

anses

agence nationale de sécurité sanitaire  
alimentation, environnement, travail



Connaître, évaluer, protéger

# Espèces hôtes dans le cadre de la lutte contre *Phytophthora ramorum*

Avis de l'Anses  
Rapport d'expertise collective

Décembre 2018 - Édition scientifique

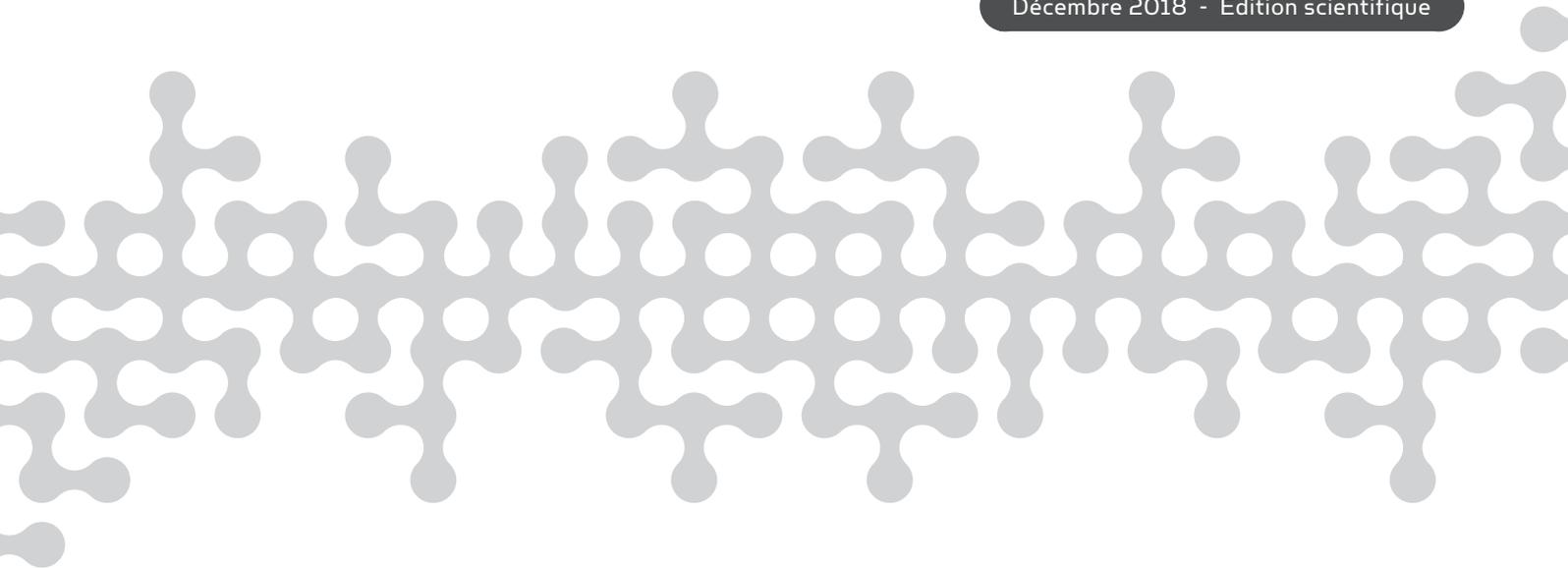




# Espèces hôtes dans le cadre de la lutte contre *Phytophthora ramorum*

Avis de l'Anses  
Rapport d'expertise collective

Décembre 2018 - Édition scientifique





Le directeur général

Maisons-Alfort, le 20 décembre 2018

## **AVIS** **de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation,** **de l'environnement et du travail**

**relatif à « aux espèces hôtes dans le cadre de la lutte contre *Phytophthora ramorum* »**

---

*L'Anses met en œuvre une expertise scientifique indépendante et pluraliste.*

*L'Anses contribue principalement à assurer la sécurité sanitaire dans les domaines de l'environnement, du travail et de l'alimentation et à évaluer les risques sanitaires qu'ils peuvent comporter.*

*Elle contribue également à assurer d'une part la protection de la santé et du bien-être des animaux et de la santé des végétaux et d'autre part à l'évaluation des propriétés nutritionnelles des aliments.*

*Elle fournit aux autorités compétentes toutes les informations sur ces risques ainsi que l'expertise et l'appui scientifique technique nécessaires à l'élaboration des dispositions législatives et réglementaires et à la mise en œuvre des mesures de gestion du risque (article L. 1313-1 du code de la santé publique).*

*Ses avis sont publiés sur son site internet.*

---

L'Anses a été saisie le 26 décembre 2017 par la Direction générale de l'alimentation pour la réalisation de l'expertise suivante : saisine relative aux espèces hôtes dans le cadre de la lutte contre *Phytophthora ramorum*.

