOIS 1992).

Els ungulats són considerats com una amenaça important que pot comprometre la regeneració d'aquesta espècie. Els danys ocasionats per ungulats juguen un paper en la regeneració d'abet en boscos mixtos (AMMER 1996; HEUZE *et al.* 2005). Els plançons d'abet són un aliment preuat (MOTTA 1995), però els danys només solen ser importants en períodes de baixa disponibilitat d'aliments alternatius o quan hi ha problemes de sobrepoblació (SEEN & SUTER 2004). Per tant, els danys a la regeneració de l'abet podrien explicar part de l'increment d'altres espècies dins les avetoses mixtes.

L'amidament del decaïment de l'abet

El decaïment es mesura normalment per la severitat dels seus símptomes. Els símptomes del decaïment de l'abet han estat compilats per HARTMAN *et al.* (1988). L'abet té en comú amb d'altres coníferes símptomes com ara la defoliació o la clorosi, però, té també una sèrie de símptomes específics, com ara la pèrdua de creixement en altura, que confereix a les capçades una morfologia semblant a la d'un niu de cigonya, o també la producció de brots epicòrmics. Altres símptomes associats al decaïment de l'abet són una elevada producció de pinyes (SCHUTT & COWLING 1985) i un elevat recobriment de líquens de la capçada (CHÉRET *et al.* 1987).

La defoliació és el símptoma de decaïment més habitualment mesurat (INNES 1993); aquest s'aplica tant a fulloses com a coníferes. L'amidament d'aquest símptoma es realitza mitjançant protocols estandarditzats (INNES 1990; MÜLLER & STIERLIN 1990). La defoliació és una resposta comuna de l'abet a la sequera; a més, en comparació amb d'altres espècies del gènere *Abies*, l'abet n'és l'espècie menys resistent (AUSSENAC 2002). L'abet pot conservar les fulles sota condicions moderades de sequera, gràcies al fet que té un sistema radical profund (CHANDLER & BARTELS 2003).

El seguiment de la salut dels boscos es realitza anualment mitjançant la xarxa de parcel·les europea de l'organisme *ICP Forests* (MONTROYA *et al.* 1998). A l'Estat espanyol, la salut de l'abet té un seguiment molt pobre, ja que solament dues parcel·les de l'esmentada xarxa estan situades sobre avetoses. És, per tant, necessari quantificar la incidència del decaïment de l'abet als Pirineus, mitjançant una quantitat representativa de parcel·les, per tal de ser capaços de realitzar comparacions transnacionals de l'estat sanitari d'aquesta espècie. A més, es desconeixen les relacions que hi ha entre els diferents símptomes del decaïment de l'abet.

IV. El paper dels patògens en el decaïment de l'abet

El decaïment de l'abet als Pirineus va aparèixer conjuntament amb un increment dels atacs de plagues i patògens. En un sistema natural, les plagues i els patògens se suposa que han evolucionat conjuntament amb els seus hostes i el seu ambient. Els canvis en l'equilibri hoste-ambient poden permetre als patògens d'incrementar la seva capacitat de causar mal (GILBERT 2002). Les masses, després de l'estrès d'un període climàtic desfavorable, poden, per tant, ser més susceptibles als atacs de determinats patògens (WOODS *et al.* 2005). LUQUE *et al.* (2000) van comprovar experimentalment com diferents patògens associats amb el decaïment del suro (*Quercus suber* L.) incrementaven els seus danys sota condicions de sequera. Per tant, les mateixes condicions climàtiques que van incitar el decaïment de l'abet podrien haver afavorit determinats patògens a atacar l'abet. És necessari conèixer el paper que els patògens tenen en el decaïment de l'abet.

THOMAS *et al.* (2002b) van revisar la recerca realitzada a Europa sobre el decaïment de les quercínees a Europa i van classificar els patògens identificats en el procés segons la classificació de MANION (1991). Segons ells, *Phytophthora cinnamomi* Rands, *Botryosphaeria stevensii* Shoemaker i *Hypoxylon mediterraneum* (De Not.) Ces. & De Not. actuaven com a factors que contribuïen a la mort dels arbres. Es van descartar els atacs d'*Armillaria*, ja que aquest patògen semblava comportar-se en la majoria dels casos com un saprobi. El plantejament de THOMAS *et al.* (2002b) pot servir de guia per entendre el decaïment de l'abet.

Als Pirineus espanyols s'han observat atacs de *Pytiokteines* Fuchs. i *Armillaria* (MARTÍN & COBOS 1986), i d'*Epinothia subsequana* Hw. en avetoses en decaïment (CAMARERO *et al.* 2003). Més endavant, SOLLA *et al.* (2006) van estudiar també la influència del rovell *Melampsorella caryophyllacearum* (DC.) J. Schröt sobre el creixement de l'abet, i van proposar que aquest patògen podia tenir un paper en el decaïment de l'abet. CHERET *et al.* (1987) van observar que la presència del vesc (*Viscum album* L.) estava associada al decaïment de les avetoses als Pirineus francesos. Al vessant sud dels Pirineus, el vesc probablement representa l'amenaça més important de les avetoses (CERVERA & VILLAESCUSA 1977; MONTROYA *et al.* 2002) i el mateix succeeix a d'altres regions d'Europa (ZUBER 2004). En general, avui en dia el coneixement que tenim dels patògens més importants que ataquen l'abet és molt pobre. Únicament el rovell *M. caryophyllacearum* ha estat estudiat en profunditat, encara que de manera local (SOLLA *et al.* 2006; SOLLA & CAMARERO 2006).

Patògens de podridura d'arrel i de soca

El gènere *Armillaria* inclou diverses espècies de fongs patògens especialitzats en diferents hostes i amb diferències importants quant a la seva virulència. *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink està considerada com l'espècie més virulenta sobre boscos de coníferes, mentre que altres espècies com *A. cepistipes* Velen. i *A. gallica* estan considerades patògens secundaris i oportunistes en boscos de coníferes. La pudrició d'arrel causada per *Heterobasidion annosum* (Fr.:Fr.) Bref. podria tenir un paper en el decaïment de l'abet. Hi ha tres grups d'intersterilitat amb una marcada preferència d'hoste (NIEMELÄ & KORHONEN, 1998); un d'aquests grups d'*H. annosum* està especialitzat en *Abies alba* (CAPRETTI *et al.* 1990). Aquest grup va ser reanomenat més endavant com l'espècie biològica *H. abietinum* Niemelä & Korhonen. Tant *A. ostoyae* com *H. annosum* s'han observat causant danys a boscos en decaïment a Itàlia (CLAUSER 1980; INTINI 1988; LUISI & SICOLI 1993; BARZANTI & CAPRETTI 1996; PUDDU *et al.* 2003). Actualment es desconeixen les espècies d'aquests dos grups de fongs patògens que habiten als Pirineus.

