

Santé des forêts : menace croissante des maladies émergentes



Marie-Laure Desprez-Loustau, directrice de recherche INRAE (aujourd'hui chargée de mission), membre correspondant de l'Académie d'agriculture, est spécialiste de pathologie forestière. Ingénieur agronome AgroParisTech, avec un DEA de pathologie végétale, elle a réalisé une thèse de docteur-ingénieur au laboratoire de pathologie forestière à l'Inra de Nancy. Après son recrutement comme chargée de recherche à l'Inra, elle a été affectée en 1984 à Bordeaux pour créer une nouvelle équipe de pathologie forestière maintenant intégrée à l'UMR BIOGECO. L'objectif des recherches est de comprendre les interactions entre arbres, champignons pathogènes et environnement, avec une approche écologique, épidémiologique et évolutive, afin de maintenir et favoriser la résistance des peuplements forestiers aux maladies.

Résumé : Les forêts couvrent presque un tiers de la superficie terrestre au niveau mondial (17 millions ha en France métropolitaine) et abritent la plus grande part de la biodiversité terrestre. Elles jouent un rôle inestimable dans la santé de la planète et des populations humaines, via les cycles de l'oxygène, du carbone et de l'eau, la fourniture de matériau et d'énergie, et bien d'autres « services », sans compter leur effet direct sur le bien-être humain. La santé des forêts est donc un enjeu majeur. Les forêts d'aujourd'hui sont constituées d'arbres dont les ancêtres ont survécu à de nombreuses adversités au cours de l'évolution. Cependant, elles sont de plus en plus menacées par divers fléaux liés aux activités humaines (surexploitation aboutissant à la déforestation, dépérissements massifs liés aux changements climatiques). Cet article se focalise sur les menaces liées aux maladies émergentes. En quoi sont-elles un nouveau problème ? Quelles en sont les causes ? Comment y faire face ?

MALADIES ÉMERGENTES EN FORÊT

Les arbres sont exposés à une grande diversité d'agents pathogènes au cours de leur vie. Au cours de l'évolution, la sélection naturelle a favorisé l'apparition de mécanismes génétiques de résistance. Le séquençage récent du génome du chêne a ainsi mis en évidence une expansion des gènes de résistance aux maladies chez cette espèce et chez les arbres en général par rapport aux plantes herbacées (1). La sévérité des maladies en populations naturelles est généralement limitée à des situations locales ou épisodiques. Par exemple, les fontes de semis (associées à des pathogènes du sol comme les *Pythium* ou les *Fusarium*) peuvent causer des mortalités très importantes dans les premiers stades de régénération des espèces forestières.

A la différence de ces maladies dites endémiques, des épidémies forestières dévastatrices, affectant des essences sur l'ensemble de leur aire et parfois sur plusieurs continents, sont parfois observées. L'oïdium du chêne (Fig. 1), qui nous est aujourd'hui familier, est apparu en Europe au début du 20^e siècle à cette époque, les symptômes étaient si spectaculaires que les forestiers ont craint pour la survie des chênes. Les chênes tauzins en Piémont pyrénéen ont subi de très fortes mortalités et ont fortement décliné. Toutefois, la maladie a eu un impact modéré sur les chênes pédonculés et sessiles où elle se comporte maintenant comme une maladie endémique. Une autre épidémie catastrophique est celle causée par l'agent de chancre *Cryphonectria parasitica* chez le châtaignier aux Etats-Unis (Fig. 1). En une quarantaine d'années, la maladie, observée pour la première fois dans un parc à New York en 1904, a conduit à la quasi-disparition du châtaignier, qui dominait autrefois les forêts de la côte Est (plusieurs milliards d'arbres tués). Le même champignon a été introduit en Europe, où il s'est répandu largement, mais où les dégâts ont été beaucoup moins sévères (quoique notables) du fait d'une moindre sensibilité des châtaigniers européens par rapport aux châtaigniers américains et de la présence d'un virus limitant l'agressivité du champignon. La graphiose de l'orme est un autre exemple d'épidémie dévastatrice à l'échelle continentale, ayant causé la quasi-disparition des ormes (en tant qu'arbres de belles dimensions) en Europe et en Amérique du Nord. De façon plus récente, on peut citer la chalarose des frênes, apparue pour la première fois dans les années 1990 en Pologne et qui s'est étendue depuis à la quasi-totalité de l'aire des frênes, causant de fortes mortalités (Fig. 1).

