

## היבטים מרחביים של התפשטות מחלות צמחים במערכות חקלאיות

### ליאור בלנק

המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים, מנהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, דרך המכבים 68, ראשון לציון

### תקציר

ההתפתחות של פגעים בכלל, ושל מחלות צמחים בפרט, בגידולים חקלאיים בזמן ובמרחב הוא תהליך דינמי מורכב. גורמים רבים וקשרי הגומלין שביניהם, משפיעים על התפתחות הפתוגנים השונים. בכלל זה גורמים אביוטיים (לדוגמא- טמפרטורה, לחות, גשם ורוחות) וגורמים ביוטיים (לדוגמא- וקטורים המעבירים פתוגנים ורגישות הפונדקאי). על ההפצה במרחב משפיעים גם גורמים גאוגרפיים שונים, הרכב ומבנה הנוף, הפיזור ומידת הקישוריות (Connectivity) של הפונדקאי במרחב. למרות ההתקדמות במחקר בנושא שהתרחשה בשנים האחרונות, הידע לגבי ההשפעות של הגורמים השונים על ההטרוגניות בזמן ובמרחב של פגעים נותר מוגבל. בנוסף לגורמים אלו, גם האדם המבצע מניפולציות במערכת החקלאית ובמערכת הטבעית הסמוכה לה, משפיע על תפוצת הפתוגן ומידת האילוח של השדות. המערכת הביולוגית הכוללת מורכבת עוד יותר, היות וקיים מעבר של פתוגנים מהמערכת החקלאית למערכת הטבעית ובחזרה. תחום המחקר שעוסק בקשר בין מבנה הנוף והתפשטות מחלות נקרא "אפידמיולוגיה של הנוף". תחום מחקר זה קיבל עד היום תשומת לב מועטה יחסית. בפרק זה תתואר חשיבות ההתייחסות לבחינת ההיבט המרחבי של התפשטות מחלות צמחים במערכות חקלאיות באופן כללי תוך מתן דגש לגורמים גאוגרפיים וסביבתיים שונים.

אופן הציטוט: בלנק ל' (2021) היבטים מרחביים של התפשטות מחלות צמחים במערכות חקלאיות. בספר **תובנות חדשות במחלות צמחים**, בעריכת אלעד י', דומברובסקי א', מנוליס-ששון ש' ועזרא ד', הוצאת המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים.  
<https://volcaniarchive.agri.gov.il/skn/tu/e51948>



### מבוא

חלק ניכר מהתוצרת החקלאית אובד בהשפעת מחלות שונות. מירב המשאבים להתמודדות עם מחלות מכון לפיתוח ושימוש באמצעי הדברה שונים. לשימוש בהיקף נרחב בחומרי הדברה עלולות להיות השלכות שליליות, ביניהן זיהום הקרקע והסביבה, פגיעה במגוון הביולוגי ובבריאות האדם. אחת הדרכים להתמודד בצורה מושכלת עם גורמי המחלה ובכך לצמצם את השימוש בחומרי הדברה היא להבין ולכמת את הגורמים המשפיעים על התפשטות המחלות בזמן ובמרחב.

האתגר במחקר כזה הוא בהטרוגניות הרבה של המערכות החקלאיות בזמן ובמרחב. המערכת החקלאית מורכבת מסוגים שונים של גידולים ומחזורי גידולים, כאשר כל חלקה מנוהלת על פי ממשק המיוחד לה ולצד שטחים פתוחים ובנויים (איור 1).



איור 1. דוגמאות לנוף חקלאי המורכב מגידולי שדה, מטעים וחממות, לצד שטחים בנויים ואזורים טבעיים. א' תמונה מרחפן באזור בקעת הנדיב, ב' תצלום ממטוס (אורטופוטו) באזור בקעת הנדיב.

האופי הדינמי-מרחבי של התהליכים האפידמיולוגיים מציב אתגר ייחודי למחקר ולדרך ניהול התפשטות הפגעים בסביבה החקלאית ובסביבה הטבעית הסמוכה, א' במערכות אלה מתקיימות אינטראקציות מגוונות ביוטיות ואביוטיות, שלא כולן ידועות, ומעורבים בהן משתנים סביבתיים רבים, שההשפעות שלהם אינם בהכרח לינאריות (Meentemeyer et al., 2012); ב' האופי ההטרוגני של המשתנים הביוטיות והאביוטיים המניעים את הדינמיקה של הפגעים קשה למדידה ולכימות וכולל מגוון של סקאלות מרחביות (Levin, 1992). בגלל הבעייתיות הקיימת בחקר המערכת הביולוגית הכוללת, ההתמודדות עם פגעים מתבצעת בעיקר ברמת החלקה הבודדת ויש מספר קטן של מקרים בהם ממשק הדברה מיושם בקנה מידה אזורי.

