

**LES PHYTOPHTHORAS EN EUROPE : RISQUES LIÉS A L'EXISTENCE
DES PHYTOPHTHORAS EN CHENAIE
ET A L'APPARITION DE LA "SUDDEN OAK DEATH" AUX ÉTATS-UNIS**

***RISKS INDUCED BY THE PRESENCE OF PHYTOPHTHORAS IN THE
EUROPEAN OAK FOREST
AND BY THE OUTBREAK OF 'SUDDEN OAK DEATH' IN THE USA***

DELATOUR Claude ⁽¹⁾, DESPREZ-LOUSTAU Marie-Laure ⁽²⁾, ROBIN Cécile ⁽²⁾, HUSSON Claude ⁽¹⁾.

(1) Unité de Pathologie forestière, INRA Centre de Nancy, 54280 Champenoux, France

(2) UMR BIOGECO, INRA Centre de Bordeaux, BP 81, 33883 Villenave d'Ornon Cedex, France

RÉSUMÉ

Au cours des dix dernières années, les *Phytophthora* ont fait l'objet d'une attention accrue en Europe, en liaison plus particulière avec les phénomènes de dépérissement de chênes. Des prospections extensives ont montré que le sol de nombreuses chênaies peut héberger diverses espèces de *Phytophthora* : *P. quercina* (53% des espèces obtenues), *P. citricola* (41%), *P. cambivora* (19%), *P. gonapodyides* (17%), *P. syringae* et *P. pseudosyringae* (13%), *P. cinnamomi* (12%), *P. europaea* (10%), *P. cactorum* (9%), *P. megasperma* (8%), *P. psychrophila* (3%), *P. cryptogea* (1%), *P. uliginosa* (-). Il a été confirmé que *P. cinnamomi* n'est présent en chênaie que dans le sud et l'ouest de l'Europe, où il peut provoquer des maladies particulières (encre) et/ou contribuer de façon significative à des dépérissements. Les observations en forêt ainsi que les travaux expérimentaux d'inoculation ont montré que les *Phytophthora* présents en chênaies, en réduisant la qualité du système racinaire absorbant, peuvent exercer une contrainte sur l'écosystème. Jointe à d'autres contraintes (sécheresses, défoliations, qualités stationnelles), elle peut contribuer à certains dépérissements.

De survenue récente sur la côte pacifique des USA, la 'Mort Brutale des Chênes' est provoquée par le *P. ramorum*. Bien qu'en Europe cette espèce nouvelle soit présente, en particulier sur Rhododendrons ornementaux, elle n'a pas encore été observée en chênaie. Elle n'en constitue pas moins, pour la forêt européenne, une sérieuse menace que de nombreux travaux cherchent à cerner.

Mots clés : *Quercus*, dépérissement, *Phytophthora* spp.

SUMMARY

During the last ten years, Phytophthoras were submitted to a renewed attention in Europe, in relation with oak decline. Extensive survey showed that several Phytophthora species may be present in the soil of many oak forests : P. quercina (53% of the species), P. citricola (41%), P. cambivora (19%), P. gonapodyides (17%), P. syringae et P. pseudosyringae (13%), P. cinnamomi (12%), P. europaea (10%), P. cactorum (9%), P. megasperma (8%), P. psychrophila (3%), P. cryptogea (1%), P. uliginosa (-). It was confirmed that P. cinnamomi is present in forest

soil only in the south and west of Europe, where it may be the cause of specific diseases (ink disease) and/or it may contribute to tree decline, significantly. Observations in forest and experimental inoculation work showed that the *Phytophthoras* present in oak forests may be a constraint to oak ecosystems in reducing the quality of the absorbant root system. In addition to other constraints (drought, defoliation, site quality), the *Phytophthora* constraint may contribute to some oak decline process.

The recent outbreak of Sudden Oak Death on the Pacific coast of the USA is due to *P ramorum*. In Europe, that new species *P ramorum* is present, more important on ornamental *Rhododendrons*, but it was not yet detected in oak forest. However, it is a serious potential danger for the European forest, and active research works are aiming to know more about it.

Key words : *Quercus*, decline, *Phytophthora* spp.

INTRODUCTION

Les *Phytophthoras* constituent un groupe de microorganismes appartenant au règne des Stramenopiles, incluant également des algues ; il est distinct de celui des champignons (Mycetae). Une des caractéristiques de ce règne est l'existence de spores mobiles, les zoospores, dont la production et la mobilité nécessitent la présence d'eau liquide, y compris dans le sol. Plus de 60 espèces de *Phytophthora* ont été décrites (15), surtout des espèces vivant dans le sol, mais il existe probablement beaucoup d'espèces non encore décrites. Presque toutes les espèces sont des parasites des plantes, surtout de leurs racines.

A quelques exceptions près, on connaît peu de choses sur la répartition et le comportement des *Phytophthoras* dans les forêts tempérées. Trois espèces sont relativement bien connues à cause des dégâts majeurs qu'elles ont provoqué à la suite de leur introduction dans de nouveaux écosystèmes forestiers, bien que leur origine exacte ne soit pas toujours connue. Il s'agit du *Phytophthora cinnamomi* sur de très nombreux hôtes dans le monde (15), du *P.cambivora* sur *Castanea* sp. (13), et du *P.lateralis* sur le *Chamaecyparis lawsoniana* dans l'ouest de l'Amérique du Nord (19). Plus récemment, des dégâts alarmants sont apparus, dus à de nouvelles espèces de *Phytophthora* : le *Phytophthora 'alni'* sur les aulnes en Europe (10), et le *P.ramorum* Werres, De Cock & Man in't Veld (41) sur *Lithocarpus densiflorus* et *Quercus* spp., et de nombreux autres hôtes, sur la côte ouest des Etats Unis (Californie et Oregon) (36).

