

# ÉMERGENCE DES PHYTOPHTHORAS FORESTIERS

SIMONE PROSPERO

D'une part, l'intensification des échanges commerciaux au niveau mondial a considérablement accéléré la fréquence et l'ampleur des invasions biologiques en facilitant la dispersion des espèces dans des régions situées en dehors de leur aire de répartition historique. D'autre part, les changements climatiques en cours, qui influencent aussi bien la vitalité des arbres que l'écologie des pathogènes qui les attaquent, peuvent intensifier les dégâts causés par des pathogènes indigènes. Malheureusement, les écosystèmes forestiers ne sont pas à l'abri de ces deux phénomènes. Parmi les agents pathogènes des plantes capables de causer de graves épidémies dans les forêts, les espèces de *Phytophthora* occupent une position de premier plan.

## BIOLOGIE DES PHYTOPHTHORAS

Le genre *Phytophthora* (du grec *Phyto* = plant et *phthora* = destructeur) a été décrit pour la première fois en 1875 par le biologiste allemand Anton de Bary (1831-1888). À ce jour, ce genre comprend environ 150 espèces officiellement décrites, dont la plupart sont des agents phytopathogènes agressifs sur cultures agricoles et sur espèces ligneuses. Les espèces de *Phytophthora* ressemblent aux vrais champignons du fait qu'elles se développent au moyen de fins filaments appelés hyphes et produisent des spores. Cependant, plusieurs caractéristiques les distinguent des vrais champignons, notamment la dominance de la phase diploïde (une paire de chaque chromosome dans le noyau) dans leur cycle de vie, la production de spores nageuses (zoospores) et le fait que leur paroi cellulaire est principalement constituée de composés cellulosiques et non de chitine. Pour ces raisons, le genre *Phytophthora* est rattaché non pas au règne des champignons mais au règne des Straménopiles, comme les diatomées et les algues brunes. Dans ce règne, les Phytophthoras appartiennent à la classe des Oomycètes, dans laquelle on trouve de nombreux agents pathogènes bien connus, comme *Plasmopara viticola* à l'origine du mildiou de la vigne.

Les Phytophthoras présentent des cycles de reproduction asexuée et sexuée. Le cycle de reproduction asexuée implique la production de sporanges, dans lesquels se différencient les zoospores, ainsi que de chlamydozoospores (forme de résistance) pour certaines espèces. Le cycle de reproduction sexuée se réalise avec la fécondation d'un organe femelle (oogone) par un organe mâle (anthéridie) qui aboutit dans la formation d'une oospore. Chez les espèces de *Phytophthora* dites hétérothalliques, la reproduction sexuée peut avoir lieu seulement si les deux individus qui se croisent appartiennent à des types sexués (*mating types*) différents. Les oospores et les chlamydozoospores assurent la survie des Phytophthoras dans des conditions défavorables au développement du mycélium (par exemple sécheresse, basses températures). Les zoospores quant à elles sont considérées comme les principales propagules infectieuses. Étant munies de deux flagelles dissemblables, elles peuvent nager activement dans l'eau et germer sur les organes propices à l'infection des plantes hôtes. La majorité des espèces de *Phytophthora* survivent dans le

sol, et l'infection par les zoospores se développe au niveau des racines. Ces « espèces terricoles » causent typiquement une pourriture racinaire. Cependant, des infections à *Phytophthora* peuvent également se produire sur les tiges et les feuilles (« espèces aériennes »). Dans ce cas, les propagules infectieuses (zoospores ou sporanges) se propagent dans l'eau présente dans l'air (par exemple, brouillard, pluie) et les symptômes consistent en des lésions nécrotiques sur les organes atteints. Une fois présents dans une parcelle, les *Phytophthoras* terricoles sont quasiment extirpables du sol car contrairement aux espèces aériennes dont l'éradication est théoriquement possible en supprimant tous les hôtes, les espèces terricoles persistent longtemps dans le sol qui agit comme un réservoir d'inoculum susceptible de favoriser de nouvelles infections. Certaines espèces de *Phytophthora* peuvent provoquer de multiples symptômes sur un seul hôte, d'autres des symptômes qui diffèrent selon l'hôte. La gamme d'hôtes varie considérablement selon les espèces de *Phytophthora*, certaines espèces étant spécifiques à un hôte particulier et d'autres étant polyphages.