## השפעות הנוף

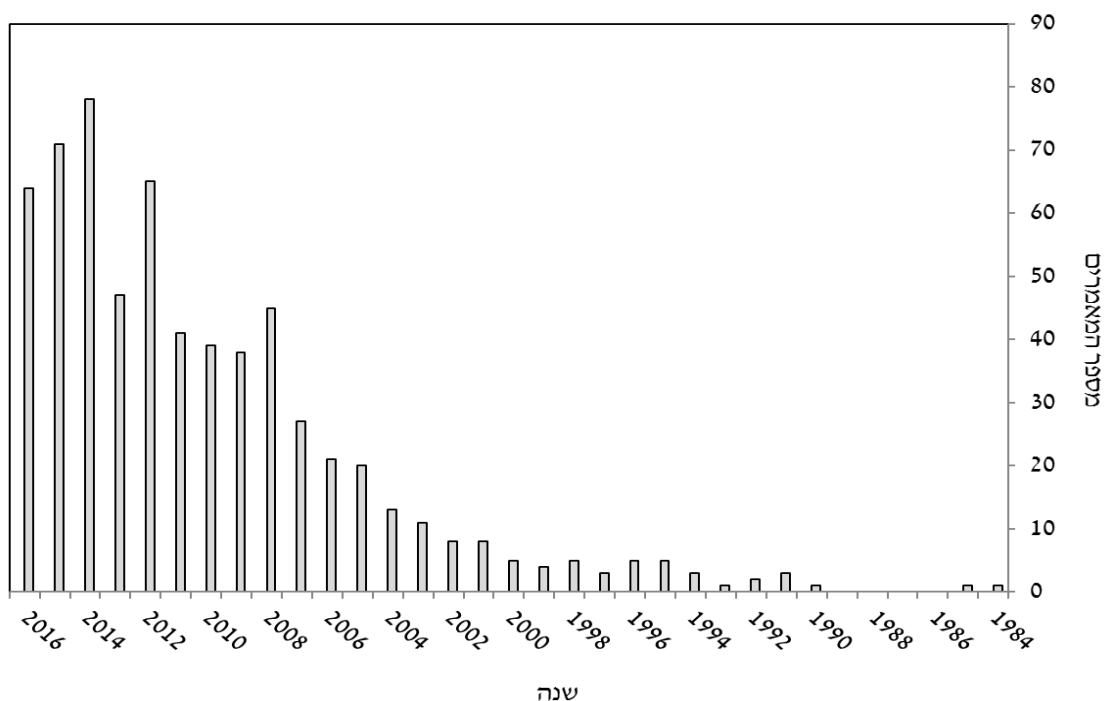
### אפידמיולוגיה של הנוף

לפתוגנים מגוון של צורות הפצה. בחלק מצורות ההדבקה מעבר הפתוגן מפרט נגוע לפרטים לא נגועים סמוכים מחייב מגע ישיר ביניהם. באחרים המעבר אינו ישיר ומתווך לדוגמה על ידי רוח (למשל כימסון בתפוחי אדמה) או נתזי מים (למשל אסקוכיטה בחמצה) ויש פתוגנים שהמעבר שלהם מתווך על ידי ווקטור (לדוגמה- החיידק *Xylella fastidiosa* המועבר על ידי החרק *Philaenus spumarius*, ראו פרק חיידקי שיפה). לרוב, ההסתברות להדבקה קטנה באופן ניכר ככל שהמרחק מהפרט הנגוע גדל. כתוצאה מכך, משתנים המשפיעים על מיקום הפתוגן, הפונדקאי והווקטור חשובים להבנת הדינמיקה המרחבית והעתית של התהליך האפידמיולוגי.

