

ÉMERGENCES DE MALADIES CHEZ LES ARBRES FORESTIERS : DÉFINITIONS, CONCEPTS ET RECOMMANDATIONS

CÉCILE ROBIN^a - MARIE-LAURE DESPREZ-LOUSTAU^a

L'histoire de la pathologie forestière est marquée depuis longtemps par « de grands événements pathologiques » correspondant souvent à l'apparition et au développement épidémique de nouvelles maladies (Delatour *et al.*, 1985). En Europe, l'oïdium des chênes au début du vingtième siècle, la graphiose de l'orme dans les années 1970 ou la chalarose, qui se propage actuellement parmi les frênes, en sont des exemples. Si ces événements ne sont pas une nouveauté, ils sont de plus en plus fréquents (*cf.* ci-dessous) et l'apparition de nouvelles maladies, elles aussi de plus en plus fréquentes, touche les végétaux mais aussi les populations humaines et animales. En médecine, l'apparition du sida à la fin des années 1970 (suivi par d'autres maladies nouvelles), une époque durant laquelle on pensait être en mesure de contrôler les maladies infectieuses grâce à la vaccination et aux antibiotiques, a permis de révéler l'existence de réservoirs de pathogènes encore inconnus et de mettre en lumière le rôle clé des activités humaines dans ces nouvelles épidémies (changement d'usage des terres favorisant les contacts homme-animaux, voyages propageant les pathogènes, *etc.*). L'expression de « maladie émergente », rarement utilisée avant 1970, est ainsi devenue courante et sa définition est partagée par la plupart des épidémiologistes en santé humaine, animale et végétale (*cf.* le glossaire, p. 576). La généralité du phénomène a favorisé le développement de cadres conceptuels communs qui ont permis de mettre en évidence les principaux facteurs d'émergence et d'identifier les approches pertinentes, scientifiques, techniques et politiques pour limiter les émergences et leurs impacts.

MALADIES ÉMERGENTES EN FORÊT : ÉVOLUTIONS RÉCENTES EN FRANCE ET EN EUROPE, ANALYSE DES FACTEURS D'ÉMERGENCE

Mesurer une éventuelle accélération des émergences de maladies nécessite de disposer de bases de données pour caractériser les tendances temporelles. Dans un premier temps, nous avons simplement comparé le rythme d'apparition de « nouvelles épidémies » rapportées par l'article de Delatour *et al.* (1985) pour la période 1830-1980 à celui de la période récente (1975-2015) pour caractériser l'évolution des émergences de maladies forestières en France. Une réduction par deux du temps moyen de retour est ainsi suggérée, d'environ une émergence tous les onze ans en moyenne avant 1975 à moins de 6 ans depuis cette date. À l'échelle de l'Europe, le projet ForThreat⁽¹⁾ a permis de construire une base de données spatiotemporelles sur les pathogènes

^a INRA - Université de Bordeaux, UMR BIOGECO, F-33610 Cestas, France

(1) Réseau européen sur les menaces de maladies émergentes et d'espèces envahissantes au sein des écosystèmes forestiers européens.

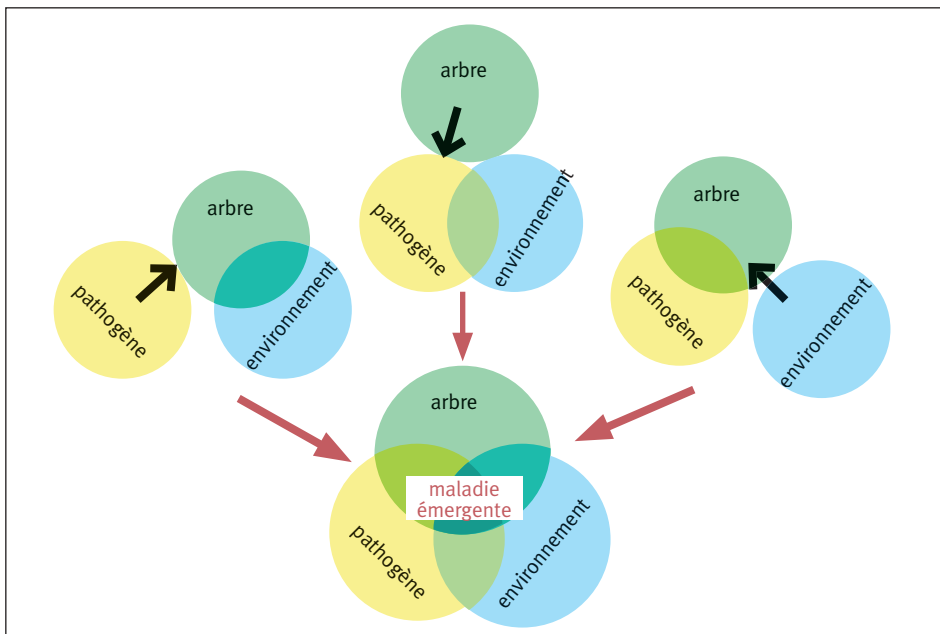
forestiers envahissants (définis ici comme à l'origine d'une nouvelle maladie dans un pays donné, donc correspondant plutôt à la définition d'émergents) pour la période 1800-2008 (Santini et *al.*, 2015). L'analyse de cette base, avec 123 espèces dans 20 pays, met en évidence une augmentation exponentielle des cas au cours des deux derniers siècles.