El fong *Armillaria* penetra l'escorça de les arrels d'arbres sota condicions d'estrès mitjançant unes estructures de micel·li especialitzat que s'anomenen rizomorfs. A partir d'un arbre infectat, l'*Armillaria* s'expandeix pel sòl mitjançant els rizomorfs a la recerca d'arbres sans. L'*Armillaria* també pot colonitzar un arbre sa a partir d'un arbre infectat a través dels contactes que hi ha entre els sistemes radicals dels arbres al bosc. De la mateixa manera que l'*Armillaria* a partir d'un arbre infectat, *H. annosum* infecta els arbres veïns mitjançant els contactes que hi ha entre les arrels; en el cas d'*H. annosum* no es tenen evidències de presència de micel·li lliure al sòl (REDFERN & STENLID 1998). La mortalitat deguda a aquests patògens crea forats al bosc; aquests, deguts a l'avanç del miceli, estan en contínua expansió. Les obertures que es formen

al bosc degudes a l'atac d'aquests patògens són aprofitades per altres espècies d'arbres per a regenerar-s'hi, de manera que s'ha observat com els patògens de podridura d'arrel tenen un paper important en la dinàmica dels boscos alpins europeus (DOBBERTIN *et al* 2001; BENDEL *et al* 2006 a; BENDEL *et al* 2006 b) i d'Amèrica del Nord (WORRALL *et al* 2005). No hi ha en l'actualitat cap informació sobre si processos similars poden estar passant també a les avetoses dels Pirineus.

Tant *Armillaria* com *H. annosum* s'han observat associats a una reducció del creixement dels arbres (MALLETT & VOLNEY 1999; BENDZ-HELLGREN & STENLID 1995). En arbres adults, aquest efecte sobre el creixement pot durar molts anys abans que el patògen provoqui la mort de l'arbre (CHERUBINI *et al* 2002). Mentrestant, els arbres infectats de patògens d'arrel presenten símptomes semblants als observats als arbres que estan en decaïment, és a dir: defoliació i clorosi (WORRALL *et al* 2004, OMDAL *et al* 2004). La presència de patògens d'arrel podria explicar la presència de la defoliació i clorosi que avui hi ha als Pirineus; aquesta hipòtesi, però, no ha estat encara examinada.

Les pràctiques habituals de la gestió forestal incrementen la població dels patògens de podridura d'arrel (FOX 2000; WOODWARD *et al* 1998). Aquests patògens sobreviuen a les soques i als sistemes radicals que queden al bosc després de les tallades. En el cas d'*H. annosum*, s'ha vist que el miceli avança més ràpid per dins de les arrels de les soques que dels arbres (PUKKALA *et al* 2005). Les soques estan considerades com els punts de colonització principal d'*H. Annosum*, ja que les espores d'aquest fong són transportades per l'aire i germinen fàcilment a la superfície de les soques acabades de tallar. Als Pirineus no s'han aplicat mesures de control per minvar l'expansió d'aquest patògen. L'efecte de la gestió a la població d'aquests patògens depèn de les condicions ambientals (CRUICKSHANK *et al* 1997; THOR *et al* 2005; PUDDU *et al* 2003). La relació entre els diferents tipus de gestió que s'han dut a terme als Pirineus sota diferents condicions ambientals no ha estat estudiada i, per tant, necessita de més recerca.

Els arbres atacats per *Armillaria* i per *H. annosum* són més susceptibles a l'atac d'altres patògens (BARNARD 1999; TSOPELAS *et al* 2004). A més, aquests arbres són menys resistent a ser afectats per vents forts que els arbres sans (WHITNEY *et al* 2002). Episodis d'arrencament d'arbres a causa de forts vents (VILARDOSA & VEGA 2001) i els danys deguts a atacs de plagues (MARTÍN & COBOS 1986) són comuns als Pirineus. Aquests fenòmens podrien estar associats a la presència de patògens de podridura d'arrels.

D'acord amb MORQUER & TOUVET (1972), la susceptibilitat de l'abet a ser atacat per *Armillaria* en condicions experimentals es considerarà baixa. Aquest fet contrasta amb altres estudis de caràcter observacional, on si s'han observat danys importants associats a aquest fong (CLAUSER 1980; INTINI 1988). La susceptibilitat de l'abet als atacs d'*H. annosum* tampoc és un cas clar. A Itàlia, les poblacions d'abet del nord semblen més resistent als atacs d'aquest fong, mentre que les poblacions del sud o centre de la península estan considerades més susceptibles (GARBELOTTO *et al.* 1998). Es desconeix si l'abet dels Pirineus és més o menys susceptible a les malalties d'arrel causades per *Armillaria* i *H. annosum*; aquest fet, però, podria estar més o menys influenciat per les condicions ambientals (PUDDU *et al* 2003; DOĞMUŞ-LEHTIJÄRVI *et al* 2006).

El vesc

El vesc (*Viscum album* L.) representa possiblement l'amenaça més gran per a les avetoses dels Pirineus. Fa 30 anys, CERVERA & VILLAESCUSA (1977) van detectar nivells alarmants d'aquest patògen a la Vall d'Aran. Publicacions més recents parlen encara d'un patògen molt estes (MONTROYA *et al* 2002), però manquen dades sobre la seva incidència real.

El vesc és una planta hemiparàsita que obté l'aigua i els nutrients de l'hoste. CERVERA & VILLAESCUSA (1977) van observar una reducció del creixement associada amb la infecció de vesc. Però, van ser NOETZLI *et al* (2003) els qui van concretar aquest fet i van demostrar que la reducció del creixement era significativa quan el patògen havia crescut exponencialment sobre l'hoste. Com ja s'ha mencionat, aquest patògen es troba normalment associat a avetoses en decaïment (PLAGNAT & BROSSIER 1969). Per tant, és probable que tingui un paper important en

el decaïment de l'abet als Pirineus, tot i que aquesta possible associació encara no ha estat detectada.