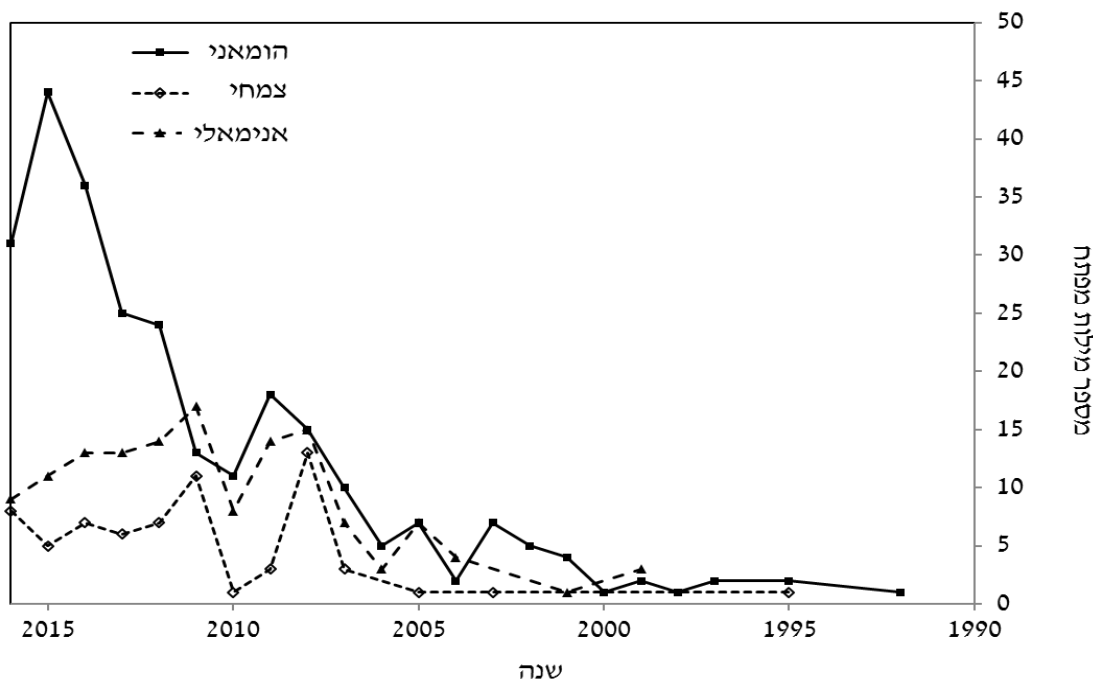
תחום המחקר הנקרא "אקולוגיה של הנוף" החל להתפתח בשנות ה-80 של המאה הקודמת בניסיון למצוא את הקשר בין תהליכים אקולוגיים כמו הפצה, למבנה והרכב הנוף בקנה מידה גדול (Turner, 2005). במקביל להתפתחות תחום מחקר זה, התפתח תחום משיק הנקרא "אפידמיולוגיה של הנוף" המשלב רעיונות ומתודולוגיות מתחום האקולוגיה הנופית עם תהליכים אפידמיולוגיים (Ostfeld et al., 2005). תחום מחקר זה מתמקד בהבנת הגורמים והתוצאות של מבנה הנוף על מחלות (Ostfeld et al., 2005; Reisen, 2010). ראשיתו של תחום המחקר של האפידמיולוגיה הנופית מיוחס לאיוון פבלובסקי (Pavlovsky, 1966), שעוד בשנות ה-30 של המאה הקודמת טוה את המונח "אפידמיולוגיה נופית". אבל התחום התפתח באופן משמעותי רק מספר עשורים אחרי כן (איור 2) בין השאר בזכות ההתפתחות שחלה במערכות מידע גיאוגרפיות (GIS), מערכות מיקום (GPS), חישה מרחוק ומערכות חישוביות מתקדמות שאפשרו מחקר של תהליכים בקנה מידה גדול ושילוב של נתונים ומשתנים רבים. ההתפתחות בתחום מבוססת על תצפיות לפיהן מחלות נוטות להיות מוגבלות בתפוצתן הגיאוגרפית. השונות המרחבית הרבה בתפוצת מחלות נובעת מהטרוגניות בסביבה ובתנאים הביולוגיים התומכים בפתוגן. תחום המחקר של האפידמיולוגיה המרחבית גורס כי הבנת הקשר בין תפוצת הפתוגן והתנאים הביוטיות והא-ביוטיות יכולה לעזור בחיזוי של סיכון התפשטות הפתוגן (Meentemeyer et al., 2012).