Parmi ces pathogènes forestiers émergents, beaucoup d'espèces ont une origine inconnue. Une grande partie d'entre elles est d'origine non européenne (42 %), tandis que les espèces indigènes ne représentent que 28 % d'espèces. Une corrélation positive est observée entre le nombre de pathogènes forestiers envahissants et des indices caractérisant l'activité commerciale internationale de chaque pays. Des variables climatiques sont également significatives. Enfin, 4 % des « espèces » sont en fait des hybrides d'origine inconnue.

Ces résultats vont dans le même sens que des analyses réalisées au niveau mondial pour les plantes et les animaux à partir de la base de données ProMed⁽²⁾ qui identifient l'introduction de pathogènes hors de leur aire de distribution naturelle comme premier facteur d'émergence de maladie. Les autres causes identifiées sont l'évolution des pathogènes, l'influence du climat, les changements de pratiques agricoles. Ainsi, les facteurs d'émergence de maladies sont très directement liés aux activités humaines et peuvent être considérés comme un symptôme du changement global (figure 1, ci-dessous).

FIGURE 1

**ILLUSTRATION DES FACTEURS D'ÉMERGENCE DE MALADIE
SELON LE FORMALISME DU TRIANGLE ÉPIDÉMIQUE :
UNE MALADIE RÉSULTE D'INTERACTIONS
ENTRE ARBRE HÔTE-ORGANISME PATHOGÈNE ET ENVIRONNEMENT**
À gauche : émergence liée à une introduction de pathogène ;
au centre : émergence liée à une modification des pratiques sylvicoles
(plantation d'espèces ou variétés sensibles) ;
à droite : effet du changement climatique par exemple.