### TROIS EXEMPLES DE PHYTOPHTHORAS FORESTIERS ÉMERGENTS

#### Une diversité souvent insoupçonnée : l'exemple du maquis sarde

Environ 10 % de la flore vasculaire mondiale est présente dans le bassin méditerranéen qui est considéré de ce fait comme un *hotspot* de biodiversité. En raison de son taux élevé d'endémisme, la végétation du maquis sur les îles et les archipels contribue de façon déterminante à cette haute biodiversité méditerranéenne. Les espèces végétales typiques du maquis sont bien adaptées au climat local, caractérisé par des étés chauds et secs, des hivers assez doux et pluvieux, des vents importants et des incendies. Dès 2008, un grave dépérissement du Chêne vert (*Quercus ilex*) et d'autres espèces du maquis comme les genévriers (*Juniperus* spp.) et les Cistes (*Cistus* spp.) a été observé dans le parc national de l'archipel de La Maddalena, dans le nord-est de la Sardaigne (Italie). L'analyse d'échantillons de sol prélevés à la base d'arbres et arbustes présentant des symptômes de dépérissement a montré la présence de sept espèces différentes de *Phytophthora* (Scanu *et al.*, 2015). Parmi elles se trouvent des espèces communes dans les forêts européennes (*P. cinnamomi*, *P. cryptogea*, *P. syringae*) mais aussi des espèces plus rares, isolées pour la première fois en milieu naturel (*P. asparagi*, *P. melonis*) et deux espèces nouvelles pour la science (*P. crassamura*, *P. ornamentata*). Des tests de pathogénicité conduits sur Pistachier lentisque (*Pistacia lentiscus*) et genévrier de Phénicie (*Juniperus phoeniceae*) ont révélé que toutes ces espèces de *Phytophthora* sont capables de réduire de façon significative la croissance des racines des plantes hôtes. Une telle diversité de *Phytophthoras* n'était pas attendue pour une petite région comme l'archipel de La Maddalena. Il est vraisemblable que plusieurs espèces ont été introduites avec du matériel de propagation végétale, en particulier celui utilisé pour reboiser et stabiliser les dunes. Les phénomènes de dépérissement et de mortalité étant plus prononcés sur l'île la plus fréquentée et le long des routes et sentiers, la dispersion locale des *Phytophthoras* résulte probablement de l'homme et des animaux (par exemple terre collée aux chaussures, aux sabots ou aux pneus des véhicules).

#### Une présence parfois difficile à détecter : l'exemple des châtaigneraies du Tessin (Suisse)

*Phytophthora cinnamomi* est probablement originaire du sud-ouest de l'Asie (Papouasie-Nouvelle-Guinée). Au cours du siècle dernier, on suppose qu'il a été disséminé au niveau mondial avec du matériel de pépinière contaminé. Il s'agit d'une espèce terricole très polyphage (plus de 1 000 hôtes) infectant des espèces cultivées (par exemple avocat, ananas), des arbres et arbustes (par exemple eucalyptus, rhododendron) et des espèces herbacées (par exemple famille des