En Europe, la question des *Phytophthora* forestiers a connu un regain d'intérêt dans le cadre des études sur les dépérissements de chênes. *P.cinnamomi* et *P.cambivora* ont été décrits depuis longtemps comme responsables de la maladie de l'encre et du dépérissement des châtaigniers (17), et le premier comme l'agent de l'encre du chêne rouge (*Q. rubra*) (1). Ça n'est que récemment que *P.cinnamomi* a été associé au grave dépérissement des chênes sempervirents (*Q. suber* et *Q. ilex*) dans la péninsule ibérique (9), mais cette espèce ne dépasse pas l'ouest et le sud de l'Europe pour des raisons thermiques (29). Dans la même période, des observations réalisées en Allemagne ont révélé l'existence d'un certain nombre d'espèces de *Phytophthora* dans le sol des chênaies de l'Europe continentale, notamment le *P.quercina* (23), en association plus particulière avec la présence d'arbres adultes dépérissants (20).

La plupart des recherches récentes sur les Phytophthoras forestiers en Europe ont donné lieu à d'importantes coopérations internationales, notamment dans le cadre de l'Union Européenne (contrats européens PHYODE [1995-1997] et PATHOAK [1998-2001] (35, 34) pour ce qui concerne les chênes. Le rôle que ces Phytophthoras peuvent avoir dans les phénomènes de dépérissement des chênes a été plus particulièrement étudié.

LES PHYTOPHTHORAS DE LA CHÊNAIE EUROPÉENNE

Les dépérissements de chênes adultes préoccupent depuis longtemps les forestiers européens et ont donné lieu à de nombreuses observations et à une abondante littérature (14). Il est maintenant largement admis que les causes peuvent en être très diverses, climatiques, édaphiques, entomologiques, ou pathologiques, et que celles-ci interviennent le plus souvent de façon juxtaposée ou en interactions, et ne peuvent être comprises que dans le cadre de l'équilibre général et du fonctionnement de la chênaie. Le dépérissement survenu dans la forêt de Tronçais, étudié dans les années 1980, est encore considéré comme un cas exemplaire à cet égard (2, 25). Dans le domaine de la pathologie, il a été montré à l'époque, et largement confirmé depuis, que des atteintes au système racinaire principal pouvaient limiter de façon drastique l'aptitude des chênes à surmonter d'autres adversités, telles que des sécheresses exceptionnelles ; il s'agissait essentiellement du pourridié à *Collybia fusipes* (18). L'existence de Phytophthoras parasites du système racinaire fin chez les chênes, n'a été envisagée que plus tard, suggérée en Allemagne par H. Blaschke (3) par observations histopathologiques, démontrée ensuite par les travaux de T. Jung (20), puis confirmée par de nombreux autres chercheurs. Les connaissances actuelles proviennent de cet ensemble de travaux.

Les espèces présentes dans le sol des chênaies

Plus de 150 sites ont été analysés en France, Grande-Bretagne, Allemagne et Italie (34). La détection a été effectuée à partir d'échantillons de sol prélevés au pied de chênes sains ou dépérissants et rapportés au laboratoire, immergés dans de l'eau à la surface de laquelle de jeunes feuilles de chêne, utilisées comme pièges, étaient mises à flotter. A partir des pièges, les Phytophthoras étaient recherchés par mise en culture sur milieux sélectifs. L'identification des cultures pures obtenues a été faite par la morphologie et le cas échéant par voie moléculaire (ITS).

Des Phytophthoras ont été détectés dans environ la moitié des sites analysés. Treize espèces ont été trouvées (**tableau 1**): *P. quercina* et *P. citricola* qui étaient les plus fréquents, *P. cambivora*, *P. gonapodyides*, *P. syringae*, *P. cinnamomi*, *P. cactorum*, *P. megasperma*, *P. cryptogea*, et des espèces nouvelles : *P. europaea* E.M.Hansen & T.Jung, *P. psychrophila* T.Jung & E.M.Hansen, et *P. pseudosyringae* T.Jung & Delatour, ainsi que *P. uliginosa* T.Jung & E.M.Hansen (24, 25). Certains isolats sont restés indéterminés. Ces Phytophthoras ont été trouvés sur une large gamme de situations écologiques, mais les sols sableux se sont révélés le plus souvent négatifs, et les sols lourds positifs (22). Cependant, les Phytophthoras étaient absents ou rares dans les sols les plus acides et aucun n'a été détecté au dessous de pH(H₂O) 4. D'une façon générale, les Phytophthoras semblent être très répandus géographiquement sans que de nettes limites de répartition puissent être distinguées ; la seule exception concerne le *P. cinnamomi* qui est très nettement limité au sud et à l'ouest de l'Europe (**Figure I**).

Il est important de noter qu'aucun symptôme de suintement d'écorce n'a été observé dans les sites prospectés, mis à part des cas associés à *P. cinnamomi* ou à d'autres espèces identifiées (*P. citricola*).

Relations en forêt entre la présence des Phytophthoras et les symptômes et dégâts racinaires des chênes

Les chênes ont été classés comme sains ou dépérissants selon l'aspect de leur houppier évalué visuellement. L'état de leurs racines fines (moins de 5 mm de diamètre) a été évalué sur des échantillons prélevés jusqu'à 20 cm de profondeur à 40-150 cm autour du collet des arbres, selon la méthode développée par T. Jung (21, 22).

Relations entre dépérissement et présence de Phytophthora. Toutes espèces de Phytophthora confondues, aucune relation générale n'a été trouvée entre leur présence dans le sol et l'état de santé des arbres. En Bavière cependant, les Phytophthoras étaient significativement plus fréquemment détectés sous les chênes dépérissants que sous les chênes sains, et le risque relatif était plus élevé que dans les autres pays (**tableau 2**). Si on considère le *P. quercina* dans les seuls peuplements où celui-ci est présent, une relation significative a été trouvée en Bavière, et l'état du houppier était corrélé avec la présence du parasite dans la rhizosphère (22). En France, une tendance semblable a été observée, mais pas avec d'autres espèces de Phytophthora (*P. citricola*, *P. europaea*, *P. syringae/pseudosyringae*).