Els atacs de vesc tenen efectes significatius sobre el creixement dels arbres durant molts anys (NOETZLI *et al* 2003). Aquest patògen pot aparèixer en paral·lel amb altres danys biòtics (FILIP 1984; TSOPELAS *et al* 2004), la idea que el vesc estigui interactuant amb altres patògens per causar la mort dels abets no es pot descartar. El vesc està considerat una espècie molt intolerant a l'ombra. Una gestió que impliqui una contínua obertura de les capçades pot incrementar les possibilitats de supervivència dels individus de vesc, així com estimular la germinació de nous individus (VALLAURI 1998). Avui en dia, no hi ha mètodes de control eficaços per a aquest patògen (ZUBER 2004). L'identificació de les masses on aquesta planta paràsit presenta, de manera natural, unes dificultats majors d'expansió entre i dins dels arbres pot servir per dissenyar estratègies de control, per reduir, en un futur, l'impacte d'aquest patògen.

Estudis recents en boscos de pi roig (*Pinus sylvestris*) han associat un increment d'aquest patògen amb el període climàtic més càlid de la darrera part del segle XX (DOBBERTIN *et al* 2005). La supervivència del vesc sembla impedida per temperatures baixes (ZUBER 2004). Aquestes condicions es donen en masses situades a una major altitud. L'augment del límit altitudinal d'altres espècies de plantes ha estat observat a la península (PEÑUELAS *et al* 2002). L'estudi de les poblacions de vesc en un rang altitudinal ens pot proporcionar evidències d'una expansió recent del vesc als Pirineus, a causa de les condicions climàtiques que s'hi estan enregistrant (MACIAS *et al* 2006).

El rovell d'escombra de l'abet

El rovell causat per *M. caryophyllacearum* s'ha vist associat al decaïment de l'abet als Pirineus (CHÉRET *et al* 1987). Recentment, SOLLA *et al* (2006) han observat reduccions de creixement associades a la presència d'aquest fong. SOLLA & CAMARERO (2006) van estudiar l'epidemiologia d'aquest patògen al bosc d'Irati, a Navarra. L'estudi d'aquest fong a major escala pot donar una major informació sobre l'associació d'aquest fong amb el decaïment així com de la seva epidemiologia. El rovell *M. caryophyllacearum* està considerat un patògen secundari. Els seus danys només poden arribar a ser d'importància sota condicions d'estrès de l'arbre (SINCLAIR & LYON 2005). En condicions de decaïment del bosc la capacitat d'aquest fong de provocar danys podria ser, per tant, elevada.

Objectius de la tesi

Els objectius d'aquesta tesi són:

- III. Entendre el paper dels patògens, la gestió i les condicions ambientals en l'actual decaïment de l'abet.
- IV. Aprofundir en el coneixement de l'epidemiologia dels patògens més importants de l'abet: *Armillaria*, *Heterobasidion annosum*, *Viscum album* i *Melampsorella caryophyllacearum*.

Manuscripts

Papers I-IV

Aquesta tesi la componen els següents manuscrits, als quals em referiré a partir d'aquí pel nombre romà corresponent:

- I. Oliva, J. Colinas, C. 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252, 84-97. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.017.

Available on-line in: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378112707004604>
- II. Oliva, J. Colinas, C. 2007. Canopy openings may prevent fir broom rust (*Melampsorella caryophyllacearum*) infections. *European Journal of Forest Research* 126, 507-511. doi: 10.1007/s10342-007-0172-8.

Available on-line in: <http://www.springerlink.com/content/6487r052u4213425>
- III. Oliva, J. Colinas, C. Silver fir (*Abies alba* Mill.) forests of Pyrenees simultaneously threatened by *Heterobasidion abietinum* and *Viscum album*. (Manuscript)
- IV. Oliva, J. Suz, L. M. Colinas, C. Ecology of *Armillaria* in silver fir stands of the Spanish Pyrenees. (Manuscript)

Discusió general

Els boscos montans i subalpins dels Pirineus inclouen una alta diversitat d'espècies arbòries que coincideixen en requeriments ecològics. Les perturbacions juguen en aquest context un paper molt important determinant en cada moment quina de les espècies serà la dominant (OLIVER & LARSON 1996). Els Pirineus han estat emprats durant segles com una font de matèries primeres, com ara la fusta, els minerals, i les pastures; l'empremta d'aquests aprofitaments és encara visible avui en dia (PELACHS & SORIANO 2003).

Actualment els beneficis que s'obtenen de les avetoses han disminuït, cosa que ha produït, per una banda, un abandonament d'alguns boscos, que han acumulat un volum excessiu (FLORIT i AUNÓS 2006), mentre que, per una altra banda, alguns boscos podrien haver sofert una excessiva pressió d'aprofitament (CAMARERO *et al* 2002). La gestió ha tingut un impacte molt notable en la composició d'espècies de les avetoses dels Pirineus (PAPER I). Tal com s'ha observat, les avetoses estaven compostes en un passat, per una proporció major d'espècies de pi. A solament un 20% de les masses estudiades, l'avet havia perdut àrea basimètrica, bàsicament a causa de colonitzacions de *F. sylvatica*. Però, en un 50% de les masses, l'avet havia augmentat la seva presència per a una disminució de la presència de *P. uncinata* i *P. sylvestris*.

La gestió realitzada a les avetoses dels Pirineus és podria considerar responsable d'un 70% dels moviments d'àrea basimètrica. Podem considerar, doncs, la gestió com la perturbació més important que ha ocorregut en aquestes masses i, per tant, la que va produir una major influència a l'hora de determinar la dinàmica d'aquestes masses en un passat. L'aprofitament, probablement, va produir obertures a les capçades que van alliberar una regeneració a l'espera d'avet. Aquestes tallades no van ser, però, d'una intensitat suficient com per mantenir la presència de pins. Avui en dia, alguns pins vells es conserven dins de les avetoses, però, sense les perturbacions que provoquin una regeneració adequada per *P. uncinata* i *P. sylvestris*; aquestes espècies veuran notablement minvada la seva presència. El fet que s'observés els pins relativament més defoliats que els avets, sembla reforçar aquesta idea (PAPER I). A part de la gestió, s'han identificat altres factors associats amb la dinàmica dels boscos: *A. ostoyae* podria ser responsable de part de la recessió de *P. uncinata* als Pirineus (PAPER IV), mentre que la pressió del ungulat (PAPER I) podrien estar impeding la regeneració d'avet en boscos mixtes de faig i avet. L'expansió del vosc sembla ser menor en masses mixtes que en masses pures (PAPER III). L'abundància d'*Heterobasidion abietinum* a les soques està associada a una major disponibilitat de soques d'avet respecte a les de pi després de la tallada (PAPER III); també s'ha observat com la quantitat d'*Armillaria* al sòl és més gran en masses pures que en masses mixtes (PAPER IV). L'augment i disminució de determinats patògens associats a un canvi d'espècies en el bosc sembla indicar que els patògens estan implicats en la dinàmica d'espècies en els Pirineus.