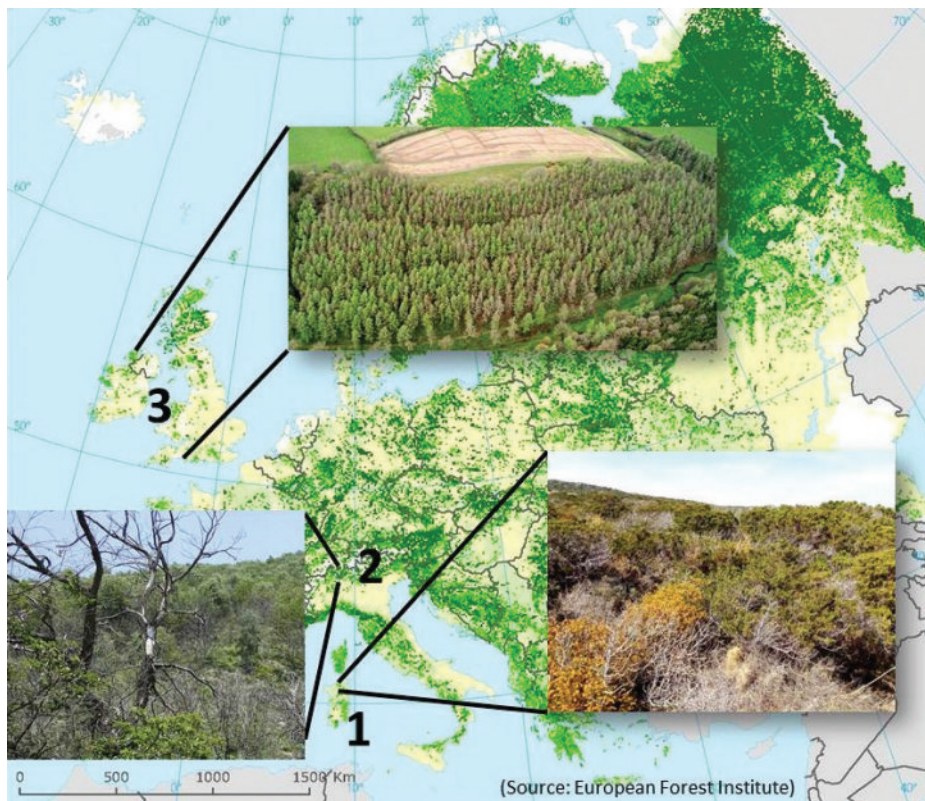
Fabacées en Australie et Tasmanie). *Phytophthora cinnamomi* est une espèce thermophile très sensible au gel. Sa croissance nécessite des températures comprises entre 5 et 34 °C, avec un optimum à 24-28 °C. Bien que l'eau soit nécessaire à la formation de spores et leur dispersion, *P. cinnamomi* peut également se développer dans des zones sèches avec des précipitations occasionnelles mais fortes.