(2) <https://www.promedmail.org>

ÉMERGENCES ET INVASIONS

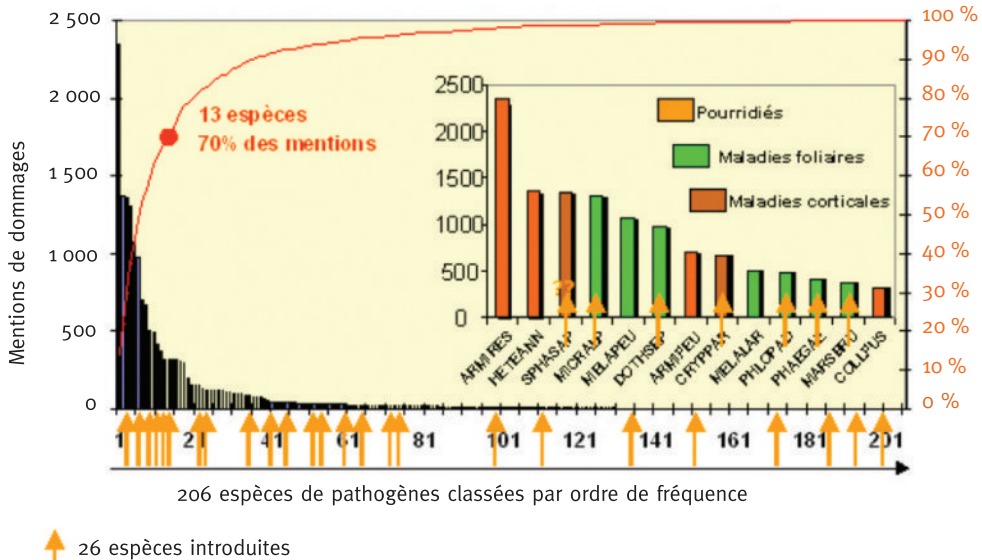
Maladies émergentes et invasions biologiques (cf. glossaire, p. 576) ont des rapports étroits (Desprez-Loustau, 2010). Dans les deux cas, il s'agit de l'apparition d'une nouvelle entité dans une zone donnée, qui augmente et s'étend spatialement, à l'origine d'impacts négatifs. Maladies émergentes et invasions biologiques sont une conséquence des changements globaux ; leur augmentation exponentielle est liée au développement des échanges intercontinentaux. Enfin, les maladies émergentes et les invasions sont liées entre elles par des liens causaux : nombre de maladies émergentes sont associées à l'introduction d'agents pathogènes représentant une forme d'invasion biologique. Réciproquement, certaines invasions sont favorisées par des maladies émergentes, lorsque les individus de l'espèce invasive sont porteurs sains d'agents pathogènes qu'ils transmettent aux individus sensibles des populations indigènes. La peste de l'écrevisse transmise par les écrevisses de Louisiane aux écrevisses européennes en est un exemple.

La base de données du Département de la santé des forêts (DSF) montre la part importante et croissante jouée par les parasites d'origine exotique, à l'origine de sept des treize maladies forestières les plus courantes en France (figure 2, ci-dessous).

FIGURE 2

SYNTHÈSE DES DONNÉES DE LA BASE DU DSF (1989-2006)

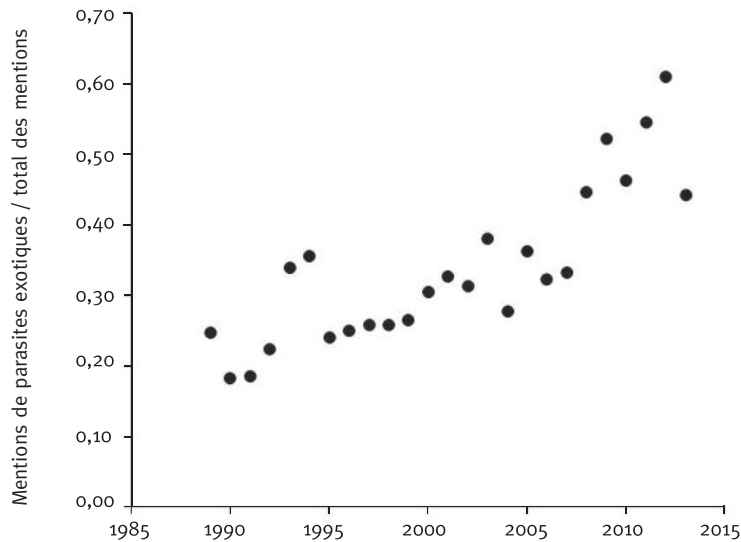
Les 206 espèces de pathogènes sont classées par fréquence de mentions décroissante (le total de mentions est de 17 170). Les espèces d'origine exotique sont indiquées par une flèche orange. Un zoom est réalisé sur les 13 espèces les plus souvent mentionnées et le type de maladie qu'elles occasionnent.
(Source : Piou et Nageleisen, 2009)



De façon générale, les parasites d'origine exotique sont surreprésentés parmi les maladies les plus dommageables (celles ayant le plus de mentions dans la base du DSF) et leur part est en augmentation au cours des dernières décennies (figure 3, p. 572). Plusieurs études montrent que l'augmentation du commerce des plants forestiers est à l'origine de l'introduction et de la dissémination de nombreux agents pathogènes.