Etat des racines fines chez les chênes dépérissants. Dans les chênaies sans Phytophthora, il a été observé en Allemagne que l'état des racines fines n'était pas significativement différent entre les arbres dépérissants et les arbres sains. Par contre, la situation était différente dans les chênaies qui hébergeaient des Phytophthoras : en Bavière le système racinaire fin était toujours plus défectueux chez les arbres dépérissants que chez les arbres sains ; en France et en Italie, des tendances semblables ont été observées mais avec de notables exceptions.

Etat des racines fines chez les chênes à Phytophthora. Dans les chênaies infectées, qui sont celles où la comparaison peut être effectuée de façon valide, le système racinaire fin était généralement plus réduit chez les chênes qui hébergeaient des Phytophthoras à leur pied que chez ceux qui n'en hébergeaient pas. Ceci a été observé en Allemagne (21, 22) et en Italie (34), mais pas en France en analysant spécifiquement les cas de *P. quercina*, *P. cinnamomi* et *P. syringae/pseudosyringae*.

Pouvoir pathogène des Phytophthoras (inoculations)

Le pouvoir pathogène envers les racines fines a été évalué dans des expériences d'infestation artificielle du sol en pots, sur plusieurs espèces de chênes de 2 ans, et tout particulièrement le chêne pédonculé. Trois à 4 mois après l'apport du parasite, l'état des systèmes racinaires a été évalué visuellement et/ou par la mesure de plusieurs paramètres tels que le poids sec, le nombre et la longueur des racines, le nombre d'apex, etc.

Aucune mortalité de plants n'a été observée dans ces essais, et quelle que soit l'importance des dégâts racinaires. D'une façon générale, on a observé une réduction des systèmes racinaires chez les plants en présence des Phytophthoras. Cette réduction était assez variable d'une expérience à l'autre, mais elle variait à l'évidence selon les espèces de Phytophthora utilisées. Comme on pouvait s'y attendre, ce sont *P. cambivora* et *P. cinnamomi* qui occasionnaient les réductions les plus importantes. Des réductions comparables ont été souvent obtenues avec *P. quercina* et *P. citricola*, et les autres espèces sont apparues moins dommageables, ou seulement occasionnellement. Des lésions d'écorce ont aussi été observées sur des racines lignifiées et des pivots, particulièrement

avec *P.cinnamomi*. Des inoculations directes sur la tige de jeunes plants ou sur des rondins ont montré que *P.cambivora* et *P.cinnamomi* étaient les plus agressifs, que *P.citricola* l'était modérément, alors que *P.querquina* n'induisait aucune lésion d'écorce.

Les espèces de chêne n'ont pas présenté entre elles de grandes différences de sensibilité, à l'exception du Chêne vert (*Quercus ilex*) qui s'est montré particulièrement sensible aux Phytophthoras agressifs. Il est à souligner que la sensibilité des chênes au *P.cinnamomi* est toujours restée très inférieure à celle du Châtaignier (*Castanea sativa*) (**tableau 3**).

Effets de l'infection racinaire sur le fonctionnement des chênes (inoculations)

Cette question a été étudiée expérimentalement sur des semis de 3 ans de chênes et de châtaigniers en pots infectés par *P.cinnamomi*. Plusieurs paramètres écophysologiques ont été utilisés pour suivre l'évolution des plants pendant 1 an. Il est apparu que la perturbation du fonctionnement hydrique des plants est très liée à la proportion de système racinaire infectée (30, 31). Ainsi, les chênes peu sensibles (*Q.robur* et *Q.rubra*) ne pâtiennent pas particulièrement de l'infection racinaire, contrairement au chêne vert (*Q.ilex*), très sensible, chez lequel plusieurs paramètres réagissent fortement (**tableau 3**).

Conclusion

A la lumière de ces résultats, il apparaît que si d'assez nombreuses espèces de Phytophthora sont répandues dans les chênaies européennes, dans de nombreux cas leur présence n'est pas associée à l'existence de symptômes de dépérissement des arbres. Ainsi, il est difficile d'admettre que ces Phytophthoras représentent une menace générale pour la chênaie, mais la situation de certaines espèces mérite d'être examinée plus en détail.

Les espèces introduites que sont *P.cinnamomi* et *P.cambivora* ont confirmé leur agressivité envers les racines et l'écorce des chênes. Il est intéressant de noter que *P.cinnamomi* n'a été trouvé en forêt que dans les régions sud et sud-ouest de l'Europe, ce qui est cohérent avec ce que l'on sait de sa limitation par le froid (28) ; son implication dans certains dépérissements de chênes en régions méditerranéennes est bien documentée. *P.cambivora* est plus largement réparti mais aucune indication n'a été obtenue sur son éventuelle contribution aux dépérissements de chênes ; cette espèce est plus particulièrement associée au dépérissement du châtaignier en Italie (39).

Parmi tous les Phytophthoras, *P.querquina* et *P.citricola* sont les plus fréquemment détectés dans une grande partie de l'Europe. Ces deux espèces sont nettement agressives envers les racines fines des chênes. Pour ce qui concerne *P.querquina*, qui est spécifique des chênes (22), un certain nombre d'éléments montrent qu'en chênaies, il existe un lien entre sa présence et une détérioration des racines fines et des houppiers. Ce type d'association, et la large répartition du *P.querquina* en Europe, attire donc plus particulièrement l'attention sur cette espèce. Les faits observés en forêt ne peuvent cependant pas être interprétés directement comme des relations de cause à effet, et de nombreuses incertitudes demeurent.

Il est difficile de savoir quel niveau de destruction de racines peut supporter un chêne avant qu'un impact significatif ait lieu sur son état de santé. Les jeunes plants peuvent supporter d'importantes pertes racinaires sans effet majeur sur leur développement. Chez les chênes adultes cependant, la perte racinaire doit être examinée de façon différente car ses effets se cumulent sur plusieurs années, et on sait peu de choses sur le fonctionnement de la sphère des racines fines en forêt en présence de son environnement microbien tellurique, des Phytophthoras et des autres champignons, y compris les espèces mycorrhiziennes.