En Europe, *P. cinnamomi* est signalé surtout sur Chêne (*Quercus* sp.) et sur Châtaignier européen (*Castanea sativa*). Des dégâts sévères en chênaie, en particulier sur le Chêne-liège (*Quercus suber*), sont observés fréquemment dans la péninsule Ibérique (Espagne et Portugal) ainsi qu'en zone méditerranéenne en France et en Italie (Brasier, 1996). Le pathogène est également associé à la maladie de l'encre du châtaignier dans des pays tels que la Suisse, l'Italie, la Slovaquie, la Grèce, la Turquie ainsi que l'ouest et le nord-ouest de la France (Vannini et Vettrano, 2001). Dans le canton du Tessin (sud de la Suisse), le Châtaignier est l'espèce dominante entre 300 et 900 mètres d'altitude. Les châtaigneraies couvrent environ 30 000 hectares et occupent une place très importante, notamment en termes écologique, culturel ou encore vis-à-vis de la production de fruits et de bois. Elles sont aussi utiles à la protection des infrastructures humaines contre les dangers naturels (par exemple chutes de pierres). Après avoir été presque complètement abandonnées pendant la période suivant la Deuxième Guerre mondiale, les châtaigneraies sont redevenues attractives pour la population locale dès les années 1990. Ce nouvel intérêt a conduit à pratiquer des interventions sylvicoles (par exemple élimination des espèces pionnières concurrentielles, taille des châtaigniers) pour réhabiliter les vieux châtaigniers greffés et favoriser la production de châtaignes. Malheureusement, après ces interventions, un dépérissement des arbres réhabilités a été observé localement. Le même phénomène a été constaté dans des châtaigneraies sans interventions sylvicoles. Les arbres en question montraient des symptômes typiques de la maladie de l'encre, c'est-à-dire un affaiblissement général, des feuilles jaunâtres de taille réduite et parfois un écoulement de liquide noirâtre à la base du tronc (figure 1, p. 610). Une enquête conduite auprès du service forestier cantonal a montré que le dépérissement des châtaigniers se concentrait dans trois régions spécifiques (Prospero, 2014). La technique du piégeage (*baiting technique*) a ensuite été utilisée pour déterminer une éventuelle présence d'espèces de *Phytophthora* dans le sol de châtaigneraies avec des arbres présentant des symptômes de la maladie. Pour avoir la certitude définitive que le dépérissement des châtaigniers était causé par des *Phytophthoras*, l'isolement devait théoriquement être effectué à partir d'échantillons prélevés sur les arbres symptomatiques. Néanmoins, comme il n'est pas toujours aisé d'isoler des espèces de *Phytophthora* à partir de tissu infecté, et pour éviter des faux négatifs, les auteurs ont opté pour l'isolement à partir d'échantillons de sol. Les analyses conduites au laboratoire ont permis d'identifier des *Phytophthoras* dans 14 des 19 châtaigneraies étudiées. *P. cinnamomi* était l'espèce dominante (84 % des cultures), suivie par *P. plurivora* (11 %), *P. cambivora* (2,5 %) et *P. cactorum* (2,5 %). Il faut noter que *P. cinnamomi* était l'espèce la plus fréquente, non seulement dans la rhizosphère des châtaigniers présentant des symptômes mais aussi dans celle de châtaigniers apparemment sains. La dominance de cette espèce était particulièrement frappante dans les châtaigneraies situées en bordure du lac Majeur, région caractérisée par le climat le plus doux de Suisse. Les causes de l'émergence de la maladie de l'encre dans le sud de la Suisse ne sont pas encore connues. Une hypothèse plausible est que les hivers de plus en plus doux augmentent les chances du pathogène, qui est très sensible au gel, de survivre non seulement dans les arbres infectés mais aussi dans le sol. Le niveau d'inoculum de *P. cinnamomi* dans les châtaigneraies augmente donc en conduisant à une intensification des dégâts. Des simulations réalisées avec le modèle générique Climex pour explorer les effets possibles des changements climatiques sur la distribution géographique et l'impact local de plusieurs champignons pathogènes forestiers (Desprez-Loustau *et al.*, 2007) semblent confirmer cette hypothèse. Le réchauffement prévu serait favorable surtout aux espèces, comme *P. cinnamomi*, dont la survie hivernale

en Europe est actuellement limitée par les basses températures. Il est donc probable que le nombre de signalements de *P. cinnamomi* augmentera rapidement.

**FIGURE 1** LES TROIS EXEMPLES DE PHYTOPHTHORAS ÉMERGENTS EN FORÊT PRÉSENTÉS DANS L'ARTICLE

- 1) Le déclin du maquis en Sardaigne dû à l'action de plusieurs espèces de *Phytophthora* ;
  - 2) La maladie de l'encre du châtaignier causée par *Phytophthora cinnamomi* dans le sud de la Suisse ;
  - 3) La mort subite du mélèze causée par *Phytophthora ramorum* au Royaume-Uni.
- Photos : 1,2 WSL, Birmensdorf ; 3 Webber *et al.* (2010).



### Des sauts d'hôtes imprévisibles : l'exemple des mélézins du Royaume-Uni

*Phytophthora ramorum* est une espèce aérienne polyphage qui a été identifiée au début des années 1990 presque simultanément aux États-Unis et en Europe. Des analyses génétiques ont montré que le pathogène a été introduit indépendamment sur les deux continents. Sa région d'origine est encore inconnue mais on présume qu'elle se situe en Asie (sud de l'Himalaya, Tibet ou province de Yunnan en Chine). En 2017, le pathogène *P. ramorum* a été isolé pour la première fois en milieu naturel au Vietnam. Aux États-Unis et au Canada, il est présent aussi bien en milieu artificiel (pépinières, parcs) qu'en milieu naturel (forêts ; Californie, Oregon). Des infections spontanées ont été observées sur une centaine de plantes hôtes, spécialement dans les familles des Fagacées (par exemple chênes) et des Ericacées (*Rhododendron* spp., *Vaccinium* spp.) mais aussi sur des conifères tels que le Douglas. *P. ramorum* cause trois catégories différentes de symptômes :