FIGURE 3

ÉVOLUTION TEMPORELLE DE LA PART DES MENTIONS DE MALADIES CAUSÉES PAR DES PARASITES D'ORIGINE EXOTIQUE DANS LA BASE DU DSF
(Desprez-Loustau *et al.*, 2016 ; données du DSF)



La communauté des écologues s'est attachée à développer un cadre conceptuel visant à comprendre, et donc potentiellement ensuite à prédire et gérer, les invasions biologiques. L'idée sous-jacente est de ne pas considérer chaque invasion comme un cas particulier ou phénomène idiosyncratique mais de rechercher si des lois plus ou moins générales peuvent s'appliquer. Le phénomène d'invasion est ainsi décrit selon une succession d'étapes depuis l'introduction d'individus d'une espèce hors de l'aire naturelle, l'établissement d'une population (aptitude à se multiplier sans intervention humaine), la dissémination, puis éventuellement l'impact sur les populations résidentes. Une étude menée sur des plantes montre que chaque franchissement d'étape a une faible probabilité de succès, de l'ordre de 10 % (Williamson et Fitter, 1996). Ces faibles probabilités pourraient être liées au hasard mais le fait que certaines espèces se révèlent envahissantes sur des continents distincts suggère l'implication de caractéristiques spécifiques.

De nombreuses études ont ainsi été conduites pour identifier les clés du « succès invasif » (*invasiveness*) chez les oiseaux et les plantes notamment. Nous avons mené la même approche pour les pathogènes forestiers (Philibert *et al.*, 2011). Des caractéristiques mises en évidence dans d'autres groupes taxonomiques ont été retrouvées comme l'existence de modes de dispersion à longue distance, une reproduction à la fois sexuée et asexuée et un optimum de croissance à une température moyenne-haute. Toutefois, contrairement à la règle générale observée chez d'autres organismes « libres » invasifs, les champignons pathogènes forestiers invasifs sont souvent spécialistes (gamme d'hôtes réduite à un genre). Par exemple le chancre du châtaignier, qui a émergé au vingtième siècle aux États-Unis d'Amérique et en Europe, a pour origine l'introduction de *Cryphonectria parasitica* qui a coévolué avec des châtaigniers asiatiques et s'est avéré particulièrement virulent sur d'autres espèces de Châtaignier. De même, l'agent de la chararose du frêne a coévolué avec des frênes asiatiques, sur lesquels il cause peu de dommages contrairement aux frênes européens. Ces exemples illustrent l'effet du « signal phylogénétique » se traduisant par

une tendance générale à la corrélation positive entre une proximité phylogénétique et la probabilité de partager des pathogènes. Le « succès invasif » est pris en compte dans l'analyse du risque phytosanitaire qui évalue les capacités d'un organisme à être introduit, à s'établir, à se disséminer et à être à l'origine de dommages économiques et environnementaux, justifiant éventuellement son classement comme organisme réglementé (OEPP, 1997).

Réciproquement à la notion de « succès invasif », l'écologie des invasions est à l'origine du concept de « vulnérabilité à l'invasion » (*invasibility*) et inversement de la notion de « résistance biotique » qui caractérisent la probabilité d'une région ou d'une communauté à être affectée par une invasion biologique. À ce niveau, l'identification des voies possibles d'entrée (distance et voies de transport depuis ports ou aéroports, densité du réseau routier, voire de chemins de randonnée, etc.) est considérée comme un facteur majeur de vulnérabilité. La relation entre diversité des communautés végétales et vulnérabilité ou résistance à l'invasion a fait l'objet de nombreuses études donnant des résultats variables (selon les échelles spatiales notamment). Il en ressort que la diversité des forêts n'est pas une garantie de résistance biotique à l'invasion de pathogènes mais peut favoriser leur résilience. Les invasions causées par *Phytophthora cinnamomi* qui ont affecté de nombreuses plantes endémiques en Australie, l'épidémie de la mort soudaine des chênes (*Sudden Oak Death*) de Californie causée par le pathogène d'origine exotique *Phytophthora ramorum*, ou encore la disparition du châtaignier suite à l'introduction de *Cryphonectria parasitica* dans l'est des États-Unis (progressivement remplacé par d'autres espèces), en sont des illustrations. Ces exemples illustrent aussi le fait que les invasions (ou les maladies émergentes qui leur sont liées) n'affectent pas toujours des milieux perturbés mais également potentiellement des milieux peu anthropisés, à partir du moment où le pathogène est introduit.