### **1. CONTEXTE ET OBJET DE LA SAISINE**

L'agent pathogène *Phytophthora ramorum* (« pseudo-champignon » appartenant à la classe des Oomycètes, au sein de la lignée des Stramenopiles) est connu en Europe depuis le début des années 2000 comme agent de nécroses foliaires sur plantes ornementales, principalement rhododendrons et viornes, en pépinières et espaces semi-naturels (Werres *et al.*, 2001, Appiah *et al.*, 2004, Xu *et al.*, 2009). Il est décrit à peu près à la même époque comme agent de la Sudden Oak Death en Californie (Garbelotto *et al.*, 2001, Rizzo *et al.*, 2002), où certaines espèces de chênes très sensibles présentent des chancres de troncs et meurent. La situation en Europe change brutalement en 2009, quand une épidémie de *P. ramorum* est décrite sur plantations de Mélèzes du Japon en Grande Bretagne, associée à des pertes d'aiguilles, mortalités de rameaux, chancres résineux et finalement mortalité massive des arbres (Brasier and Webber, 2010).

La saisine fait suite à la détection de *P. ramorum* pour la première fois en France sur mélèzes du Japon (*Larix kaempferi*) (dans le Finistère en mai 2017, Schenck *et al.*, 2018), qui a fait l'objet d'une notification officielle. *P. ramorum* est classé comme danger sanitaire de première catégorie pour les espèces végétales dans la réglementation française (arrêté du 15 dec. 2014), et est donc soumis à des mesures de lutte obligatoire.

Le Mélèze est une essence forestière importante en France, avec des peuplements naturels de *Larix decidua* dans les Alpes et des surfaces de plantation en forte augmentation (Fig. 1 et 2). Contrairement à la Grande Bretagne, ce sont surtout les mélèzes européens (*L. decidua*) et

hybrides ( $L. \times eurolepis = L. decidua \times L. kaempferi$ ) qui constituent une essence de reboisement de première importance (cf. statistiques ventes de plants, Ministère de l'Agriculture). Le Mélèze hybride fait l'objet d'un programme d'amélioration à l'Inra d'Orléans (Lelu-Walter and Pâques, 2009) et plusieurs variétés sont disponibles au catalogue européen (<http://ec.europa.eu/forematis/>) et français (<http://agriculture.gouv.fr/fournisseurs-especes-reglementees-provenances-et-materiels-de-base-forestiers>). Il existe plusieurs vergers à graines en France.