Avui la distribució diamètrica de l'avet als Pirineus s'assembla a la d'una massa regular amb alguns arbres d'un diàmetre més gran dins del bosc. Els diàmetres de les soques observats suggereixen que les tallades van afectar bàsicament els arbres grans, de manera que, en un passat, la gestió va regenerar la majoria d'aquests boscos. Probablement alguns d'aquests arbres van ser deixats com a arbres pare en aquestes tallades; aquest arbres encara són identificables dins de les avetoses, i podrien ser aquells en els què s'ha observat un major decaïment (PAPER I). En arbres envellits de *Quercus pyrenaica* Willd. es va observar que com a resultat de l'abandonament del bosc estaven més predisposats a entrar en decaïment (CORCUERA *et al.* 2006). La defoliació i la clorosi de les avetoses dels Pirineus és de l'ordre de dos cops menor a la mitjana europea (PAPER I). L'edat relativament intermèdia d'aquests boscos podria explicar la relativament baixa freqüència de decaïment en aquests boscos.

No es va observar cap variable d'estació, significativament associada al decaïment de l'avet; no obstant això, el clima sí que semblà tenir un efecte en el decaïment de l'avet als Pirineus. Una forta sequera es tradueix normalment en una reducció del creixement. L'actual decaïment d'alguns arbres podria explicar-se per una menor capacitat d'aquests arbres a recuperar-se de sequeres fortes (PAPER I). Els arbres vells, que a més han restat suprimits durant molt temps,

són aquells amb una probabilitat més gran de morir (BIGLER *et al* 2004). És probable que arbres mitjans de la massa puguin estar provocant una competència sobre els arbres més vells d'una cohort més adulta (OLIVER & LARSON 1996). No es pot descartar, tal i com han observat SMITH *et al.* (2005), que una densitat excessiva conjuntament amb una sequera important hagin provocat el decaïment de l'avet (BECKER *et al.* 1989).

El clima sembla haver debilitat les avetoses, però també podria haver incrementat la capacitat de diversos patògens de l'avet de causar danys. S'ha observat com els individus de vesc més petits es troben a majors altituds que els més grans, cosa que suggereix que a major altitud les infeccions han estat més recents. L'expansió del vesc a una major altitud podria haver estat dificultada en un passat per les baixes temperatures. Sota unes condicions més suaus com les que s'estan enregistrant en les últimes dècades, el vesc podria haver estat capaç d'infectar les avetoses situades a més altitud (PAPER III). La mortalitat de l'avet a causa d'*H. abietinum* sembla associada a una major sequera (PUDDU *et al* 2003). Els atacs d'*Epinotia subsequana* registrats a les avetoses dels Pirineus també es van veure associats a un increment de les temperatures (CAMARERO *et al.* 2003).

La gestió ha reduït la diversitat d'espècies i ha afavorit un increment de la presència d'avet en el que avui són les avetoses dels Pirineus (PAPER I). La pèrdua de diversitat a causa de la gestió duta a terme pot considerar-se com una acceleració del procés natural de transició entre boscos d'espècies moderadament intolerants a l'ombra com *P. sylvestris* i *P. uncinata*, cap a boscos d'espècies més tolerants a l'ombra, com ara *Abies alba* o *F. sylvatica*. Associats amb una menor diversitat d'espècies, s'han observat major severitat dels atacs de *Armillaria*, *H. abietinum* i *V. album* (Paper IV i Paper III, respectivament). SOLLA *et al* (2006) van observar com una major severitat de *M. caryophyllacearum* estava associada també a masses més monoespecífiques d'avet. En absència de perturbacions d'intensitat elevada, com podrien ser un aprofitament o un incendi forestal, altres perturbacions a escala menor poden incrementar la seva freqüència a mesura que les masses es tornen més velles i espesses (DOBBERTIN & RIGLING 2006; NAGEL & DIACI 2006; FLORIT & AUNÓS 2006; SPLECHTNA *et al.* 2005). L'abandonament del bosc pot també indirectament augmentar la incidència de *M. caryophyllacearum*, ja que la severitat dels seus atacs s'ha vist associada a unes condicions més ombrívoles (PAPER II).

Els patògens de podridura d'arrel *Armillaria* i *H. annosum* sobreviuen a les soques i als sistemes radicals deixats després de la tallada. S'ha observat com una major quantitat de rizomorfs d'*Armillaria* i de cossos de fructificació d'*H. abietinum* estan relacionats amb una major quantitat d'àrea basimètrica aprofitada en les tallades (PAPER IV i PAPER III, respectivament). En el cas d'*H. abietinum* aquest augment s'observa especialment quan l'àrea basimètrica que s'aprofita es correspon a l'avet. La identificació molecular de les mostres recol·lectades a les avetoses dels Pirineus va resultar en una majoria de mostres corresponents a *H. abietinum*, l'espècie biològica especialitzada en *Abies alba*, mentre que *H. annosum sensu stricto*, l'espècie biològica especialitzada en el gènere *Pinus*, presentava una incidència molt menor (Paper III). Un afavoriment de l'avet en aquestes masses pot conduir a un increment dels danys en un futur. D'acord amb el que s'ha observat en el PAPER I, la patogenicitat d'aquests fongs sembla ser aparentment baixa, però, la seva presència en arbres morts fa que no se'n descarti la virulència, encara que probablement necessiti de certes condicions d'estrès. Per últim, el fet que una mortalitat més alta hagi estat observada quan *H. abietinum* i *V. album* apareixen junts (PAPER III), llença la hipòtesi que hi ha una interacció sinèrgica entre aquests dos patògens.