AUTRES TYPES D'ÉMERGENCES : CLIMAT ET PRATIQUES

Le facteur climat vient bien après les introductions de pathogènes comme cause d'émergence de maladie, et souvent en interaction avec les introductions. Ainsi, l'expansion de la maladie de l'encre du chêne et du châtaignier en Europe causée par *Phytophthora cinnamomi* (parasite d'origine tropicale très sensible au gel) est favorisée par l'accroissement des températures, en particulier hivernales. La famille des *Botryosphaeriaceae* inclut de nombreuses espèces de champignons dits pathogènes opportunistes qui peuvent rester à l'état latent, sans causer de symptômes tant que leur hôte est en bon état physiologique (stade *endophyte*) et devenir pathogènes quand leur hôte subit un stress, notamment hydrique. L'explosion de *Diplodia sapinea*⁽³⁾ sur pins dans les dernières décennies peut s'expliquer à la fois par des conditions climatiques plus favorables à l'expression du pathogène mais aussi à l'expansion des plantations de Pin laricio, un hôte particulièrement sensible favorisant la multiplication et la transmission du champignon.

Les changements de pratiques sont en effet une autre cause importante de maladies émergentes (on peut rappeler le cas de la maladie de la vache folle ayant émergé principalement suite à une modification des processus industriels de fabrication des farines animales). Dans le domaine forestier, il peut s'agir de l'utilisation de nouvelles espèces ou variétés en plantations. Le Pin laricio, très largement utilisé dans les dernières décennies, s'est ainsi avéré très sensible non seulement à *Diplodia sapinea* mais aussi à la maladie des bandes rouges causée par plusieurs espèces de *Dothistroma* (d'origine encore indéterminée). L'introduction d'espèces hors de leur aire naturelle peut aussi modifier l'équilibre hôte-pathogène-environnement en faveur des parasites et conduire à l'émergence de maladies, comme observé dans le cas des plantations en dehors

(3) Synonymes : *Sphaeropsis sapinea*, *Diplodia pinea*.

de leur zone d'origine de mélèzes européens d'origine alpine, sévèrement affectées par le chancre à *Lachnellula*.

Enfin, les pratiques ont une influence directe sur les parasites en agissant comme pression de sélection pouvant favoriser la multiplication de parasites plus virulents (cas des bactéries résistantes aux antibiotiques). Le contournement de la résistance complète du Peuplier Beaupré à la rouille causée par *Melampsora larici-populina* dans les années 1990 est un cas d'école : le déploiement excessif d'un seul clone à large échelle (représentant près de la moitié des plants vendus pendant quelques années) a exercé une pression de sélection considérable sur les populations du champignon. Dès qu'un mutant est apparu (avec une assez forte probabilité puisque la résistance ne portait que sur un gène), il a eu un avantage sélectif considérable et a pu se disséminer très facilement à toutes les peupleraies.

Un autre type d'évolution rencontré chez un certain nombre d'organismes invasifs, en particulier pathogènes, est lié à l'hybridation. Des espèces ayant évolué séparément, mises en contact à la faveur des échanges internationaux, peuvent s'hybrider et donner naissance à des organismes plus invasifs ou plus virulents que les espèces parentes. *Phytophthora alni*, à l'origine d'une maladie des aulnes qui a émergé dans les années 1990 en Europe, en est un exemple. Les pépinières forestières seraient un environnement particulièrement propice à l'apparition d'hybrides entre espèces de *Phytophthora* (travaux en cours dans le cadre du projet européen RESIPATH).

QUELLES RECOMMANDATIONS TIRER DE L'ANALYSE DES ÉMERGENCES PASSÉES ?

Freiner les introductions de parasites, cause majeure des émergences de maladies

Les réglementations et mesures d'inspection prises pour limiter les risques d'introductions sont clairement insuffisantes pour contrebalancer l'explosion du commerce international. Un certain fatalisme voudrait que l'« homogénéisation biotique » soit inévitable, mais ce serait au prix d'impacts environnementaux considérables. En particulier, les introductions de parasites sont la menace majeure pour les forêts naturelles ou semi-naturelles (constituées d'essences indigènes régénérées naturellement). Même si un contrôle parfait du risque d'introduction est utopique, il reste des marges d'amélioration en adaptant la réglementation (normes et exigences en amont des importations, meilleure ciblage des organismes et filières à risque), en améliorant la détection durant le transport et aux frontières, en augmentant la traçabilité (étiquetage de l'origine des plants).