des lésions corticales sur hôtes ligneux (par exemple sur les chênes), des infections foliaires ou un flétrissement des pousses sur hôtes foliaires (par exemple rhododendrons). Les dégâts les plus importants s'observent dans les forêts le long de la côte pacifique de Californie et du sud-ouest de l'Oregon, où *P. ramorum* cause la mort subite du Chêne (*Sudden Oak Death*). Sur le continent européen, *P. ramorum* est présent en milieu artificiel (pépinières) et semi-naturel (parcs, jardins) principalement sur rhododendrons et viornes (*Viburnum* spp.). En août 2009, un dépérissement et une mortalité étendus ont été signalés d'abord dans le sud-ouest de l'Angleterre, puis rapidement dans tout l'ouest du Royaume-Uni dans des plantations de Mélèzes du Japon (*Larix kaempferi*) (Webber *et al.*, 2010). Comme son nom l'indique, cette essence forestière n'est pas originaire d'Angleterre, mais elle y est particulièrement appréciée vu sa croissance rapide et la bonne qualité de son bois. Les arbres infectés montraient un dessèchement des aiguilles, une mortalité des pousses et des lésions et nécroses sur les tiges avec un écoulement de résine. Les analyses en laboratoire ont permis d'isoler *P. ramorum* à partir d'aiguilles présentant les symptômes et de déterminer que l'épidémie sur le Mélèze du Japon était causée par une lignée clonale déjà connue, à laquelle s'ajoute une nouvelle lignée dans le sud-ouest de l'Écosse et en Irlande du Nord (King *et al.*, 2015). Les aiguilles supportent une forte sporulation de *P. ramorum* et les spores produites sont ensuite dispersées efficacement par le vent, l'eau, les animaux et l'homme. Pour tenter d'éradiquer le pathogène, toutes les plantes hôtes infectées au sein d'un peuplement ainsi que les plantes hôtes qui supportent la sporulation de *P. ramorum* situées dans une zone tampon de 250 mètres autour du peuplement doivent être abattues. Bien que cette mesure ait été appliquée entre 2010 et 2016 sur 18 000 hectares de plantations de mélèze du Japon en Irlande et au Royaume-Uni, l'épidémie n'a pas été endiguée. En mai 2017, *P. ramorum* a également été identifié sur le Mélèze du Japon en Bretagne (France).

## CONCLUSIONS

Les trois cas concrets présentés dans cet article avaient pour but de montrer comment l'émergence de *Phytophthoras* en forêt peut être reliée à l'introduction accidentelle d'une nouvelle espèce (ou de plusieurs espèces), aux changements climatiques ou à des changements de plante hôte. Une fois ces *Phytophthoras* établis dans un peuplement, les chances de les éradiquer sont généralement très faibles, en particulier pour les espèces terricoles. Pour en réduire la diffusion et l'impact, on pourrait théoriquement éliminer les sources d'inoculum (par exemple les arbres infectés), limiter l'accès (par exemple des touristes, du bétail) aux sites contaminés, éviter le transport de sol contaminé, favoriser le drainage du sol et au niveau de nouvelles plantations choisir des essences forestières résistantes. Cependant, toutes ces mesures sont souvent peu réalistes, très difficiles à mettre en œuvre en milieu naturel, et leur efficacité se limite souvent au début d'une émergence. Plutôt que de réduire l'impact des *Phytophthoras* dans des sites déjà contaminés, il serait bien plus simple d'éviter leur introduction dans des sites encore sains. En particulier, étant donné que plusieurs études ont montré que les pépinières sont un *hotspot* de diversité en *Phytophthoras*, il faudrait limiter l'utilisation de plantes en godets provenant de pépinières et favoriser plutôt la régénération naturelle ou installer des plantes à racines nues. Dans tous les cas, un suivi des peuplements s'impose afin de détecter la présence d'éventuels pathogènes émergents. Pour la mise en place rapide de mesures prophylactiques appropriées, une détection précoce et exacte des agents phytopathogènes présents est essentielle. Malheureusement, les méthodes conventionnelles (par exemple isolement du champignon sur milieu de culture et identification morphologique) prennent du temps et sont souvent peu efficaces (par exemple avec *P. cinnamomi*). L'application d'outils de diagnostic modernes, comme les kits de terrain Elisa ou le biotest d'amplification de l'ADN LAMP (*Loop-mediated isothermal amplification*), permettra