Algunes condicions ambientals que podrien ser gestionades mitjançant les pràctiques habituals de gestió forestal s'han vist associades a menors severitats d'algunes dels patògens estudiats (PAPERS II, III i IV). Les associacions que s'extreuen a partir de dades observacionals s'han de interpretar cautelosament, ja que no tenen perquè implicar una relació causa-efecte. S'haurien d'examinar de manera experimental les hipòtesis plantejades per aprofundir en l'enteniment dels mecanismes biològics que hi ha sota d'aquestes relacions. També, s'ha de tenir en compte que algunes de les hipòtesis examinades en la recerca duta a terme poden haver estat descartades sense considerar l'error de tipus II: l'error d'acceptar la hipòtesi nul·la quan aquesta no és certa (PETERMAN 1990).

La recerca en un futur s'ha d'enfocar a dissenyar mesures de control per a *V. album*. En masses mixtes s'ha observat com aquesta espècie presenta dificultats per expandir-se dins i entre els arbres (Paper III). El mecanisme biològic que explica aquesta relació pot estar relacionat amb els vectors d'aquest patogen. És necessari també un major aprofundiment en l'estudi de la relació sinèrgica entre *H. abietinum* i *V. album* (Paper III). Aquest estudi hauria d'incloure no solament l'amidament de la presència d'*Heterobasidion annosum* a la soca, sinó també a les arrels (Paper I), ja que la primera mesura solament ens dóna informació de processos d'infecció molt avançats.

Per altra banda, és necessari aprofundir en el coneixement dels factors que influeixen en la regeneració de l'avet en el límit inferior de les pinedes de pi negre (*P. uncinata*), i parar especial atenció al paper que pot estar tenint *A. ostoyae* en aquest context. De la mateixa manera, l'avaluació de la mortalitat de plàntules d'*Abies alba* a causa de *A. cepistipes* al sòl o a la presència d'ungulats pot millorar la comprensió de quins factors determinen l'equilibri entre faig i avet en els boscos mixtos d'aquestes dues espècies (Paper II). És també necessària l'avaluació de les hipòtesis plantejades al Paper I, respecte a si els arbres deixats després de la tallada són els que actualment presenten decaïment, mitjançant una reconstrucció del seu creixement a partir de l'estudi dels anells de creixement.

Conclusions

La recerca realitzada representa un avanç en la comprensió del decaïment de l'abet, així com dels patògens més importants que afecten els boscos d'aquesta espècie. A pesar d'això, no queda totalment clar com classificar tots els factors que s'han trobat associats amb el decaïment, sota la teoria del decaïment de MANION (1991).

En primer lloc, el decaïment de l'abet s'ajusta al model de Manion, ja que aquest es concentra en els arbres més vells i dominants de la massa. I en segon lloc, s'ha identificat més d'un factor implicat en la mort dels arbres. És clar que la gestió ha provocat un impacte molt important en aquest ecosistema, ja que, per una banda, sembla que l'abet ha estat afavorit per la gestió forestal, però també sembla que ha predisposat alguns arbres de la massa a entrar en decaïment. Les condicions àrides de les dècades dels 80 i dels 90 podrien considerar-se dins de la teoria de Manion com un factor que va incitar al decaïment.

La classificació del paper dels patògens és també controvertida. *V. album* i *M. caryophyllacearum* podrien considerar-se com a factors que han contribuït a la mort dels arbres, ja que sota condicions normals no haurien causat un debilitament tan elevat dels arbres. Els danys d'*Armillaria* i *H. abietinum* s'han observat majoritàriament sobre arbres de mitjanes dimensions, però no a la d'arbres dominants; per tant, es podria desestimar el seu paper en el decaïment de l'abet. A causa de la seva freqüència, els seus efectes en les arrels dels arbres dominants no es poden descartar; en aquest cas, però, hauríem de considerar aquests patògens com a factors que predisposen al decaïment. Un major aprofundiment en el coneixement de la relació *H. abietinum*-*V. album* pot reforçar encara més la idea que *H. abietinum* sigui un factor que hagi predisposat al decaïment de l'abet.

Agraïments

Primerament vull expressar el meu agraïment a Carlos Colinas, que va creure en mi, i que mitjançant molta paciència i discussions estimulants em va introduir pas a pas en el món de la ciència.

Vull, també, agrair el suport que m'han donat els meus companys del laboratori de l'Àrea de Defensa del Bosc del Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, amb qui he compartit inoblidables moments. Voldria agrair especialment a Laura Martínez Suz el fet que m'introduís en el món de la biologia molecular.

Durant el meu últim any de la tesi doctoral vaig realitzar una estada al Departament de Micologia Forestal i Patologia de la Swedish University of Agricultural Sciences. Vull agrair a Jan Stenlid, de qui vaig aprendre molt, que em permetés de participar en alguns dels seus projectes.

Vull, també, reconèixer el suport que m'han donat els meus amics i la meva família durant els anys que vaig estar fent aquesta tesi. Especialment vull agrair a Mireia Gómez, Albert Martín, Joan Homs, Alberto Rallo, Albert Guillén, Consolación Casamayor, Didac Díaz, Maria Jové i Marin Pales que m'hagin ajudat en les feines de camp.

La redacció en anglès dels documents inclosos en aquesta tesi ha estat possible gràcies als coneixements d'escriptura científica en anglès de Carlos Colinas, Christine Fischer i Malcolm Hayes. La redacció en català ha estat supervisada per Teresa Olivé.

Aquesta tesi ha estat parcialment finançada amb el projecte RTA01-071-C3-1 del Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, també amb l'acció S3 del projecte SILVAPYR (I3A-1-57-E) i amb la beca 2006BE00500 del DURSI-GENCAT. Estic molt agraït al Centre Tecnològic Forestal de Catalunya per confiar en mi i finançar-me els estudis doctorals.