L'exemple de l'oïdium du chêne montre que les « nouvelles maladies » forestières ne sont pas un phénomène



Fig. 1 : Quelques maladies forestières d'émergence plus ou moins récente. De gauche à droite et de haut en bas : oïdium du chêne (*Erysiphe* spp), chancre du châtaignier (*Cryphonectria parasitica*), chalarose du frêne (*Hymenoscyphus fraxineus*), encre du chêne rouge (*Phytophthora cinnamomi*), *Diplodia sapinea* sur pins, *Phytophthora ramorum* sur *Rhododendron*. ©Marie-Laure Desprez-Loustau

récent. La pathologie forestière a été marquée depuis longtemps par l'apparition et le développement épidémique de nouvelles maladies (2). La nouveauté est l'accélération du taux d'apparition de ces nouvelles maladies dans les dernières décennies, phénomène également observé dans les populations animales et même humaines, depuis l'épidémie de Sida à la fin des années 1970 jusqu'à celle de Covid-19 aujourd'hui. Ces pandémies sont un révélateur de l'existence de réservoirs de pathogènes encore inconnus et du rôle clé des activités humaines dans leur développement, et ont conduit au concept de maladie émergente largement partagé par les épidémiologistes médecins, vétérinaires et de plantes. On définit comme émergente une maladie dont les cas augmentent soudainement dans une population, qu'il s'agisse d'une maladie jamais décrite auparavant, ou qui résulte de l'évolution d'un agent pathogène déjà connu, ou d'une maladie connue se propageant dans de nouvelles populations ou régions géographiques.

ÉVOLUTION RÉCENTE EN FRANCE ET EN EUROPE DE MALADIES EN FORÊT : FACTEURS D'ÉMERGENCE

L'analyse des données historiques montre que le rythme d'apparition de « nouvelles épidémies » en forêt a fortement accéléré au cours des 2 derniers siècles, passant en France d'environ une émergence tous les 11 ans avant 1975 (déjà élevé en considérant la pression sur les écosystèmes) à moins de 6 ans depuis cette date. Pour l'Europe, le nombre de pathogènes forestiers dits envahissants (à l'origine d'une nouvelle maladie dans un pays donné, donc correspondant à la définition d'émergents) a augmenté de façon exponentielle pour la période 1800-2008 (Fig. 2).

Une grande partie de ces pathogènes forestiers émergents est d'origine non européenne et résulte d'introductions (42%), les pathogènes indigènes ne causant que 28% (beaucoup ont une origine inconnue). Le nombre

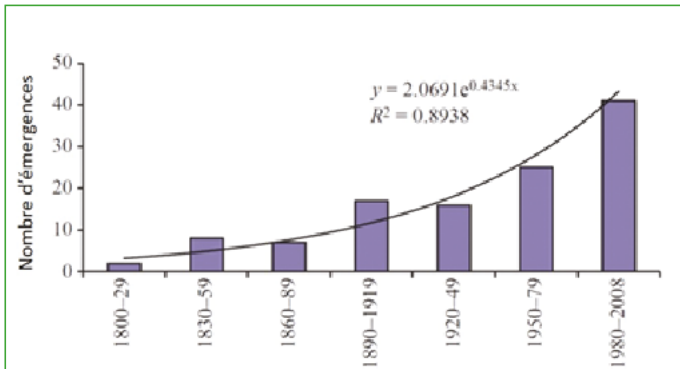


Fig. 2 : Evolution temporelle de maladies forestières émergentes décrites en Europe (3).

de pathogènes forestiers envahissants est corrélé positivement à l'activité commerciale internationale de chaque pays. Comme déjà montré au niveau mondial pour les maladies émergentes de plantes et d'animaux (à partir de la base de données ProMed : <https://www.promedmail.org>), l'introduction de pathogènes hors de leur aire de distribution naturelle apparaît comme le premier facteur d'émergence de maladie. Les autres causes identifiées sont l'évolution des pathogènes, l'influence du climat, ou les changements de pratiques (agricoles ou sylvicoles). Ainsi, les facteurs d'émergence de maladies sont très directement liés aux activités humaines et elles peuvent être considérées comme un symptôme du changement global.