Il serait particulièrement important de savoir comment les parasites contribuent au turnover des racines fines et de déterminer à partir de quel niveau le turnover devient préjudiciable à un chêne dans des conditions environnementales données. Un autre manque de connaissances concerne la situation du système racinaire profond des chênes. Dans le cas du *P.cinnamomi* sur Eucalyptus, il a été montré que les dégâts aux racines verticales sont importants à prendre en compte pour comprendre le comportement des arbres, en particulier en conditions de sécheresses (38). *P.cinnamomi*, comme *P.cambivora*, étant capables de provoquer des lésions corticales aux racines moyennes et grosses, ils sont donc potentiellement plus dommageables aux arbres que les espèces qui ne s'attaquent qu'aux racines fines, comme *P.quercina*. Mais nous ne savons pas ce qui est le plus important pour l'arbre entre, d'une part la destruction chronique des racines fines et l'augmentation du turnover qui concernent la gestion des réserves de l'arbre, et d'autre part la destruction soudaine d'une grande partie du système racinaire fin lors d'une explosion de population de propagules, qui concerne le transport des nutriments et de l'eau.

Dans les fréquents dépérissements de chênes sur des sols acides et engorgés, les Phytophthoras n'ont évidemment aucun rôle puisqu'ils sont absents dans ces types de sols. A l'inverse, dans les sites du sud-ouest de la France très infectés par *P.cinnamomi*, le chêne rouge ne présente pas de symptômes de dépérissement alors que sa sensibilité racinaire est équivalente à celle du chêne pédonculé. Les Phytophthoras mis en évidence et étudiés n'apparaissent donc pas capables, le plus souvent, de menacer gravement à eux seuls la santé des chênes, sans l'intervention d'autres facteurs.

A cet égard, l'alimentation hydrique des arbres semble être un facteur important. Les expérimentations conduites sur jeunes plants de chênes infectés par *P.cinnamomi* ont montré que les effets induits par l'infection racinaire ressemblent à ceux d'un stress hydrique, mais que la limitation des pertes d'eau par les feuilles permet aux arbres de survivre malgré une importante perte de racines, y compris chez les espèces sensibles. En forêt cependant, à cause de la réduction de la capacité de prospection du sol et d'extraction de l'eau, les arbres adultes infectés pourraient être plus vulnérables à la sécheresse. Un tel impact de Phytophthora est probablement illustré par le dépérissement et les mortalités de la péninsule ibérique, en relation avec les sécheresses exceptionnelles des années 1980 (7).

Les apports anthropiques d'azote ont été évoqués par Jung *et al.* (21) comme susceptibles de modifier l'impact des Phytophthoras en forêt. Des résultats obtenus *in vitro* suggèrent en effet que certains Phytophthoras de la chênaie peuvent être favorisés par l'azote, ou certaines de ses formes. Il reste cependant difficile de prévoir l'équilibre résultant des effets positifs et négatifs des apports d'azote dans les sols forestiers et de très grandes différences de dépôts azotés existent entre les différentes régions d'Europe.

Les changements climatiques ont aussi été évoqués comme facteur de déplacement de l'équilibre Chênaie-Phytophthora. Le seul effet réellement documenté concerne le *P.cinnamomi* pour lequel l'augmentation des températures devrait élargir l'aire de répartition potentielle de ce parasite en Europe (6, 28).

Qu'ils soient introduits ou autochtones, les Phytophthoras présents dans le sol des chênaies exercent inévitablement une pression de sélection sur leurs plantes-hôtes, particulièrement en réduisant la quantité des racines fines. De cette façon, ils peuvent contribuer à un processus long de dégradation de la vigueur ou au dépérissement des chênes. Cependant, il n'est pas possible de

dresser un tableau général pour l'Europe où la chênaie est très variée à bien des égards : diversité d'espèces, de situations écologiques, d'histoire des peuplements, de sylviculture, etc. Par ailleurs, les Phytophthoras ne sont pas les seuls éléments impliqués et la pression de sélection doit être conçue de façon plus globale car beaucoup d'autres parasites et d'autres facteurs interagissent et se superposent à l'activité des Phytophthoras, et avec la santé des arbres.

LA "SUDDEN OAK DEATH" AUX USA, ET LE *PHYTOPHTHORA RAMORUM*

La Mort Brutale des Chênes ("Sudden Oak Death", SOD)

A partir de 1995 une mortalité d'aspect épidémique a été observée dans la forêt naturelle côtière de la Californie, touchant les fagacées *Lithocarpus densiflorus*, *Quercus agrifolia* et *Q. kelloggii*. Les arbres mouraient rapidement et l'ampleur du phénomène était sans précédent (16, 32). Les symptômes étaient le flétrissement très rapide de l'ensemble du feuillage, celui-ci étant précédé par des exsudations à partir de nécroses corticales dans la partie basse du tronc. Un *Phytophthora* sp. isolé en juin 2000 s'est révélé toujours associé à la maladie (16). Ce *Phytophthora* était une espèce originale quoique déjà observée en Allemagne et aux Pays-Bas depuis 1993 sur des Rhododendrons (40). Aux Etats-Unis la maladie est actuellement localisée dans une zone de plusieurs centaines de km centrée sur San Francisco, et un foyer existe à la limite sud de l'Oregon. Les dégâts sont considérables sur les fagacées citées et il a été rapidement observé que le parasite se développe sur une gamme d'hôtes extrêmement variée, provoquant le plus souvent nécroses de rameaux et/ou nécroses foliaires selon les hôtes (**tableau 4**). Une site internet californien, actualisé régulièrement depuis janvier 2001, peut être consulté (<<http://www.suddenoakdeath.org>>).

Le *Phytophthora ramorum*

Ce nouveau *Phytophthora* est le *P. ramorum* (41). Il est hétérotallique et produit des sporanges semi-papillés caduques et des chlamydospores ; ses oogones sont lisses et les antéridies amphigynes (groupe IV de Waterhouse).