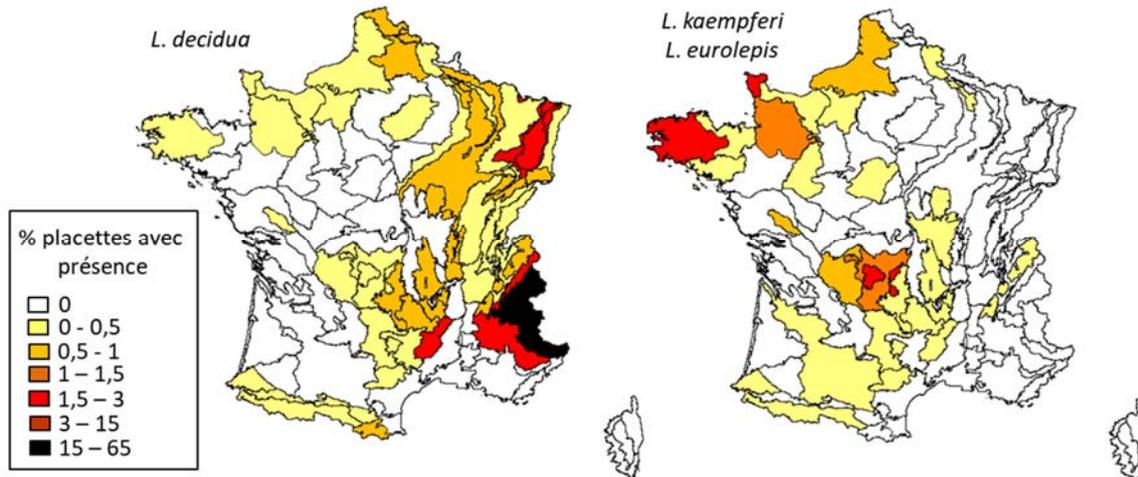


Figure 1 : Fréquence des mélèzes dans les relevés IFN (2005-16). *L. eurolepis* a été aggloméré à *L. kaempferi* car cette essence représente moins de 0.2% des relevés dans toutes les régions.

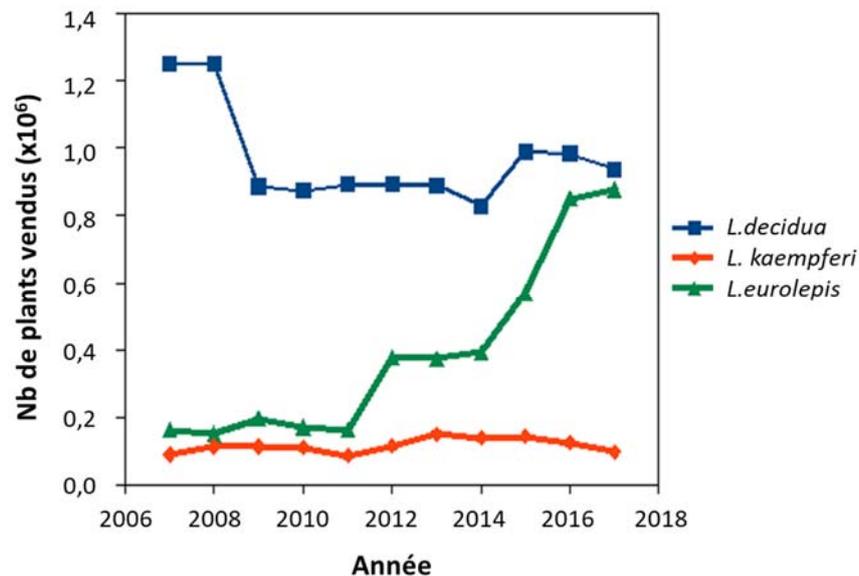


Figure 2 : Évolution des ventes de plants forestiers de *Larix* spp. en France (Source Ministère DGPE/SDFCB).

Compte tenu de sa large gamme d'hôtes, de nombreuses espèces forestières au-delà du Mélèze pourraient être menacées par *P. ramorum* si les conditions sont favorables à son développement.

Un extrait du texte de la lettre de saisine est repris ici pour définir l'objet de la saisine :

« Dans la perspective d'améliorer les stratégies de lutte contre *P. ramorum*, il est demandé d'effectuer une étude bibliographique portant sur les espèces sensibles à cet oomycète, en Europe et sous des climats similaires à ceux de la France, sans négliger les végétaux de sous-étages et notamment les espèces du genre *Rhododendron*, *Viburnum*, ou *Vaccinium* ni les autres espèces de mélèzes et mélèzes hybrides.

Cette étude visera à identifier les facteurs climatiques ou anthropiques et les cortèges floristiques propices d'une part à l'établissement et d'autre part à la propagation du pseudo-champignon. Ensuite, une typologie des espèces selon leur degré de sensibilité sera établie et le type d'hôte identifié : foliaire, terminal ou les deux. Les mécanismes biologiques ou de dynamique des populations seront succinctement évoqués ainsi que les pistes exploratoires pour la recherche. Une cartographie des zones à risque pour les essences forestières hautement et moyennement sensibles et des corridors de propagation permettra aux gestionnaires de mieux anticiper et adapter les méthodes de lutte. »

## 2. ORGANISATION DE L'EXPERTISE

L'expertise a été réalisée dans le respect de la norme NF X 50-110 « Qualité en expertise – Prescriptions générales de compétence pour une expertise (Mai 2003) ».