EMERGENCES ET INVASIONS

Les épidémies dévastatrices évoquées précédemment d'oïdium du chêne, de chancre du châtaignier, de graphiose de l'orme ou de chalarose du frêne sont toutes causées par des champignons exotiques, c'est-à-dire non originaires des régions où ils causent ces épidémies et introduits par les activités humaines. L'histoire de l'oïdium du chêne, en particulier l'origine de l'agent causal, est longtemps restée une énigme mais l'utilisation d'outils moléculaires et d'échantillons d'herbiers a récemment permis de mettre en évidence qu'il s'agissait d'une triple invasion d'espèces proches du genre *Erysiphe*, *E. alphitoides*, *E. quercicola* et *E. hypophylla*, probablement d'origine asiatique (4). La voie d'introduction de ces espèces en Europe reste inconnue. Dans le cas du chancre du châtaignier, le champignon responsable est également d'origine asiatique et son introduction est liée à l'importation de châtaigniers japonais aux États-Unis. De même, *Hymenoscyphus fraxineus*, l'agent de la chalarose des frênes a très probablement été introduit en Europe via des plants de frênes asiatiques porteurs du champignon.

Ces quelques exemples illustrent plusieurs points caractéristiques de maladies émergentes forestières, en premier lieu la part importante et croissante jouée par les parasites d'origine exotique. Ceux-ci sont à l'origine de sept des 13 maladies forestières les plus courantes et dommageables en France, d'après la base de données du Département santé des forêts (DSF) (<https://agriculture.gouv.fr/le-departement-de-la-sante-des-forets-role-et-missions>) (Fig. 3).

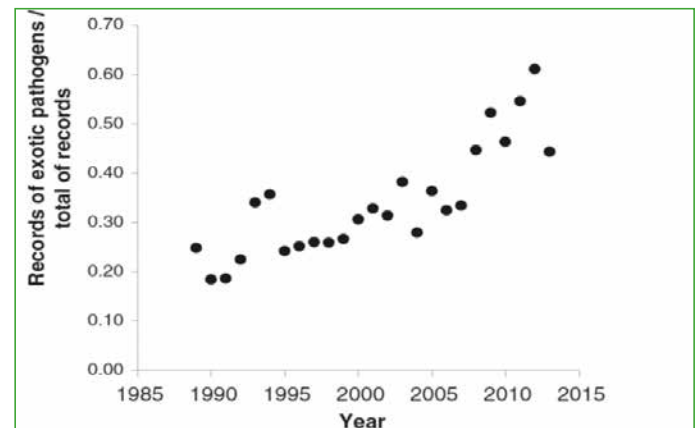


Fig. 3 : Evolution temporelle de la part des mentions de maladies causées par des parasites d'origine exotique dans la base du DSF (5).

L'impact croissant des pathogènes d'origine exotique s'explique par l'augmentation du commerce, en particulier des plants à usage forestier, ornemental ou paysager, qui est à l'origine de l'introduction et de la dissémination de nombreux agents pathogènes forestiers au niveau mondial. L'invasion de *Phytophthora ramorum* en Europe en est un autre exemple. Cet organisme, probablement d'origine asiatique, s'est répandu dans toute l'Europe via le commerce des rhododendrons en pépinières ornementales. De là, il s'est « échappé » en parcs et jardins puis en milieu naturel au Royaume Uni (où les rhododendrons ont envahi de nombreux paysages) (Fig. 1), et a fini par causer des mortalités massives en plantations de Mélèzes. Le même pathogène, introduit de façon indépendante en Amérique du Nord, est à l'origine de la « Sudden Oak Death » (SOD, mort subite des chênes). Avant ces épidémies, l'espèce *P. ramorum* n'était pas décrite et son réservoir naturel reste inconnu.

De nombreux pathogènes de maladies forestières émergentes changent d'espèce hôte au cours de leur introduction dans un nouveau continent, passant d'un hôte avec lequel ils ont coévolué et sur lequel ils causent peu de symptômes (châtaigniers japonais et chinois, ou frênes de Mandchourie par exemple) à une nouvelle espèce « naïve » (jamais rencontrée) qui s'avère particulièrement sensible (châtaignier américain ou frênes euro-

péens). *H. fraxineus*, l'agent de la chalarose en Europe, avait été décrit précédemment sous un autre nom au Japon, mais comme simple saprophyte des feuilles. La faible efficacité de l'immunité des arbres confrontés à de nouveaux pathogènes pourrait s'expliquer par les mécanismes impliqués, qui nécessitent la reconnaissance de motifs microbiens pour déclencher les réactions de défense (cf. articles de S. Gianinazzi, page 36 et de G. Pelletier, page 41).