Le *P. ramorum* étant de découverte récente, nos connaissances sur le développement et la dissémination de la maladie sont encore très limitées. Le parasite est considéré comme un organisme de température fraîche, sa croissance mycélienne ayant lieu entre 2°C et 26-30°C, avec un optimum vers 20°C. Il peut se disséminer localement par les éclaboussures, les gouttes de pluie emportées par le vent, ou l'eau d'irrigation. La dissémination à longue distance peut avoir lieu par du matériel végétal contaminé et probablement par le sol adhérent aux véhicules, aux chaussures ou aux animaux. Aux USA, les spores sont produites abondamment sur les feuilles des hôtes sensibles du sous-étage (mais pas directement à la surface des chancre sur *Quercus* et *Lithocarpus*). Jusqu'à récemment, seul le type A2 était connu aux USA, et le type A1 en Europe. Cependant, un isolat A2 a été maintenant trouvé en Belgique, et le type A1 dans une pépinière en Oregon, mais les spores sexuées n'ont pas été trouvées en nature. Les recherches ont montré que les isolats américains et européens appartiennent à la même espèce, à quelques différences près (4). Ces faits laissent à penser que les populations américaines et européennes de *P. ramorum* ne dérivent pas l'une de l'autre ; leur origine reste à ce jour inconnue.

L'ampleur et la dynamique de la maladie ainsi que la très large gamme d'hôtes du *P. ramorum* aux USA, n'ont pas manqué d'inquiéter fortement les européens. Ainsi, l'évaluation du risque encouru par les forêts européennes est une question centrale. Evaluer un risque n'est pas chose

facile, surtout quand la connaissance d'un parasite est parcellaire. Plusieurs éléments sont dès à présent pris en considération, au delà des dispositions réglementaires qui ont été rapidement prises pour contrôler le commerce des plantes hôtes entre régions, états ou pays. Des tests d'inoculation d'écorce (sur rondins ou jeunes plants) suggèrent que parmi les espèces forestières les plus sensibles se trouvent *Quercus ilex*, *Q.cerris*, *Q.rubra*, *Fagus sylvatica*, *Picea sitchensis*, *Pseudotsuga menziesii*, *Chamaecyparis lawsoniana* et *Rhododendron ponticum*, alors que *Q.robur*, *Q.suber* et *Castanea sativa* sont de moindre sensibilité (12, 11).

L'épidémie américaine se situant sous un climat tempéré avec une humidité atmosphérique souvent élevée, on peut penser qu'en Europe les écosystèmes sous climat atlantique pourraient être, par hypothèse, les plus réceptifs à la maladie.

En vue de connaître la situation actuelle en Europe, des prospections ciblées ont été entreprises, surtout dans le secteur de la production de végétaux ornementaux et de leur utilisation, et aussi en forêt. A ce jour, le *P.ramorum* n'a été détecté que dans la filière ornementale, surtout sur *Rhododendron* (**tableau 4**) et jamais encore dans des écosystèmes naturels.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'abondance des espèces de *Phytophthora* mises en évidence récemment dans les chênaies d'Europe, y compris d'espèces nouvelles, illustre non pas une situation nouvelle mais bien plutôt le manque de connaissances que nous avons de certains écosystèmes. La plupart de ces espèces doivent être considérées, par hypothèse, comme autochtones ou acclimatées depuis longtemps ; à l'évidence, elles ne menacent pas l'existence de la chênaie dans son ensemble. Elles peuvent cependant semble-t-il constituer une contrainte forte pour certaines chênaies, dans des conditions qu'il conviendrait de connaître plus clairement. Vus sous cet angle, les *Phytophthoras* ne représentent qu'un élément des nombreuses contraintes de toutes natures auxquelles les chênaies sont soumises au cours de leur développement.

Si ce développement sous contrainte peut être observé et décrit à un moment donné, il est plus difficile à appréhender dans l'hypothèse de situations nouvelles, en particulier dans le contexte des changements globaux d'origine anthropique. Nous avons évoqué le cas de situations exceptionnelles comme les sécheresses, et celui des évolutions à long terme induites par les apports azotés et la hausse des températures, sans pouvoir en évaluer sérieusement les conséquences sur l'équilibre Chênaie-*Phytophthora*.

Mais l'équilibre Chênaie-*Phytophthora* peut se trouver modifié par d'autres phénomènes, liés aux parasites eux-mêmes.

L'hybridation interspécifique chez les *Phytophthoras* peut être une source d'évolution et d'apparition de maladies nouvelles. L'exemple le plus connu est celui du *Phytophthora* de l'aulne, hybride entre *P.fragariae* et *P.cambivora*, son hôte exclusif n'étant attaqué par aucune des deux espèces parentes. Ce phénomène d'hybridation est rare dans les milieux naturels, où les barrières génétiques entre espèces sympatriques sont fortes, mais pourrait prendre une ampleur accrue et potentiellement dévastatrice avec l'augmentation des échanges commerciaux qui se traduit par la mise en contact d'espèces pathogènes jusque là isolées géographiquement et aptes à se croiser (8).

L'augmentation de ces échanges favorisera également la mise en contact d'espèces pathogènes introduites avec des populations de plantes-hôtes potentiellement sensibles, une des causes les plus fréquentes de maladies nouvelles. Le cas du *P.cinnamomi* en est une illustration classique. Nous avons vu qu'il est intervenu de façon importante dans le dépérissement des chênes sempervirents de la péninsule ibérique en interaction avec des déficits hydriques. En France, sa présence en chênaie est rarement liée à un dépérissement, mais plutôt à des chancres de tronc (encre). Il est probable que comme espèce tellurique il n'est pas encore implanté dans la totalité de son aire potentielle et de nombreux éléments laissent à penser que cette implantation est fortement favorisée par le transfert de plants à partir de pépinières infectées. Cette extension insidieuse peut être lourde de conséquences pour l'avenir et dans l'hypothèse du réchauffement climatique.