L'expertise relève du domaine de compétences du comité d'experts spécialisé (CES) « Risques Biologiques pour la Santé des Végétaux (RBSV) ».

L'Anses a confié l'expertise au groupe de travail « *Phytophthora ramorum* ». Les travaux ont été présentés au CES tant sur les aspects méthodologiques que scientifiques entre le 20/03/2018 et le 13/11/2018. Ils ont été adoptés par le CES « RBSV » réuni le 13/11/2018.

L'Anses analyse les liens d'intérêts déclarés par les experts avant leur nomination et tout au long des travaux, afin d'éviter les risques de conflits d'intérêts au regard des points traités dans le cadre de l'expertise.

Les déclarations d'intérêts des experts sont publiées sur le site internet de l'Anses ([www.anses.fr](http://www.anses.fr)).

## 3. ANALYSE ET CONCLUSIONS DU GT ET DU CES

### Typologie de la sensibilité des espèces

Une nouvelle terminologie est proposée pour la typologie de la sensibilité des espèces, évitant les confusions entre types de symptômes et rôle épidémiologique et les ambiguïtés de termes utilisés différemment selon les communautés de pathologistes. La terminologie utilisée ici différencie deux composantes de la sensibilité : **la vulnérabilité** (liée à l'expression et la gravité des symptômes sur différents organes) et **la compétence** (liée au rôle épidémiologique de transmission du pathogène, via sa sporulation), qui peuvent interagir.

En se basant sur les données disponibles, ces 2 composantes ont été évaluées pour les 136 espèces d'arbres forestiers en France (dont les 66 espèces réglementées) en utilisant 5 classes de « non significative » à « forte ». D'autre part, la compétence a aussi été évaluée pour les 47 espèces d'arbustes forestiers les plus fréquents en forêt. **Il faut toutefois insister sur le fait que ces évaluations restent souvent associées à des incertitudes modérées ou fortes.** Enfin une liste des espèces ornementales-hôtes naturels de *P. ramorum* a été produite (Fig. 3).

- En haut du classement pour la vulnérabilité et la compétence se trouvent **les 3 espèces de *Larix*** (*L. kaempferi*, *L. decidua*, *L. x eurolepis*) qui n'ont pu être distinguées entre elles au vu d'une analyse approfondie de toutes les données disponibles. Toutefois si l'incertitude est

- faible sur *L. kaempferi* pour laquelle l'épidémie est avérée, elle est modérée pour les 2 autres espèces pour lesquelles les données de terrain sont très partielles.
- Le cas du **châtaignier** est très préoccupant. Nous avons estimé sa vulnérabilité et sa compétence comme modérées à fortes, mais il reste des incertitudes modérées. La situation concernant cette espèce a évolué récemment en Grande-Bretagne. S'il se confirme que la sporulation de *P. ramorum* sur châtaignier est suffisante pour provoquer des auto-infections multiples conduisant au dépérissement (vulnérabilité passant à forte) et pour contribuer activement à la multiplication et à la transmission de l'agent pathogène (faisant passer la compétence à forte), le risque économique et environnemental posé par *P. ramorum* serait considérablement augmenté compte tenu de l'importance de *Castanea sativa* en France.
  - Parmi les autres espèces forestières, certains **chênes** (*Quercus. ilex*, *Q. cerris* et *Q. rubra*) présentent une vulnérabilité modérée à forte et une compétence modérée ou modérée à forte (pour *Q. ilex*), et doivent donc être considérés avec précaution. Heureusement, en l'état actuel des connaissances, les chênes sessiles et pédonculés, ne sont que faiblement à modérément vulnérables et non compétents. Le **hêtre** présente une vulnérabilité plus forte (sous forme de chancres de troncs) mais qui ne peut s'exprimer qu'en présence d'un fort inoculum produit sur d'autres hôtes compétents. Parmi les résineux, **le Douglas, l'épicéa de Sitka et le sapin de Vancouver** peuvent exprimer des symptômes relativement importants (mortalité de pousses de l'année) mais les nombreuses observations en Amérique du Nord et Grande Bretagne montrent que leur compétence est non significative (exemple d'hôtes « foliaires » non sporulants). Les dégâts ne sont donc observés, comme pour le hêtre, qu'en situation de fort inoculum produit par d'autres espèces elles-mêmes compétentes.
  - Enfin, il faut mentionner un certain nombre d'espèces à compétence estimée comme modérée à forte : **frêne, robinier, arbousier**.