Ainsi, beaucoup de maladies émergentes, associées aux introductions d'agents pathogènes, peuvent être considérées comme une forme d'invasion biologique. Il est intéressant de noter que ces invasions contredisent le postulat du cosmopolitisme des microbes, selon la formule « *everything* [en parlant des microbes par opposition aux plantes et animaux] *is everywhere* », ce qui suppose des capacités de dispersion naturelle sans limites de ces organismes (5). Cette idée fautive peut s'expliquer par la difficulté de différencier des espèces proches dans le cas des microbes. Ainsi la chalarose des frênes avait été au départ attribuée à des mutants virulents de l'espèce européenne *H. albidus* (ne causant aucun dommage sur les arbres), qui n'est distinguable de *H. fraxineus* que par des marqueurs moléculaires. Des études récentes montrent que d'autres espèces d'*Hymenoscyphus* très proches morphologiquement sont présentes sur les frênes d'Asie, constituant des menaces potentielles pour les frênes européens. De même, les chênes asiatiques hébergent d'autres espèces d'*Erysiphe* que celles déjà présentes en Europe.

Les définitions et concepts développés en écologie des invasions s'appliquent aux maladies émergentes causées par des pathogènes introduits. Invasions et émergences se caractérisent par une succession d'étapes depuis l'introduction (par les activités humaines) d'individus d'une espèce hors de son aire naturelle, l'établissement d'une population (aptitude à se multiplier sans intervention humaine), la dissémination, puis éventuellement l'impact sur les populations résidentes. Comme dans le cas des organismes invasifs animaux ou végétaux, les pathogènes introduits à l'origine de maladies émergentes se trouvent préférentiellement dans certains groupes taxonomiques, comme les *Phytophthora* ou les oïdiums. Ils possèdent certaines caractéristiques de reproduction, de modes de dispersion à longue distance, ou de réponse à la température, qui sont associées à leur « succès invasif » (6). Le concept de succès invasif est au cœur de l'analyse du risque phytosanitaire, uti-

lisée pour le classement des organismes réglementés ou de quarantaine (7 ; cf. article de F. Petter & M. Suffert page 46).

Réciproquement on peut se demander ce qui fait la « vulnérabilité à l'invasion » ou son inverse « la résistance biotique » des forêts, c'est-à-dire leur probabilité d'être affectées par une maladie émergente. Un facteur majeur de vulnérabilité est lié à l'importance de voies possibles d'entrée des pathogènes : distance et voies de transport depuis ports ou aéroports, densité du réseau routier, de pistes et chemins de randonnées, etc... La diversité des forêts n'est pas une garantie de résistance à l'invasion de pathogènes mais peut favoriser leur résilience. Les invasions de *Phytophthora cinnamomi* affectant de nombreuses plantes endémiques en Australie, l'épidémie de la mort soudaine des chênes en Californie, ou la disparition du châtaignier suite à l'introduction de *C. parasitica* dans l'Est des Etats-Unis, progressivement remplacé par d'autres espèces, en sont des illustrations.

AUTRES D'ÉMERGENCES DUES AU CLIMAT ET PRATIQUES

Le facteur climat vient bien après les introductions de pathogènes comme cause directe d'émergence de maladie, et souvent en interaction avec ces dernières. Ainsi l'expansion de la maladie de l'encre du chêne et du châtaignier en Europe causée par *P. cinnamomi* (parasite d'origine tropicale très sensible au gel - Fig. 1) est favorisée par l'augmentation des températures, en particulier hivernales (Fig. 4). Le groupe des Botryosphaeriaceae contient de nombreuses espèces de champignons dits pathogènes opportunistes, qui peuvent rester à l'état