Le cas du *P.ramorum* est pour l'instant un cas d'école dans la mesure où aucune infection n'a encore été observée en écosystème naturel en Europe, sur chêne ou autre matrice, alors que le parasite est présent chez nous depuis au moins une dizaine d'années. La situation peut cependant changer rapidement, et la découverte très récente (nov. 2003) du parasite sur deux chênes en sites contaminés (un *Quercus rubra* aux Pays-Bas, et un *Q. falcata* en Grande-Bretagne) ne manque pas d'être préoccupante. Sa dissémination aérienne est une caractéristique exceptionnelle parmi les Phytophthoras forestiers et pourrait en faire une maladie redoutable, à l'instar des USA, si nos écosystèmes lui étaient favorables. Il est clair que pathologistes, forestiers, pépiniéristes et producteurs de plantes sensibles doivent être extrêmement vigilants.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) Barriety L., Jacquot C., Moreau C., Moreau M., 1951- La maladie de l'encre du chêne rouge (*Quercus borealis*). Rev. Pathol. Végét. Entomol. Agric. Fr. 30, 253-262.
- (2) Becker M., Lévy G., 1982- Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais. Les causes écologiques. Ann. Sci. For. 39, 439-444.
- (3) Blaschke H., 1994- Decline symptoms on roots of *Quercus robur*. Eur. J. For. Path. 24, 386-398.
- (4) Bonants P., de Weerd M., Baayen R., de Gruyter H., Man in't Veld W., Kroon L., 2002- Molecular identification and detection of *Phytophthora* species and populations of *P.ramorum*. Sudden Oak Death Science Symposium, Monterey, Ca., Dec. 15-18, 2002 (paper abstract).
- (5) Brasier CM, 1992- Oak tree mortality in Iberia. Nature London 360, 539.
- (6) Brasier CM, 1996- *Phytophthora cinnamomi* and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change, Ann. Sci. For. 53 (1996) 347-358.
- (7) Brasier CM, 2000- The role of *Phytophthora* in forests and semi-natural communities in Europe and Africa. In 'Phytophthora Diseases of Forest Trees.' (Eds EM Hansen and W Sutton) pp. 6-13. (Oregon State University, Corvallis, USA)
- (8) Brasier CM, Cooke DEL, Duncan JM., 1999- Origin of a new *Phytophthora* pathogen through interspecific hybridization. PNAS 96, 5878-5883.
- (9) Brasier CM, Robredo F., Ferraz J.F.P., 1993- Evidence for *Phytophthora cinnamomi* involvement in Iberian oak decline, Plant Pathol. 42 (1993) 140-145.
- (10) Brasier CM, Rose J., Gibbs J.N., 1995- An unusual *Phytophthora* associated with widespread alder mortality in Britain. Plant Pathology 44, 999-1007.
- (11) Brasier CM, Rose J., Kirk S.A., Webber F., 2002- Pathogenicity of *Phytophthora ramorum* isolates from North America and Europe to bark of European Fagaceae, American *Quercus*

CHAMPIGNONS PATHOGÈNES

- rubra*, and other forest trees. Sudden Oak Death, a Science Symposium ; the State of our Knowledge, 30-31 ; 17-18 dec. 2002, Monterey, California, USA.
- (12) De Gruyter H., Baayen R., Meffert J., Bonants P., van Kuik F., 2002- Comparison of pathogenicity of *Phytophthora ramorum* isolates from Europe and California. Sudden Oak Death, a Science Symposium ; the State of our Knowledge, 28-29 ; 17-18 dec. 2002, Monterey, California, USA.
- (13) Delacroix G., 1897- La maladie des châtaigniers en France. Soc. Mycol. Fr. 13, 242-252 (1897).
- (14) Delatour C., 1983- Les dépérissements de chênes en Europe. Rev. For. Fr. 35, 265-282.
- (15) Erwin D.C., Ribeiro O.K., 1996- *Phytophthora* Diseases Worldwide, APS Press, St. Paul, 1996.
- (16) Garbelotto M., Svirha P., Rizzo D.M., 2001- Sudden oak death syndrome fells three oak species. Calif. Agric. 55(1), 9-19.
- (17) Grente J., 1952- Le *Phytophthora cinnamomi* parasite du Châtaignier en France. C.R. Acad. Sci., Paris, 234, 22, 2226-2228 (1952).
- (18) Guillaumin JJ., Bernard C., Delatour C., Belgrand M., 1985- Contribution à l'étude du dépérissement du chêne : pathologie racinaire en forêt de Tronçais. Ann. Sc. For. 42, 1-22.
- (19) Hansen E.M., Hamm P.B., 1996- Survival of *Phytophthora lateralis*. Plant Dis. 80 (1996), 1075-1078.
- (20) Jung T, Blaschke H, Neumann P, 1996- Isolation, identification and pathogenicity of *Phytophthora* species from declining oak stands. European Journal of Forest Pathology 26, 253-272.
- (21) Jung T, Blaschke H, Oßwald W, 2000a- Involvement of *Phytophthora* species in central and western European oak decline and the influence of site factors and nitrogen input on the disease. In 'Phytophthora Diseases of Forest Trees.' (Eds EM Hansen and W Sutton) pp. 28-33. (Oregon State University, Corvallis, USA)
- (22) Jung T, Blaschke H, Oßwald W, 2000b- Involvement of soil borne *Phytophthora* species in Central European oak decline and the effect of site factors on the disease. Plant Pathology 49, 706-718.
- (23) Jung T, Cooke DEL, Blaschke H, Duncan JM, Oßwald W, 1999- *Phytophthora quercina* sp. nov., causing root rot of European oaks. Mycological Research 103, 785-98.
- (24) Jung T., Hansen E.M., Winton L., Osswald W., Delatour C., 2002- Three new species of *Phytophthora* from European oak forests. Mycol. Res. 106, 397-411.
- (25) Jung T., Nechwatal J., Cooke D.E.L., Hartmann G., Blaschke M., Osswald W.F., Duncan J.M., Delatour C., 2003- *Phytophthora pseudosyringae* sp. nov., a new species causing root and collar rot of deciduous tree species in Europe. Mycol. Res. 107, 772-789.
- (26) Lévy A., 2000- Ink disease of the northern red oak caused by *Phytophthora cinnamomi* : distribution in France, site factors in the Piedmont of the western Pyrenees. In 'Phytophthora Diseases of Forest Trees.' (Eds EM Hansen and W Sutton) pp. 122-123. (Oregon State University, Corvallis, USA)
- (27) 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 compréhension de l'équilibre et de la productivité de la chênaie. Rev. For. Fr. 46, 495-503.
- (28) Marçais B, Bergot M, Perarnaud V, Levy A, Desprez-Loustau ML, 2000- Mapping ink disease hazard for oaks in France. In 'Phytophthora Diseases of Forest Trees.' (Eds EM Hansen and W Sutton) p. 124. (Oregon State University, Corvallis, USA)