מספר המאמרים המוקדשים לבחינת ההשפעה של הנוף על מחלות הומניות גדל במהירות (איור 3). עבור מערכות צמחיות התחום עדיין נמצא בראשיתו. ככל הנראה הסיבות לכך נובעות מהקושי של איסוף נתונים בשטחים גדולים שהוא מסובך ויקר והעובדה שמרחב חקלאי מורכב בדרך כלל ממספר גדול של מגדלים

שנכונותם לשתף פעולה עם מחקרים כאלו הוא פעמים רבות נמוך. יתכן וזה נובע מהתפיסה המסורתית שניהול פגעים במערכות חקלאיות נעשה כתלות במה שקורה בחלקה עצמה, ללא השפעות אפשריות של הסביבה הקרובה והרחוקה (Plantegenest et al., 2007) וגם מהעדר של טכנולוגיות נגישות לאיסוף ושיתוף מידע. אפשרות של שיתוף מידע גם מעלה חששות של פגיעה בפרטיות בקרב מגדלים (Coble et al., 2016).



איור 2. השינוי השנתי במספר הפרסומים העוסקים באפידמיולוגיה מרחבית.

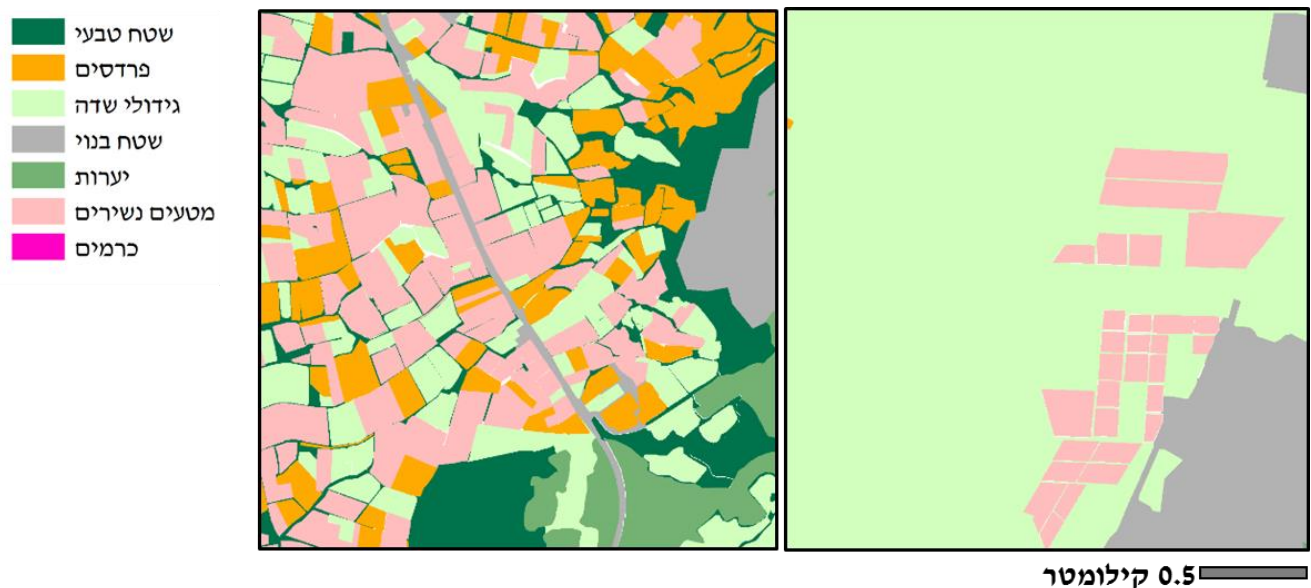


איור 3. המגמות בזמן של מילות מפתח במאמרים העוסקים באפידמיולוגיה מרחבית בחלוקה לאפידמיולוגיה הומנית, אנימלית ובצמחים.

## השפעת מרכיבי הנוף על דינמיקה של מחלות

הרכב הנוף מתייחס לחלק היחסי אותו תופסים מרכיבים שונים בנוף (לדוגמה - אחוז השטח הבנוי או החקלאי) (איור 4). ההרכב הנופי עשוי להכיל פונדקאים שונים של הפתוגן ובכך להשפיע על השפעת של מקור המדבק ובכך להשפיע על ההסתברות שהגידול החקלאי יפגע, תופעה המכונה לעיתים מקור-מבלע (Source-sink). לדוגמה, במחקר של *Hemileia vastatrix* הגורם לחלדון הקפה נמצא שחלקות הנמצאות באזורים בהם יש כיסוי נרחב של מטעי קפה, רמת הנגיעות בחילדון גדולה מזו של אזורים בהם יש מעט מטעי קפה (Avelino et al., 2012). דוגמה נוספת היא של הפתוגן *Plenodomus tracheiphilus* הגורם למחלת קימלון (מל סקו) בלימון. נמצא שככל שפרדסי הלימון קרובים יותר לישובים, כך גדלה רמת הנגיעות במחלה (Ben-Hamo et al., 2020). החוקרים שיערו שעצי לימון הגדלים בישובים, שאינם מטופלים כנגד גורם המחלה, מהווים מקור מדבק לפרדסים הסמוכים. החוקרים סייגו מסקנה זו וציינו שיייתכן והקשר שנמצא נובע משינוי במשטר הריסוסים בפרדסים הנמצאים בסמוך לישובים בהשוואה לפרדסים מרוחקים.