References

- Ammer, C. 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecol Manage* 88, 43-53.
- Auclair, A.N.D. Worrest, R.C. Lachance, D. Martin, H.C. 1992. Climatic perturbation as a general mechanism of forest dieback. In: *Forest Decline Concepts*. Manion, P. D. and Lachance, D. (eds). APS Press, St. Paul, MN. pp. 38-58.
- Aussenac, G. 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann Forest Sci* 59, 823-832.
- Barnard, E.L. 1999. Annosum Root Rot of Pines in Florida. *Plant Pathology Circular*, 398 (No. 2 Revised). FDACS. Division of Plant Industry.
- Barzanti, G.P. Capretti, P. 1996. Morie nelle abetine del Monte Amiata associate ad *Heterobasidion annosum*. *Monti e Boschi*, 96: 24-28.4
- Becker, M. 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. *Can J Forest Res* 19, 1110-1117.
- Becker, M. Landmann, G. Lévy, G. 1989. Silver fir decline in the Vosges Mountains (France): role of climate and silviculture. *Water Air Soil Poll* 48, 77-86.
- Bendel, M. Kienast, F. Bugmann, H. Rigling, D. 2006 b. Incidence and distribution of *Heterobasidion* and *Armillaria* and their influence on canopy gap formation in unmanaged mountain pine forests in the Swiss Alps. *Eur J Plant Pathol* 116, 85-93.
- Bendel, M. Kienast, F. Rigling, D. Bugmann, H. 2006 a. Impact of root-rot pathogens on forest succession in unmanaged *Pinus mugo* stands in the Central Alps. *Can J Forest Res* 36, 2666-2674.
- Bendz-Hellgren, M. Stenlid, J. 1995. Long-term reduction in the diameter growth of butt rot affected Norway spruce, *Picea abies*. *Forest Ecol Manage* 74, 239-243.
- Bernetti, G. 1995. *Selvicoltura speciale*. UTET. Torino.
- Bigler, C. Gričar, J. Bugmann, H. Čufar, K. 2004. Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir. *Forest Ecol Manage* 199, 183-190.
- Blanco, E. Casado, M.A. Costa, M. Escribano, R. García, M. Génova, M. Gómez, F. Moreno, J.C. Morla, C. Regato, P. Sáinz, H. 1997. *Los bosques ibéricos*. Planeta, Barcelona.
- Blank, L.W. 1985. A new type of forest decline in Germany. *Nature* 314, 311-314.
- Boncina, A. Gaspersic, F. Diaci, J. 2002. Long-term changes in tree species composition in the Dinaric mountain forests of Slovenia. *Forest Chronicle* 79, 227-232.
- Cabrera, M., 2001. Evolución de abetares del Pirineo aragonés. *Cuad Soc Esp Cien For* 11, 43-52.
- Camarero, J.J. Padró, A. Martín, E. Gil-Pelegrín, E. 2002. Aproximación dendroecológica al decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo Aragonés. *Montes* 70, 26-33.
- Camarero, J.J. Martín, E. Gil-Pelegrín, E. 2003. The impact of a needleminer (*Epinotia subsequana*) outbreak on radial growth of silver fir (*Abies alba*) in the Aragón Pyrenees: A dendrochronological assessment. *Dendrochronologia* 21, 3-12.
- Capretti, P. Korhonen, K. Mugnai, L. Romagnoli, C. 1990. An intersterility group of *Heterobasidion annosum* specialized to *Abies alba*. *Eur J Forest Pathol* 20, 231-240.
- Casamayor, C. 2005. Decaimiento de las masas de *Pinus uncinata*. Miller ex Mirbel en el Pirineo catalán. Msc. Thesis. University of Lleida.
- Cervera, J.M. Villaescusa, R. 1977. Inventario de los abetares del Valle de Aran afectados por el muerdago. *Bol Est Cen Ecol* 6, 41-48.
- Chandler, J.W. Bartels, D. 2003. Drought avoidance and drought adaptation. In: Stewart, B. A. Howell, T. A. *Encyclopedia of water science*. Marcel Dekker. New York, NY, US. pp. 163-165.
- Chéret, V. Dagnac, J. Fromard, F. 1987. Le déperissement du sapin dans les Pyrénées Luchonnaises. *Rev For Fr* 34, 12-24.
- Cherubini, P. Fontana, G. Rigling, D. Dobbertin, M. Brang, P. Innes, J.L. 2002. Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology*, 90: 839-850.
- Clauser, F. 1980. Una nuova "moria dell'abete bianco" a Vallombrosa. *Monti e Boschi* 31, 51-55.
- Corcuera, L. Camarero, J.J. Sisó, S. Gil-Pelegrín, E. 2006. Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees* 20, 91-98.
- Cruickshank, M.G. Morrison, D.J. Punja, Z.K. 1997. Incidence of *Armillaria* species in precommercial thinning stumps and spread of *Armillaria ostoyae* to adjacent Douglas-fir trees. *Can J Forest Res* 27, 481-490.
- Dobbertin, M. Baltensweiler, A. Rigling, S. 2001. Tree mortality in an unmanaged mountain pine (*Pinus mugo* var. *uncinata*) stand in the Swiss National Park impacted by root rot fungi. *Forest Ecol Manage* 145, 79-89.
- Dobbertin, M. Hilker, M.R. Zimmermann, T.W. Wohlgemuth, T. Rigling, A. 2005. The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) in Switzerland—the result of climate warming? *Int J Biometeorol* 50, 40-47.
- Dobbertin, M. Rigling, D. 2006. Pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *Forest Pathol* 36, 309-322.