Limitier les risques liés aux plantations

Deux facteurs de risque importants sont liés aux plantations : l'homogénéité génétique (plantations monospécifiques ou monoclonales à large échelle) et la diffusion de pathogènes *via* le commerce de plants. Il est donc important de favoriser la diversité des plantations et les bonnes pratiques en pépinières.

Nécessité d'une approche intégrée : approche écologique – l'initiative « One Health »

Du point de vue de la recherche, l'émergence de nouvelles maladies, notamment humaines, a fait prendre conscience de la nécessité d'approches écologiques (prenant en compte les interactions au niveau des écosystèmes et pas seulement de l'organisme infecté) et globales (à l'échelle de la planète), exprimée notamment dans l'initiative « One health »⁽⁴⁾. Concernant plus particulière-

(4) <http://www.onehealthinitiative.com/>

ment les pathogènes forestiers, cette approche écologique est développée depuis longtemps mais des domaines de recherche importants restent ouverts : diversité des parasites et de leurs régulateurs naturels (notamment les virus) en forêts naturelles, relation diversité-vulnérabilité à différentes échelles spatiales et prenant en compte la diversité des cycles de vie des pathogènes (modélisation), compromis croissance-défense chez les arbres forestiers, *etc.*

Être capable de détecter et de faire face : surveillance et expertise

La prévention et l'atténuation des maladies émergentes nécessitent des dispositifs d'alerte, de diagnostic et de surveillance efficaces. Les progrès technologiques en analyse d'image et sur les tests moléculaires sont ici des facteurs favorables. Toutefois, par définition, les émergences sont imprévisibles et leur gestion efficace ne peut se baser que sur des connaissances biologiques et écologiques faisant appel à une expertise parfois longue à acquérir. La formation à la pathologie forestière, de plus en plus réduite dans nombre de pays dont la France, doit être maintenue.

Impliquer le plus grand nombre : éducation, information, sciences participatives

Le développement de nouvelles technologies de communication et des réseaux sociaux sont des atouts pour favoriser non seulement la diffusion de l'information vers le public ou les professionnels mais aussi la mise en œuvre d'approches participatives. Des applications nomades commencent ainsi à se développer pour associer le public à la « biovigilance »⁽⁵⁾.

Cécile ROBIN – Marie-Laure DESPREZ-LOUSTAU
UMR BIOGECO, INRA - Université de Bordeaux
INRA – Centre Nouvelle Aquitaine-Bordeaux
69 route d'Arcachon
F-33610 CESTAS
(cecile.robin@inra.fr)
(marie-laure.desprez-loustau@inra.fr)

(5) <http://ephytia.inra.fr/fr/Home/index>

GLOSSAIRE

Endémie. Terme utilisé en épidémiologie pour caractériser une maladie habituellement présente dans une population ou une région, avec une incidence plus ou moins stable. Attention, le sens est différent de celui utilisé en écologie où une espèce endémique est exclusivement présente dans une région donnée.

Épidémie. Une épidémie se définit par la croissance rapide de l'incidence d'une maladie dans une région donnée et pendant une période donnée (on parle par exemple d'épidémie de grippe).

Espèce exotique envahissante. Espèce exotique, dite aussi allochtone ou non indigène, dont l'introduction par l'homme, volontaire ou fortuite, sur un territoire menace les écosystèmes, les habitats naturels ou les espèces indigènes avec des conséquences écologiques, économiques et sanitaires négatives. Il s'agit ici de la définition officielle utilisée notamment dans un but réglementaire, en France et en Europe. Pour les scientifiques, la notion d'invasion s'arrête généralement à l'expansion (pas forcément d'impact négatif). L'expression « espèce (exotique) invasive », traduction littérale de l'anglais “(*alien*) *invasive species*”, est un synonyme non recommandé.

Invasion biologique. Accroissement durable de l'aire de répartition d'un taxon après introduction hors de son aire de distribution naturelle ; l'impact négatif est ajouté ou non selon les contextes (*cf.* ci-dessus).