פונדקאים הנמצאים מחוץ לחלקות הגידול, הן בשטח טבעי והן בחלקות חקלאיות סמוכות, יכולים לשמש כמקום מפלט (Refuge) בזמנים בהם פונדקאים שונים אינם זמינים (לדוגמה, כאשר היבול נקטף במטעים מסוג אחד אך לא בסוג אחר) או כאשר התנאים בהם אינם מאפשרים את התפתחות הפתוגן או הוקטור. בנוסף, עבור heteroecious pathogens (לדוגמה, חילדון מהסוג *Gymnosporangium* בעצי Cedar-apple או חילדון קנה-החיטה (*Puccinia graminis*) או עבור וקטורים שונים הזקוקים ליותר מפונדקאי אחד להשלמת מחזור החיים, נוף הטרוגני, המכיל מספר פונדקאים, עשוי להיות הכרחי.



איור 4. שתי דוגמאות של נופים בעלי הרכב שימושי קרקע שונה. מימין, דוגמה לנוף בו ההטרוגניות נמוכה ושב גידולי שדה מהווים את עיקר השטח. משמאל, דוגמה לנוף הטרוגני הכולל מספר שימושי קרקע, בעיקר מטעים ופרדסים. מתוך (Chakuki, 2019).

הדינמיקה של מחלות מושפעת לא רק על ידי גורמים המגבילים את פיזור הפתוגנים הקשורים לנוף ברמת הפסיפס והמבנים הגיאוגרפיים, אלא גם על ידי ההשפעות של גורמים הקשורים לאתר, המשפיעים באופן ישיר על פתוגנים או על רגישות הפונדקאי. לדוגמא, (Manter et al., 2003) מצאו שבמדרונות דרומיים התפתחו יותר תסמיני needle cast הנגרמים על ידי *Phaeocryptopus gäumannii* בעצי אשוח דאגלס במערב ארצות הברית מאשר במדרונות הפונים לכיוונים אחרים. (Blank et al., 2019) דיווחו שמידת האילוח של יערות אורן בפטרייה *Fusarium circinatum* הגורמת כיבים בענפים בחבל קנטבריה בצפון ספרד, יורדת ככל שהיער רחוק יותר מהים ובדומה, צומח טבעי מאולח יותר בפטרייה *Podosphaera plantaginis* הגורמת את קימחון הפנטגו בסמוך לאזור החוף (Laine and Hanski, 2006). בשני המקרים ההשערה הייתה שתנאי הסביבה באזורים הסמוכים לים (לחות, טמפרטורה, משקעים ורוח) טובים יותר להתפתחות פתוגנים אלו.

### קישוריות

התבססות של פתוגן צמחי תלויה במגוון של גורמים, ביניהם יכולת ההפצה של הפתוגן, שהיא מהגורמים המרכזיים המשפיעים על התפתחותו (Fitt et al., 2006). קישוריות נופית (Landscape connectivity) מוכרת כגורם חשוב בהתפשטות גורמי מחלה וככל שהקישוריות הנופית גדלה, כתוצאה מפעולות אנתרופוגניות (התרחבות ישובים, סלילת כבישים ועוד), כך חשיבותה בהבנת תהליכים אפידמיולוגיים גדלה. הקטנת הקישוריות בין אזורים במרחב יכולה להפחית את הנגיעות במחלות.