- Dobrowolska, D. 1998. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the 'Jata' reserve in Poland. *Forest Ecol Manage* 110, 237-247.
- Doğmuş-Lehtijärvi, H.T. Lehtijärvi, A. Korhonen K. 2006. *Heterobasidion abietinum* on *Abies* species in western Turkey. *Forest Pathol* 36, 280–286.
- Drapier, J. 1985. Les difficultés de régénération naturelle du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. *Rev For Fr* 74, 45-55.
- Filip, G. M. 1984. Dwarf mistletoe and *Cytophora* caker decrease grand fir growth in Central Oregon. *Forest Sci* 30, 1071-1079.
- Florit, L. Aunós, A. 2003. Overstocked uneven-aged *Abies alba* stands structure in the Val d'Aran (Lleida, Spain), in: International IUFRO Conference on Silviculture and Sustainable Management in Mountain forests in the Western Pyrenees, Navarra, Spain, 7 p.
- Fox, R.T.V. 2000. Pathogenicity In: R.T.V. Fox, (ed.): *Armillaria Root Rot: Biology and Control of Honey* pp. 113-138.
- Garbelotto, M. 2004. Root and Butt Rot Diseases In: *Forest Pathology*, Elsevier. pp. 1-9.
- Garbelotto, M. Orosina, W.J. Cobb, F.W. Burns, T.D. 1998. The European S and F intersterility groups of *Heterobasidion annosum* may represent sympatric protospecies. *Can J Bot* 76, 397-409.
- García-López, J.M. Allué-Camacho, C. 2005. Caracterización y potencialidades fitoclimáticas de abetales (*Abies alba* Mill.) en la península ibérica. *Ecología* 19, 11-28.
- Gilbert, G.S. 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annu Rev Phytopathol* 40, 13–43.
- González, J.M. Piqué, M. 2003. Análisis de la regeneración natural en una masa irregular de abeto, pino negro y pino silvestre. *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.* 15, 129-134.
- Guyon, J.P. 1998. *Références Forêt* (2nd Edition). Synthèse Agricole, Bordeaux.
- Hartman, G. Nienhaus, F. Butin, H. Winter, K. 1991. Symptômes de dépérissement des arbres forestiers: Atlas de reconnaissance de symtômes. IDF, France.
- Heuze, P. Schnitzler, A. Klein, F. 2005. Is browsing the major factor of silver fir decline in the Vosges Mountains of France?. *Forest Ecol Manage* 217, 219–228.
- Houston, D. R. 1992. A host-stress saprogen model for forest dieback-decline diseases. In: *Forest Decline Concepts*. Manion, P.D. Lachance, D. (eds). APS Press, St. Paul, MN. pp. 3-25.
- Innes, J.L. 1990. *Assessment of Tree Condition*. HMSO, London.
- Innes, J.L. 1993. *Forest health: its assessment and status*. CAB international, Wallingford, UK.
- Intini, M.G. 1988. Un caso di moria dell'abete bianco associato ad *Armillaria ostoyae* (Romagnesi) Herink. *Informatore Fitopatologico* 38, 67-70.
- Kandler, O., 1993. The air pollution/forest decline connection: the Waldsterben theory refuted. *Unasylla* 44, 39–49.
- Korhonen, K., Capretti, P., Karjalainen, R., Stenlid, J. 1998. Distribution of *Heterobasidion annosum* intersterility groups in Europe. In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (Eds.), *Heterobasidion annosum: Biology, Ecology, Impact and Control*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 94-104.
- Krause, G.H.M. Arndt, U. Brandt, C.J. Bucher, J. Kenk, G. Matzner, E. 1986. Forest decline in Europe: Development and possible causes. *Water Air Soil Poll* 31, 647-668
- Lévy, G. Becker, M. 1987. Le dépérissement du sapin dans les Vosges: rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann Sci For* 44, 403-416.
- Lévy, G. Delatour, C. Becker, M. 1994. Le dépérissement du chêne des années 1980 dans le centre de la France, point de départ d'une meilleure. *Rev For Fr* 46, 495-503.
- Luisi, N. Sicoli, G. 1993. Una grave moria dell'abete bianco associata ad *Heterobasidion annosum* in Basilicata. *L'Italia Forestale e Montana* 93, 83-91.
- Luque, J. Parladé, J. Pera, J. 2000. Pathogenicity of fungi isolated from *Quercus suber* in Catalonia (NE Spain). *Forest Pathol* 30, 247-263.
- Macias, M. Andreu, L. Bosch, O. Camarero, J.J. Guitiérrez, E. 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change* 76, 289-313.
- Mallett, K.I. Volney, W.J.A. 1999. The effect of *Armillaria* root disease on lodgepole pine tree growth. *Can J Forest Res* 29, 252-259.
- Manion, P.D. 1991. *Tree disease concepts*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Martín, E. Cobos, J.M. 1986. Graves ataques de perforadores en los abetares de Ansó (Huesca). *Bol. San. Veg. Plagas* 12, 297-298.
- Montoya, R. López, M. Sánchez, G. González, M.R. Jiménez, R. 1998. La red europea de seguimiento de daños en los bosques (Nivel 1) en España, 1987–1996. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Montoya, R. Sánchez, G. Fernández, J. Noriega, A.B. 2002. La salud de los montes en los Parques Nacionales y Centros Forestales: Una guía para el visitante. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Morquer, R. Touvet, A. 1972. The resistance of forest tree species to attack by *Clitocybe* [Armillaria] *mellea*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, France* 274, 1038-1043.
- Motta, R. 1995. Rinnovazione naturale delle foreste di montagna ed impatto degli ungulati selvatici nelle Alpi Occidentali Italiane. *Monti e Boschi* 5, 15-23.