probablement de réduire le temps de réaction lorsque la présence de pathogènes émergents et envahissants est soupçonnée.

Simone PROSPERO  
Institut fédéral de recherches sur la forêt,  
la neige et le paysage WSL  
Zuercherstrasse 111  
CH-8903 BIRMENSCHDORF  
SUISSE  
(simone.prosperso@wsl.ch)

## BIBLIOGRAPHIE

- BRASIER C.M. 1996. *Phytophthora cinnamomi* and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change. *Annales des sciences forestières*, 53(2-3), pp. 347-358.
- DESPREZ-LOUSTAU M.L., ROBIN C., REYNAUD G., DÉQUÉ M., BADEAU V., PIOUS D., HUSSON C., MARÇAIS B., 2007. Simulating the effects of a climate-change scenario on the geographical range and activity of forest-pathogenic fungi. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 29, pp. 101-120.
- KING K.M., HARRIS A.R., WEBBER J.F., 2015. *In planta* detection used to define the distribution of the European lineages of *Phytophthora ramorum* on larch (*Larix*) in the UK. *Plant Pathology*, 64(5), pp. 1168-1175.
- PROSPERO S., 2014. *Determinazione delle cause della crescente moria di castagni e elaborazione di misure atte a limitare questo fenomeno : progetto di ricerca con il Canton Ticino*. Birmensdorf : WSL. 17 p.
- SCANU B., LINALDEDDU B., DEIDDA A., JUNG T., 2015. Diversity of *Phytophthora* species from declining Mediterranean maquis vegetation, including two new species, *Phytophthora crassamura* and *P. ornamentata* sp. nov. *PLoS ONE*, 10(12), e0143234.
- VANNINI A., VETTRAINO A.M., 2001. Ink disease in chestnuts: impact on the European chestnut. *For. Snow Landsc. Res.*, 76 (3), pp. 345-350.
- WEBBER J., MULLETT M., BRASIER C.M., 2010. Dieback and mortality of plantation Japanese larch (*Larix kaempferi*) associated with infection by *Phytophthora ramorum*. *New Diseases Reports*, 22, p. 19.

---

### ÉMERGENCE DES PHYTOPHTHORAS FORESTIERS [Résumé]

Les espèces de *Phytophthora* (oomycètes, straménopiles) occupent une position de premier plan parmi les agents phytopathogènes émergents en forêt. Dans cet article, trois exemples concrets seront présentés, à savoir le déclin du maquis en Sardaigne dû à l'action de plusieurs espèces de *Phytophthora*, la maladie de l'encre du châtaignier causée par *Phytophthora cinnamomi* dans le sud de la Suisse, et la mort subite du mélèze causée par *Phytophthora ramorum* au Royaume-Uni. La spécificité de chaque épidémie sera discutée, ainsi que les options disponibles pour contrôler ces agents pathogènes particulièrement agressifs.

### EMERGENCE OF FOREST PHYTOPHTHORAS [Abstract]

Species of *Phytophthora* (oomycetes, Stramenopila) are among the major emerging pathogens in forests. In this paper three concrete examples are presented, namely the dieback of the Mediterranean scrub in Sardinia due to several *Phytophthora* species, chestnut ink disease caused by *Phytophthora cinnamomi* in southern Switzerland, and Sudden Larch Death caused by *Phytophthora ramorum* in the UK. The specificity of each epidemic will be highlighted and possible options to control these harmful pathogens will be discussed.

---