במחקר על התפשטות האואומיצט *Phytophthora ramorum* בנוף הטרוגני בצפון קליפורניה, נמצא שהאואומיצט שנע באופן פסיבי בנתזי מים ברוח מושפע ממידת הקיטוע של הנוף, זאת, למרות שחומרת המחלה בכל אתר הושפעה יותר מתנאי הסביבה המקומיים (Ellis et al., 2010). במחקר אחר נמצא שהעליה בנטיעת יערות לצורכי תעשייה הובילה לעליה בכיסוי של מיני אורן שונים בדרום-מערב ארה"ב והובילה לירידה בקיטוע של יערות לעומת התקופה שלפני ההתיישבות האירופאית באמריקה. שינויים אלה גרמו לעליה בהתפשטות של חילדון, Fusiform rust (Perkins and Matlack, 2002). לעיתים התפשטות של מחלות על ידי הגברת הקישוריות נובעת מגורמים אנתרופוגניים. לדוגמא, נמצא כי עליה בקישוריות הנגרמת על ידי בוך וחומר אורגני המועברים על ידי רכבים על כבישים עשויה להעלות את ההתפשטות של *Phytophthora lateralis* (Jules et al., 2002). מחקרים נוספים הראו שכבישים משמשים כמסדרונות הפצה לפתוגנים, לדוגמא נוכחות גורם הקימחון *P. plantaginis*, שהוזכר לעיל, נמצאת בקשר ישר לקרבה לכבישים (Laine and Hanski, 2006).

### **סקלה מרחבית**

אתגר מרכזי במחקר של מחלות בצמחים נובע מהעובדה שמקור רוב הידע בנושא דינמיקה של מחלות הוא בקשר בין פונדקאי-פתוגן-סביבה בסקאלה מרחבית מצומצמת המייצגת לרוב חלקה חקלאית. אבל, תהליכים אפידמיולוגיים מתרחשים פעמים רבות בקנה מידה רחב יותר בדומה לתהליכים אקולוגיים (Blank et al., 2013; Blank and Blaustein, 2014), תהליכים אפידמיולוגיים אינם מתרחשים בסקאלה בודדת בגלל

שמינים חווים את הסביבה בהתאם להיסטוריית החיים שלהם (למשל, מנגנון ההפצה), מגוון ותפוצת הפונדקאים והמאפיינים האביוטיים של הסביבה.

כאשר בוחנים תפוצה של פתוגן בסקאלה נופית, פעמים רבות התפוצה אינה אחידה במרחב וקיימים אזורים בהם רמת הנגיעות גבוהה יותר מאשר באזורים אחרים. לדוגמא, מחקרים הראו שרמת הנגיעות במחלות שונות עשויה להשתנות כתלות, לדוגמא, בקרבה לים (Blank et al., 2019, Laine and Hanski, 2006), לכבישים (Laine and Hanski, 2006) או לישובים (Ben-Hamo et al., 2020). תתכן גם התקבצות של המחלה באזורים מסוימים כתלות בממשק החקלאי שמיישם כל חקלאי (Blank et al., 2016) או כתלות בגורמי סביבה כמו סוג הקרקע (Mas and Verdú, 2018; Williams et al., 2009). אך גם כאשר בוחנים תפוצה של פתוגן בסקאלה של החלקה הבודדת, מתברר במקרים רבים שהתפוצה אינה אקראית אלא נוטה להתקבץ (Madden and Hughes, 1995).

הבחירה באיזו סקלה מרחבית לבחון תפוצת מחלות תלויה בהבנת האפידמיולוגיה של כל פתוגן (לדוגמא- הפצה באוויר או הפצה בנתזי מים) ובמטרות המחקר. שאלות מחקר בקנה מידה של עשרות אלפי קילומטרים, יבחנו למשל את ההשפעה של פתוגנים על האקוסיסטמה (לדוגמא- השפעת פתוגן על המבנה והדינמיקה של יער (Garnas, 2011)). בקנה מידה קטן יותר של עשרות עד מאות קילומטרים תעלנה שאלות הבוחנות את ההשפעה של תפוצת הפונדקאי על התפשטות הפתוגן (Kauffman, 2006). למעשה, מחקרים מוגבלים בזמן ובמשאבים מכתיבים בדרך כלל את סקאלות המרחב והזמן שאינם בהכרח מתאימים לבחינת התהליך האפידמיולוגי.

### **מיפוי סיכונים**

אפידמיולוגיה של הנוף משלבת מידע ממספר מקורות ומודלים (סטטיסטיים ומתמטיים) כאשר המטרה היא להבין טוב יותר ולחזות תהליכים אפידמיולוגיים. לחלק מהמודלים מאפיינים של חיזוי תפוצה גיאוגרפית של פתוגנים (מודלים סטטיים) (Blank et al., 2019; Papaix et al., 2015) בעוד אחרים בוחנים את הדינמיקה בזמן ובמרחב של התקדמות התהליך האפידמיולוגי (מודלים דינמיים) (Meentemeyer et al., 2012). במחקר שבחן את השימוש בשני הסוגים של מידול מחלות, נמצא ש - 74% מהמחקרים בתחום השתמשו במודלים סטטיים ולא דינמיים (Meentemeyer et al., 2012).