- Motta, R. Edouard, J.L., 2005. Stand structure and dynamics in a mixed and multilayered forest in the Upper Susa Valley, Piedmont, Italy. *Can J Forest Res* 35, 21-36.
- Motta, R. Garbarino, F. 2003. Stand history and its consequences for the present and future dynamic in two silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the high Pesio Valley (Piedmont, Italy). *Ann For Sci* 60, 361-370.
- Mueller-Dombois, D.R. 1992. A natural dieback theory, cohort senescence as an alternative to the decline disease theory. In: *Forest Decline Concepts*. Manion, P.D., Lachance, D. (eds). APS Press, St. Paul, MN. pp. 26-37.
- Müller, E. Stierlin, H.R. 1990. *Sanasilva*, Tree Crown Photos. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf.
- Nagel, T.A. Diaci, J. 2006. Intermediate wind disturbance in an old-growth beech–fir forest in southeastern Slovenia. *Can J Forest Res* 36, 629–638.
- Niemelä, T. Korhonen, K. 1998. Taxonomy of the genus *Heterobasidion*. In: In: Woodward, S. Stenlid, J. Karjalainen, R. Hüttermann, A. (Eds.), *Heterobasidion annosum: Biology, Ecology, Impact and Control*. Biology, Ecology, Impact and Control. CAB International, Wallingford, UK, pp. 27-33.
- Noetzli, K.P. Müller, B. Sieber, T.N. 2003. Impact of population dynamics of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on European silver fir (*Abies alba*). *Ann Forest Sci* 60, 773-779.
- Oliver, C.D. Larson, B.C. 1996. *Forest Stand Dynamics*. Wiley, New York.
- Omdal, D.W. Shaw III, C.G. Jacobi, W.R. 2004. Symptom expression in conifers infected with *Armillaria ostoyae* and *Heterobasidion annosum*. *Can J Forest Res* 34, 1210-1219.
- Otrosina, W.J. Bannwart, D. Roncadori, R.W. 1999. Root-infecting fungi associated with the decline of longleaf pine in the southeastern United States. *Plant Soil* 217, 145-150.
- Paluch, J. 2005. Factors controlling the regeneration process in unevenly aged silver fir forests: Inferences from the spatial pattern of trees. *J Forest Sci* 52, 510-519.
- Pélachs, A. Soriano, J.M. 2003. Las fuentes paleobotánicas y la historia forestal: el ejemplo de los valles de Coma de Burg y Vallferrera (Pallars Sobirà-Lleida). *Cuad Soc Esp Cien For* 16, 155-160.
- Peñuelas, J. Filella, I. Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biol* 8, 531-544.
- Peterman, R.M. 1990. The importance of reporting statistical power: The forest decline and acidic deposition example. *Ecology* 71, 2024-2027.
- Plagnat, F. Brossier, J. 1969. Silver Fir stands with mistletoe: [I] Silviculture of infested Fir stands. Tentative conclusions. [II] Thoughts on Fir mistletoe. *Rev For Fr* 26, 553-561.
- Podlaski, R. 2002. Radial growth trends of fir (*Abies alba* Mill.), beech (*Fagus sylvatica* L.) and pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Swietokrzyski National Park (Poland). *J Forest Sci* 48, 377-387.
- Puddu, A. Luisi, N. Capretti, P. Santini, A. 2003. Environmental factors related to damage by *Heterobasidion abietinum* in *Abies alba* forests in Southern Italy. *Forest Ecol Manage* 180, 37-44.
- Pukkala, T. Mõykkynen, T. Thor, M. Rönnberg, J. Stenlid, J. 2005. Modeling infection and spread of *Heterobasidion annosum* in even-aged Fennoscandian conifer stands. *Can J Forest Res* 35, 74–84.
- Redfern, D.B. Stenlid, J. 1998. Spore dispersal and infection. In: In: Woodward, S. Stenlid, J. Karjalainen, R., Hüttermann, A. (Eds.), *Heterobasidion annosum: Biology, Ecology, Impact and Control*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 105-124.
- Robakowski, P. Montpied, P. Dreyer, E. 2003. Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Trees* 17, 431-441.
- Robakowski, P. Wyka, T. Samardakiewicz, S. Kierzkowski, D. 2004. Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings under different canopies. *Forest Ecol Manage* 201, 211-227.
- Rolland, C. Michalet, R. Desplanque, C. Petetin, A., Aimé, S. 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *J Veg Sci* 10, 297-306.
- Schütt, P. Cowling, E.B. 1985. Waldsterben, a general decline of forests in Central Europe: symptoms, development and possible causes. *Plant Dis* 69, 548-558.
- Senn, J. Suter, W. 2003. Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: beliefs in search of supporting data. *Forest Ecol Manage* 181, 151-164.
- Smith, T.F., Rizzo, D.M., North, M. 2005. Patterns of mortality in an oldgrowth mixed-conifer forest of the southern Sierra Nevada, California. *For Sci* 51, 266–275.
- Solla, A. Camarero, J.J. 2006. Spatial patterns and environmental factors affecting the presence of *Melampsorella caryophyllacearum* infections in an *Abies alba* forest in NE Spain. *Forest Pathol* 36, 165–175.
- Solla, A. Sánchez-Miranda, Á. Camarero, J. J. 2006. Radial-growth and wood anatomical changes in *Abies alba* infected by *Melampsorella caryophyllacearum*: a dendroecological assessment of fungal damage. *Ann Forest Sci*, 63: 293–300. 4
- Spiecker, H. 2000. Growth of Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In: Klimo, E. Hager, H. Kulhavy, J (eds). *Spruce monocultures in central Europe-Problems and prospects*. EFI Proceedings n° 33. European Forest Institute, Joensuu, Finland. pp. 11-26.
- Splechna, B.E. Gratzner, G. Black, B.A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest: A spatial dendro-ecological analysis. *J Veg Sci* 16, 511-522.

- Stancioiu, P.T. O'Hara, K.L. 2006. Morphological plasticity of regeneration subject to different levels of canopy cover in mixed-species, multiaged forests of the Romanian Carpathians. *Trees* 20, 196–209.
- Thomas, A. L. Gegout, J. C. Landmann, G. Dambrine, E. King, D. 2002 a. Relation between ecological conditions and fir decline in a sandstone region of the Vosges mountains (northeastern France). *Ann Forest Sci* 59, 265-273.
- Thomas, F.M. Blank, R. Hartmann, G. 2002 b. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathol* 32, 277-307.
- Thor, M. Ståhl, G. Stenlid, J. 2005. Modelling root rot incidence in Sweden using tree, site and stand variables. *Scand J Forest Res* 20, 165-176.
- Tonon, G. Panzacchi, P. Grassi, G. Gianfranco, M. Cantoni, L. Bagnaresi, U. 2005. Spatial dynamics of late successional species under *Pinus nigra* stands in the northern Apennines (Italy). *Ann Forest Sci* 62, 669–679.
- Tsopelas, P. Angelopoulos, A. Economou, A. Soulioti N. 2004. Mistletoe (*Viscum album*) in the fir forest of Mount Parnis, Greece. *Forest Ecol Manage* 202, 59-65.
- Vallauri, D. 1998. Parasite dynamics of *Viscum album* L. in Austrian black pine stands in the Saignon watershed (southwestern Alps). *Ann Sci For* 55, 823-835.
- Vilardosa, M. Vega, C. 2001. Historia dasocrática y estado actual del monte de CUP nº115 de Lérida. *Cuad Soc Esp Cien For* 11, 179-183.
- Webster, R. Rigling, A. Walthert, L. 1996. An analysis of crown condition of *Picea*, *Fagus* and *Abies* in relation to environment in Switzerland. *Forestry* 69, 347-355.
- Whitney, R.D. Fleming, R.L. Zhou, K. Mossa, D.S. 2002. Relationship of root rot to black spruce windfall and mortality following strip clear-cutting. *Can J Forest Res* 32, 283-294.
- Woodward, S. Stenlid, J. Karjalainen, R. Hüttermann, A. 1998. *Heterobasidion annosum*: Biology, Ecology, Impact and Control. CAB International, NY.
- Worrall, J. J.; Sullivan, K. F.; Harrington, T. C.; Steimel, J. P. 2004. Incidence, host relations and population structure of *Armillaria ostoyae* in Colorado campgrounds. *For Ecol Manage* 192, 191-206.
- Worrall, J.J. Lee, T.D. Harrington, T.C. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea-Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *J Ecology* 93, 178–190.
- Zawada, J. 2001. Increase in radial DBH increment of silver fir stands in Poland and its differentiation. Abstracts of the International Conference Tree Rings and People, 22-26 September 2001, Birmensdorf, Swiss Federal Research Institute WSL.
- Zierl, B. 2004. A simulation study to analyse the relations between crown condition and drought in Switzerland. *Forest Ecol Manage* 188, 25-38.
- Zuber, D. 2004. Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. *Flora* 199, 181-203.