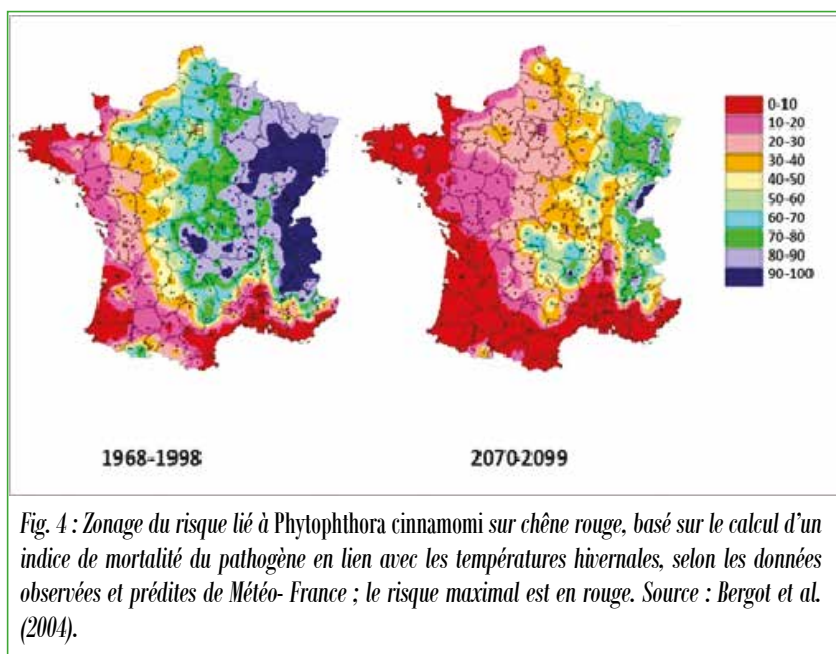


Fig. 4 : Zonage du risque lié à *Phytophthora cinnamomi* sur chêne rouge, basé sur le calcul d'un indice de mortalité du pathogène en lien avec les températures hivernales, selon les données observées et prédites de Météo-France ; le risque maximal est en rouge. Source : Bergot et al. (2004).

latent, sans causer de symptômes, tant que leur hôte est en bon état physiologique (stade dit endophyte) et devenir pathogènes quand leur hôte subit un stress, notamment hydrique. C'est par exemple le cas de *Diplodia sapinea* (Fig. 1).

Les changements de pratiques sont une autre cause importante de maladies émergentes (rappelons le cas de la maladie de la « vache folle », émergé 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. L'explosion dans les dernières décennies de *Diplodia sapinea* sur les pins d'Europe 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 (9). Le Pin laricio, originaire de Corse, a été très largement planté dans d'autres régions au cours des dernières décennies, et s'est avéré très sensible non seulement au *Diplodia* mais aussi à la maladie foliaire des bandes rouges, causée par plusieurs espèces de *Dothistroma* (d'origine encore indéterminée). La plantation d'espèces indigènes hors de leur aire naturelle peut également modifier l'équilibre hôte-parasites-environnement en faveur des pathogènes et conduire à l'émergence de maladies, comme observé dans le cas des plantations de mélèzes européens d'origine alpine, sévèrement affectées par le chancre à *Lachnellula* en dehors de leur zone d'origine. Enfin, les pratiques ont une influence directe sur les pathogènes en agissant comme pressions de sélection pouvant favoriser la multiplication de souches plus virulentes (comme pour 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 (près de la moitié des plants de peuplier vendus pendant quelques années) a exercé une pression de sélection considérable sur les populations du champignon, et dès qu'un mutant contournant cette résistance est apparu, il a eu un avantage considérable et a pu se disséminer très facilement à toutes les peupleraies.

Une autre cause d'émergence de maladie est liée à des pathogènes résultant d'hybridation. Des espèces ayant évolué séparément, mises en contact suite aux échanges internationaux, peuvent s'avérer inter-fertiles et se croiser, donnant naissance à des organismes plus invasifs ou virulents que les espèces parentes. Le *Phytophthora alni*, à l'origine d'une maladie des aulnes qui a émergé dans les années 1990 en Europe en est un exemple. Les pépi-

nières ornementales et forestières, lieux de nombreux échanges de matériel végétal et où les *Phytophthora* trouvent un environnement particulièrement favorable à leur développement, constituent des zones à risque pour l'apparition de tels hybrides.

QUELLES RECOMMANDATIONS TIRER DE L'ANALYSE DES ÉMERGENCES PASSÉES ?