### **מודלים סטטיים**

בקרת מחלות בקנה מידה נופי על ידי פיתוח יכולות חיזוי והערכת סיכונים הופך להיות מטרה חשובה ויישומית ככל שהמידע הגיאוגרפי, הסביבתי והאקלימי הופך להיות זמין ומדויק יותר (Ostfeld et al., 2005). כאשר המטרה היא חיזוי התפתחות של מחלות, נדרשים לרוב מודלים מורכבים הכוללים התייחסות למרכיבים שונים של הסביבה, האקלים והביולוגיה של הפתוגן כדי לספק תוצר ברמת דיוק גבוהה. כדי לשלב את המגוון הרב של המשתנים המקומיים (לדוגמא- ממשק הדברה ודישון), האקלימיים (לדוגמא- טמפרטורות ומשקעים), הטופוגרפיים (לדוגמא- מפנה ושיפוע מדרון), הנופיים (לדוגמא- אחוז השטח החקלאי בנוף או הקרבה לישובים)



יש להשתמש במודלים סטטיסטיים רבי משתנים (לדוגמא- Generalized Linear Models או Generalized Linear Mixed models) (Ben-Hamo et al., 2020; Blank et al., 2016, 2019).

### מודלים דינמיים

מודלים אלו כוללים מודלים מתמטיים המשלבים מורכבות עתית ומרחבית לכימות דינמיקה של אוכלוסיות ויכולים לעזור בתכנון ניהול מושכל יותר של המחלות. אך קיים אתגר גדול בשילוב מידע גיאוגרפי במודלים אפידמיולוגיים דינמיים. הבעיה העיקרית היא באיסוף מידע אמין ואיכותי על נוכחות מחלות במרחב גדול שכולל בעלי עניין (stakeholders) רבים. בנוסף, היכולת לבצע ניסויים בפתוגנים בקנה מידה גדול בחלקות מסחריות מוגבלת ביותר בגלל חשש לפגיעה ביבול. אתגרים אלו תורמים לכך שלרוב מידע המשמש לפיתוח מודלים מבוסס על סימולציות או מידע שיוצר באופן מלאכותי ולא על מידע מחלקות מסחריות. (Skelsey et al. (2009) פיתח מודל לחיזוי הדינמיקה בזמן ובמרחב של מחלת הכימשון הנגרמת על ידי מנבגי *Phytophthora infestans*. Firester et al. (2018) בחן את הדינמיקה בזמן ובמרחב של כימשון תוך התבססות על נתוני ניטור בחלקות מסחריות ופיתח מודל מתמטי המאפשר להעריך את הסיכון להתפרצות המחלה בכל נקודה במרחב תוך התבססות על נתוני אקלים (לחות יחסית וכיוון הרוח) והבנת האפידמיולוגיה של הפתוגן. מחקרים אלו מאפשרים לנהל את ממשק ההדברה כנגד הפתוגן תוך הערכת סיכונים מרחבית באופן שלא קיים כיום עבור מחלה זו. כיום, כדי למנוע את התפתחות המחלה והנזק, חלקות תפוחי אדמה מרוססות בתדירות גבוהה, לרוב פעם אחת מידי שבוע, בתכשירי הדברה כימיים.

### **מקורות**

- Avelino J., Romero-Gurdián A., Cruz-Cuellar H. F. and Declerck F. A. (2012) Landscape context and scale differentially impact coffee leaf rust, coffee berry borer, and coffee root-knot nematodes. *Ecology Applications* 22: 584–596.
- Ben-Hamo M., Ezra D, Krasnov H, Blank L (In press) Spatial and temporal dynamics of Mal Secco disease spread in lemon orchards in Israel. *Phytopathology*
- Blank, L. and Blaustein L. (2014) A multi-scale analysis of breeding site characteristics of the endangered fire salamander (*Salamandra infraimmaculata*) at its extreme southern range limit. *Hydrobiologia* 726: 229–244.
- Blank L., Cohen Y., Borenstein M., Shulhani R., Lofthouse M., Sofer M. and Shtienberg D. (2016) Variables associated with severity of bacterial canker and wilt caused by *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* in tomato greenhouses. *Phytopathology* 106: 254–261.
- Blank L., Linker R. and Carmel Y. (2013) A multiscale analysis of herbaceous species richness in a Mediterranean ecosystem. *Journal of Plant Ecology* 6: 113–121.