Maladie émergente. Maladie dont le nombre de cas a soudainement augmenté, qu'il s'agisse d'une maladie jamais décrite auparavant, de la résultante de l'évolution d'un agent pathogène déjà connu, ou d'une maladie connue se propageant dans de nouvelles populations ou régions géographiques [FAO, OMS, OIE (Organisation mondiale de la santé animale)]. Une maladie émergente a un caractère épidémique mais toute épidémie n'est pas forcément émergente.

Maladie infectieuse. Affection transmise par un microorganisme, le plus souvent un champignon pathogène chez les arbres.

BIBLIOGRAPHIE

- DELATOUR C., PINON J., MORELET M., 1985. Histoire et avenir de la pathologie forestière en France. *Revue forestière française*, numéro spécial « Regards sur la santé de nos forêts », pp. 65-82.
- DESPREZ-LOUSTAU M.-L., 2010. Invasions biologiques et émergences de maladies : les maladies. Les Maladies émergentes. pp. 43-48. In: *Épidémiologie chez le végétal, l'animal et l'homme*. Jacques Barnouin et Ivan Sache (coordinateurs). Versailles : Quæ. 446 p.
- DESPREZ-LOUSTAU M.-L., AGUAYO J., DUTECH C.C., HAYDEN K.J., HUSSON C., JAKUSCHKIN B., MARÇAIS B., PIOU D., ROBIN C., VACHER C., 2016. An evolutionary ecology perspective to address forest pathology challenges of today and tomorrow. *Annals of Forest Science*, 73(1), pp. 45-67.
- OEPP, 1997. Normes OEPP. Directives pour l'analyse du risque phytosanitaire. *Bulletin OEPP*, 27, pp. 277-280.
- PHILIBERT A., DESPREZ-LOUSTAU M.-L., FABRE B., FREY P., HALKETT F., HUSSON C., LUNG-ESCAMANT B., MARÇAIS B., ROBIN C., VACHER C., MAKOWSKI D., 2011. Predicting invasion success of forest pathogenic fungi from species traits. *Journal of Applied Ecology*, 48(6), pp. 1381-1390.
- PIOU D., NAGELEISEN L.-M., 2009. 20 ans d'évolution du paysage sylvo-sanitaire. Communication au colloque organisé à l'occasion des 20 ans du DSF, Beaune, 10 et 11 mars 2009. [En ligne] disponible sur : https://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/documents/pdf/20_annees_d_evolution_du_paysage_sylvo_sanitaire.pdf (consulté le 24 avril 2019).
- SANTINI A., GHELARDINI L., DE PACE C., DESPREZ-LOUSTAU M.-L., CAPRETTI P., CHANDELIER A., CECH T., CHIRA D., DIAMANDIS S., GAITNIEKIS T., HANTULA J., HOLDENRIEDER O., JANKOVSKY L., JUNG T., JURC D., KIRISITS T., KUNCA A., LYGIS V., MALECKA M., MARÇAIS B., SCHMITZ S., SCHUMACHER J., SOLHEIM H., SOLLA A., SZABÔ I., TSOPELAS P., VANNINI A., VETTRAINO A.M., WEBBER J., WOODWARD S., STENLID J., 2013. Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytologist*, 197(1), pp. 238-250.
- WILLIAMSON M., FITTER A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, 77(6), pp. 1661-1666.

ÉMERGENCES DE MALADIES CHEZ LES ARBRES FORESTIERS : DÉFINITIONS, CONCEPTS ET RECOMMANDATIONS (Résumé)

Bien que les émergences de bioagresseurs ne soient pas des phénomènes récents, elles posent pour la santé des forêts de multiples questions et de nouveaux enjeux. Leur occurrence est en effet en forte augmentation ces dernières décennies. Replacer ces phénomènes dans un cadre conceptuel commun à la santé végétale, animale et humaine, et dans le contexte des changements globaux, permet de mieux identifier les mécanismes et facteurs qui favorisent les maladies émergentes, et ainsi les possibles leviers d'actions.

EMERGENCE OF FOREST TREE DISEASES – DEFINITIONS, CONCEPTS AND RECOMMENDATIONS (Abstract)

Although the emergence of pests is not a recent phenomenon, it raises many questions and new challenges for forest health. Occurrence of new pests has increased considerably in the last decades. Placing these phenomena in a shared conceptual framework for plant, animal and human health in the context of climate changes makes it easier to identify the mechanisms and factors that foster emerging diseases together with possible counteractions.