Freiner le plus possible les introductions et la dissémination de parasites

Les réglementations et mesures d'inspection prises pour limiter les risques d'introductions de pathogènes forestiers ne sont pas suffisantes 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). Compte tenu du rôle important du commerce de plants ornementaux comme vecteur d'introduction de parasites en forêt, un effort particulier pourrait commencer par cette filière, en prenant mieux en compte la balance bénéfiques-risques. Une fois les pathogènes établis en forêt, ils deviennent très difficiles à contrôler. La bonne gestion et le contrôle des pépinières, forestières et ornementales, sont donc des priorités.

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

La prévention et le ralentissement des maladies émergentes nécessite des dispositifs d'alerte, de diagnostic et de surveillance efficaces (cf. article de F. Petter & M. Suffert page 46). Les progrès technologiques en analyses d'images et tests moléculaires offrent des perspectives très intéressantes pour la détection et la surveillance. La création récente de la plate-forme d'épidémiologie des maladies végétales (<https://plateforme-esv.fr/>) est également un facteur positif, même si le nombre de maladies forestières prises en compte est encore limité.

Par ailleurs, les émergences sont par définition largement 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. Pour cela, il est essentiel que la formation à la pathologie forestière, de plus en plus réduite dans nombre de pays dont la France, et le recrutement de chercheurs dans ce domaine soient maintenus.

Favoriser la diversité des forêts

La diversité est une assurance, un frein au développement des épidémies et un moteur d'adaptation vis-à-vis des maladies. Ainsi, l'effet de la densité des frênes sur la propagation de la chalarose a été démontré (10). Les peuplements mélangés et la régénération naturelle, assurant une bonne diversité génétique, doivent donc être favorisés le plus possible. Le recours aux semis limite également le risque lié à l'utilisation de plants infectés.

Nécessité d'une approche intégrée : approche écologique - concept « one health »

L'émergence de nouvelles maladies, notamment humaines, a fait prendre conscience de la nécessité d'approches écologiques et globales (à l'échelle de la planète), exprimée notamment dans le concept « One health » (<http://www.onehealthinitiative.com/>). Concernant plus particulièrement les pathogènes forestiers, une approche écologique est développée depuis longtemps mais des domaines de recherche importants restent ouverts : diversité des parasites et de leurs régulateurs (notamment virus) en forêts naturelles, relation diversité-vulnérabilité à différentes échelles spatiales, évolution de la résistance en peuplements, relation croissance-défense (trade-off), etc... Le projet européen HOMED (<http://homed-project.eu/>), débuté fin 2018, explore ces différentes pistes dans une approche holistique et multi-acteur visant à un meilleur contrôle des maladies émergentes et insectes invasifs menaçant les forêts européennes.

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 téléphoniques commencent ainsi à se développer pour associer le public à la « biovigilance » (<http://ephytia.inra.fr/fr/CP/40/Gerer-surveiller>).

RÉFÉRENCES

- (1) Plomion C *et al.* (2018) Oak genome reveals facets of long lifespan. *Nature Plants*, 4 : 440-452.
- (2) Delatour C *et al.* (1985) Histoire et avenir de la pathologie forestière en France. *Revue Forestière Française*, 37 : 65-82.
- (3) Santini A *et al.* (2013) Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytologist*, 197 : 238-250.
- (4) Gross A *et al.* (2020) Hidden invasion and niche contraction revealed by herbaria specimens in the fungal complex causing oak powdery mildew in Europe. *Biological Invasions*, Doi: 10.1007/s10530-020-02409-z
- (5) Desprez-Loustau ML *et al.* (2016) An evolutionary ecology perspective to address forest pathology challenges of today and tomorrow. *Annals of Forest Science*, 73 : 45-67.
- (6) Philibert A *et al.* (2011) Predicting invasion success of forest pathogenic fungi from species traits. *Journal of Applied Ecology*, 48 : 1381-1390.
- (7) Orłowski AD (2018) Organismes de quarantaine forestiers: analyse des risques et mesures phytosanitaires. *Revue Forestière Française*, 70 : 663-668.
- (8) Bergot M *et al.* (2004) Simulation of potential range expansion of oak disease caused by *Phytophthora cinnamomi* under climate change. *Global Change Biology* 10 : 1539-1552.
- (9) Fabre B *et al.* (2011) Can the emergence of pine Diplodia shoot blight in France be explained by changes in pathogen pressure linked to climate change ? *Global Change Biology*, 17 : 3218-3227.
- (10) Grosdidier M *et al.* (2020) Landscape epidemiology of ash dieback. *Journal of Ecology*, Doi: 10.1111/1365-2745.13383.