- Blank L., Martín-García J., Bezos D., Vettraino A. M., Krasnov H., Lomba J. M., Fernández M. and Diez J. J. (2019) Factors affecting the distribution of pine pitch canker in Northern Spain. *Forests* 10: 305.
- Chakuki D. (2019) Multiple spatial and temporal scales analyses of two noxious species in vineyards – A case study from the Mediterranean area of Israel. MSc Thesis. Tel-Aviv, Israel: Tel-Aviv University.
- Coble K., Griffin T., Ahearn M., Ferrell S., McFadden J., Sonka S., Fulton J., et al (2016) Advancing US Agricultural Competitiveness with Big Data and Agricultural Economic Market Information, Analysis, and Research. Council on Food, Agricultural, and Resource Economics (C-FARE)
- Ellis A. M., Václavík T. and Meentemeyer R. K. (2010) When is connectivity important? A case study of the spatial pattern of sudden oak death. *Oikos* 119: 485–493.
- Firester B., Shtienberg D. and Blank L. (2018) Modeling the spatio-temporal dynamics of *Phytophthora infestans* at a regional scale. *Plant Pathology* 67: 1552–1561.
- Fitt B. D., McCartney H. A. and West J. S. (2006) Dispersal of foliar plant pathogens: mechanisms, gradients and spatial patterns. in *The epidemiology of Plant Diseases*. Springer Pp. 159–192.
- Jules E. S., Kauffman M. J., Ritts W. D. and Carroll A. L. (2002) Spread of an invasive pathogen over a variable landscape: A nonnative root rot on Port Orford cedar. *Ecology* 83: 3167–3181.
- Laine A.-L. and Hanski I. (2006) Large-scale spatial dynamics of a specialist plant pathogen in a fragmented landscape. *Journal of Ecology* 94: 217–226.
- Levin S. A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73: 1943–1967.
- Madden L. V. and Hughes G. (1995) Plant disease incidence: distributions, heterogeneity, and temporal analysis. *Annual Review of Phytopathology* 33: 529–564.
- Manter D. K., Winton L. M., Filip G. M. and Stone J. K. (2003) Assessment of Swiss needle cast disease: Temporal and spatial investigations of fungal colonization and symptom severity. *Journal of Phytopathology* 151: 344–351.
- Mas M.T. and Verdú A. M. (2018) Soil spatial distribution in a smut fungus-annual grass interaction: Exploring patterns to understand disease dynamics at plot scale. *Fungal Ecology* 33: 40–51.

- Meentemeyer R. K., Haas S. E. and Václavík T. (2012) Landscape epidemiology of emerging infectious diseases in natural and human-altered ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 50: 379–402.
- Ostfeld R. S., Glass G. E. and Keesing F. (2005) Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 328–336.
- Papaix J., Burdon J. J., Zhan J. and Thrall P. H. (2015) Crop pathogen emergence and evolution in agro-ecological landscapes. *Evolutionary Applications* 8: 385–402.
- Pavlovsky E. N. (1966) *Natural Nidality of Transmissible Diseases with special reference to the Landscape Epidemiology of Zoonoses*. USA: University of Illinois Press
- Perkins T. E. and Matlack G. R. (2002) Human-generated pattern in commercial forests of southern Mississippi and consequences for the spread of pests and pathogens. *Forest Ecology and Management* 157: 143–154.
- Plantegenest M., Le May C. and Fabre F. (2007) Landscape epidemiology of plant diseases. *Journal of the Royal Society Interface* 4: 963–972.
- Reisen W. K. (2010) Landscape epidemiology of vector-borne diseases. *Annual Review of Entomology* 55: 461–483.
- Skelsey P., Kessel G. J. T., Rossing W. A. H. and Van der Werf W. (2009) Parameterization and evaluation of a spatiotemporal model of the potato late blight pathosystem. *Phytopathology* 99: 290–300.
- Turner MG (2005) Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 319–344.
- Williams N., Hardy G. S. J. and O'Brien P. A. (2009) Analysis of the distribution of *Phytophthora cinnamomi* in soil at a disease site in Western Australia using nested PCR. *Forest Pathology* 39: 95–109.