CHAMPIGNONS PATHOGÈNES

- (29) Marçais B., Dupuis F., Desprez-Loustau M.L., 1996- Modelling the influence of winter frosts on the development of the stem canker of red oak, caused by *Phytophthora cinnamomi*. Ann. Sci. For. 53, 369-382.
 - (30) Maurel M., Robin C., Capdevielle X., Loustau D., Desprez-Loustau M. L. 2001b- Effects of variable root damage caused by *Phytophthora cinnamomi* on water relations of chestnuts saplings. Annals of Forest Science 58, 639-651.
 - (31) Maurel M., Robin C., Capron G., Desprez-Loustau M. L. 2001a- Effects of root infection associated with *Phytophthora cinnamomi* on water relations, biomass accumulation, mineral nutrition and vulnerability to water deficit of five oak and chestnut species. Forest Pathology 31, 353-369.
 - (32) McPherson B.A., Wood D.L., Storer A.J., Svirha P., Rizzo D.M., Kelly N.M., Standiford R.B., 2000- Oak Mortality Syndrome : Sudden Oak Death of Oaks and Tanoaks. Calif. Dep. For. Tree Note No. 26.
 - (33) Morel O., Robin C., Capdevielle X., Capron G., Desprez-Loustau ML., Delatour C., 2001- Distribution de *Phytophthora* spp. dans les chênaies et châtaigneraies françaises. 5ème Congrès de la Société française de Phytopathologie, Angers, France, 25-29 mars 2001 (poster).
 - (34) Pathoak, 2001- 'Final report of the European Union research project FAIR-CT-97-3926. Long term dynamics of oak ecosystems : assessment of the role of root pathogens and environmental constraints as interacting decline inducing factors'.
 - (35) Phyode, 1995- '2nd annual report of the European Union research project AIR 3-CT-94-1962. Involvement of *Phytophthora* fungi in the Mediterranean ecosystems oak decline'.
 - (36) Rizzo D.M., Garbelotto M., Davidson J.M., Slaughter G.W., Koike S.T., 2002- *Phytophthora ramorum* as the cause of extensive mortality of *Quercus* sp. and *Lithocarpus densiflora* in California. Plant Disease 86, 205-214.
 - (37) Robin C, Desprez-Loustau ML, Capron G, Delatour C., 1998- First record of *Phytophthora cinnamomi* on cork and holm oaks in France and evidence of pathogenicity. Annales des. Sciences Forestières 55, 869-883.
 - (38) Shea SR, Shearer BL, Tippet JT, Deegan PM, 1983- Distribution, reproduction, and movement of *Phytophthora cinnamomi* on sites highly conducive to jarrah dieback in south Western Australia. Plant Disease 67, 970-973.
 - (39) Vettraino AM, Natili G, Anselmi N, Vannini A, 2000- Recent advances in studies on *Phytophthora* species associated with *Castanea sativa* and *Quercus cerris* in Italy. In 'Phytophthora Diseases of Forest Trees.' (Eds EM Hansen and W Sutton) pp. 34-36. (Oregon State University, Corvallis, USA)
 - (40) Werres S., Marwitz R., 1997- Triebsterben an Rhododendron : Unbekannte *Phytophthora*. Dtsch. Gartenbau 21, 1166-1168.
 - (41) Werres S., Marwitz R., Man in't Veld W.A., De Cock A.W.A.M., Bonants P.J.M., De Weerd M., Themann K., Ilieva E., Baayen R.P., 2002- *Phytophthora ramorum* sp. nov., a new pathogen on *Rhododendron* and *Viburnum*. Mycological Research 105, 1155-1165.
-

CHAMPIGNONS PATHOGÈNES

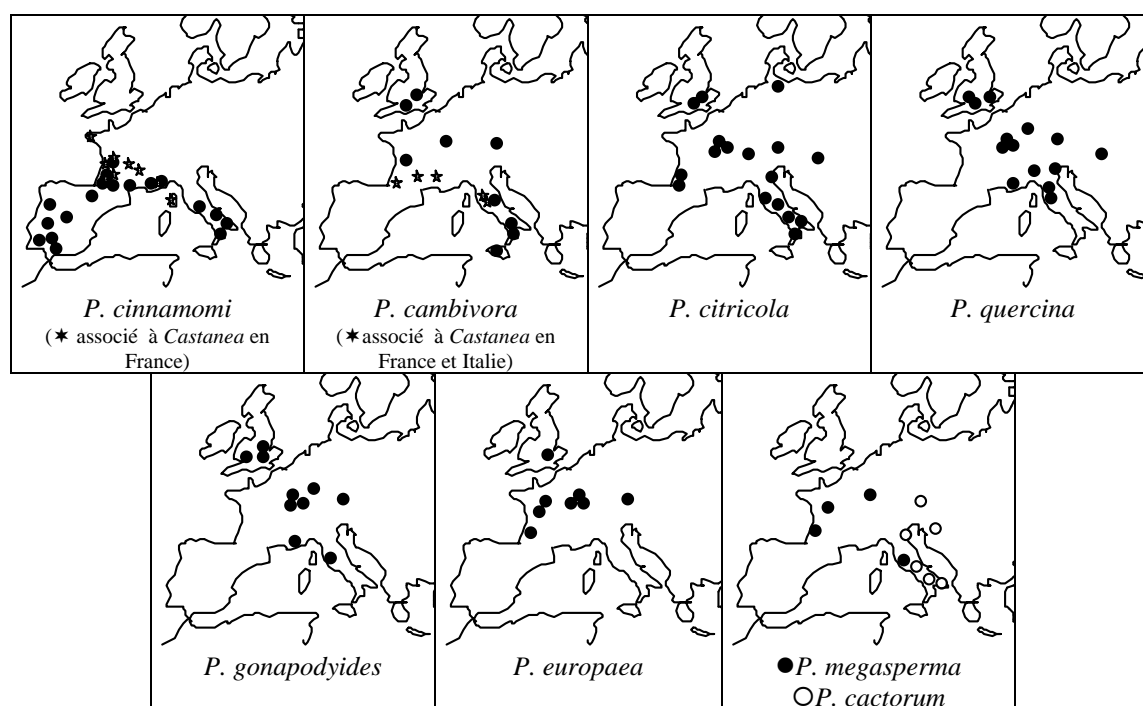


Figure I- Distribution des Phytophthoras dans les chênaies européennes. (Compilé à partir de : 5, 26, 33, 37).

Tableau 1- Les espèces de Phytophthora détectées dans le sol des chênaies européennes (20, 22, 34)

Pays	sites positifs (nb)	<i>Phytophthora spp.</i>										
		<i>quercina</i>	<i>citricola</i>	<i>cambivora</i>	<i>gonapodyides</i>	<i>(pseudo)syringae</i>	<i>cinnamomi</i>	<i>europaea</i>	<i>cactorum</i>	<i>megasperma</i>	<i>pryschrophila</i>	<i>cryptogea</i>
Allemagne	19	18	7	7	3	3	-	1	2	1	2	-
France	30	13	11	3	6	6	5	8		5	1	-
Grande-Bretagne	9	5	3	2	4	-	-	-	-	-	-	-
Hongrie	3	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Italie	23	9	11	4	2	2	5	-	5	1	-	1
Slovénie	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Suisse	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	86	46	35	16	15	11	10	9	8	7	3	1
Fréquence		53%	41%	19%	17%	13%	12%	10%	9%	8%	3%	1%

CHAMPIGNONS PATHOGÈNES

Tableau 2- Risque relatif pour qu'une espèce de Phytophthora soit présente au pied d'un chêne dépérissant par comparaison avec un chêne sain (22, 34)

<i>Phytophthora spp.</i>	pays	risque
toutes espèces confondues	Bavière	2,8
<i>P. quercina</i>	Bavière	2,1
	Italie	1,5
	France	1,2
<i>P. citricola</i>		
<i>P. europaea</i>	France	env. 1
<i>P. (pseudo)syringae</i>		

Tableau 3- Effets de l'infection racinaire par *Phytophthora cinnamomi*, chez de jeunes plants de chênes et de châtaigniers (30, 31)

	<i>Castanea sativa</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Quercus rubra</i>	Châtaignier hybride (<i>C.sativa</i> X <i>crenata</i>)
Perte de biomasse racinaire	100%	64%	34- 36%	env. 0%
Potentiel de base (foliaire)	diminution	diminution	non affecté	non affecté
Composition minérale foliaire	(non mesurée)	diminution de N et P	non affectée	(non mesurée)
Biomasse (ratio racines/feuilles)	diminution	diminution	non affecté	non affecté
Mortalité	totale	pas de mortalité à 70% de perte racinaire	non	non

Tableau 4- Les hôtes naturels de *Phytophthora ramorum* aux USA et en Europe (17 familles, 27 genres)

<i>Abies</i>	<i>grandis</i>	Pinaceae		USA
<i>Acer</i>	<i>macrophyllum</i>	Aceraceae		USA
<i>Aesculus</i>	<i>californica</i>	Hippocastanaceae		USA
<i>Arbutus</i>	spp. (2)	Ericaceae		USA Europe (E)
<i>Arctostaphylos</i>	<i>manzanita</i>	Ericaceae		USA
<i>Camellia</i>	spp. (2)	Theaceae		USA Europe (GB)
<i>Corylus</i>	<i>cornuta</i>	Betulaceae		USA
<i>Heteromeles</i>	<i>arbutifolia</i>	Rosaceae		USA
<i>Kalmia</i>	<i>latifolia</i>	Ericaceae		Europe (GB)
<i>Lithocarpus</i>	<i>densiflorus</i>	Fagaceae	Mortalité	USA
<i>Lonicera</i>	<i>hispidula</i>	Rosaceae		USA
<i>Pieris</i>	spp. (2)	Ericaceae		USA Europe (GB)
<i>Pittosporum</i>	<i>undulatum</i>	Pittosporaceae		USA
<i>Pseudotsuga</i>	<i>menziesii</i>	Pinaceae		USA
<i>Quercus</i>	spp. (4)	Fagaceae	Mortalité	USA
<i>Rhamnus</i>	spp. (2)	Rhamnaceae		USA
<i>Rhododendron</i>	spp. (8)	Ericaceae	Mortalité	USA Europe (D, NL, GB, F, ...)
<i>Rhus</i>	<i>diversiloba</i>	Anacardiaceae		USA
<i>Rubus</i>	<i>spectabilis</i>	Rosaceae		USA
<i>Sequoia</i>	<i>sempervirens</i>	Cupressaceae		USA
<i>Syringa</i>	sp.	Oleaceae		Europe (GB)
<i>Taxus</i>	<i>baccata</i>	Taxaceae		Europe (GB)
<i>Toxicodendron</i>	<i>diversilobum</i>	Anacardiaceae		USA
<i>Trientalis</i>	<i>latifolia</i>	Myrsinaceae		USA
<i>Umbellularia</i>	<i>californica</i>	Lauraceae		USA
<i>Vaccinium</i>	spp. (2)	Ericaceae	Mortalité	USA Europe (PL)
<i>Viburnum</i>	spp. (env. 7)	Caprifoliaceae	Mortalité	USA Europe (D, NL, GB, F, B,)