					<i>Larix kaempferi</i> <i>Larix decidua</i> <i>Larix x eurolepis</i>	Compétence Forte
				<i>Castanea sativa</i> <i>Quercus ilex</i> <i>Arbutus unedo</i>		Modérée à forte
<i>Robinia pseudoacacia</i>		<i>Fraxinus excelsior</i> <i>Aesculus hippocastaneum</i>		<i>Quercus cerris</i> <i>Q. rubra</i>		Modérée
						Faible à modérée
	<i>Acer campestre</i> <i>Alnus glutinosa</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Malus sylvestris</i> <i>Picea abies</i> <i>Populus tremula</i> <i>Prunus avium</i>	<i>Betula pubescens</i> <i>Betula pendula</i> <i>Q. petraea</i> <i>Q. robur</i> <i>A. pseudoplatanus</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Abies grandis</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Pseudotsuga menziesii</i> <i>Taxus baccata</i>		Faible/NS
	<i>Alnus incana</i> <i>Fraxinus angustifolia</i> <i>Pinus contorta</i> <i>P. nigra</i> <i>P. pinaster</i> <i>P. sylvestris</i> <i>Populus spp (Cv)</i> <i>P. trichocarpa</i> <i>Tilia cordata</i>	<i>Abies alba</i> <i>Acer platanoides</i> <i>Juglans nigra</i> <i>Pinus halepensis</i> <i>P. pinea</i> <i>P. radiata</i> <i>Quercus pubescens</i> <i>Q. Suber</i>		<i>Abies procera</i> <i>Chamaecyparis lawsoniana</i> <i>Quercus falcata</i> <i>Tsuga heterophylla</i>		Indéterminée
Vulnérabilité						
Indéterminée	Faible/NS	Faible à modérée	Modérée	Modérée à forte	Forte	

Figure 3 : Typologie de la sensibilité (compétence et vulnérabilité) à *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbres forestières réglementées en France (en gras) et de quelques autres espèces non réglementées (NS = non significative). Les espèces pour lesquelles les deux

**composantes sont indéterminées ne sont pas incluses. Beaucoup d'incertitudes sont modérées ou fortes, lire le texte pour plus de détails.**

## Cartographie du risque

Le modèle de cartographie du risque de Meentemeyer *et al.* (2004) déjà utilisé dans Sansford *et al.* (2009) a été choisi compte-tenu du fait qu'il permet d'intégrer à la fois l'effet du climat et de la compétence de la végétation. **Plusieurs améliorations ont été apportées par rapport aux travaux réalisés dans le cadre du projet européen RAPRA** (Sansford *et al.*, 2009) pour l'adaptation de ce modèle à la France, concernant: i) le niveau de résolution spatiale des données météorologiques utilisées, ii) l'extension de la période de calcul du score sur toute l'année pour tenir compte de la période de sporulation (différente en Europe et États-Unis), iii) la prise en compte de l'humidité relative et iv) de la compétence des communautés végétales en forêt (non prises en compte dans RAPRA par manque de données à l'échelle de l'Europe). Il faut rappeler que de grandes **sources d'incertitudes** demeurent sur les déterminants du risque que représente *P. ramorum*, qu'il s'agisse de la capacité de la végétation ligneuse à multiplier l'inoculum et permettre la persistance de l'oomycète (compétence) ou bien de certaines composantes du climat (impact des hivers rigoureux sur la survie hivernale et sur le niveau d'inoculum primaire en début de saison). On peut aussi ajouter qu'il existe de la diversité génétique et phénotypique chez *P. ramorum* (Dodd *et al.*, 2015) et de la variabilité de la sensibilité chez les espèces-hôtes (Hayden *et al.*, 2011 ; Cobb *et al.*, 2018), ce qui va inévitablement accroître l'incertitude dans les prédictions des modèles.

Malgré cela, des conclusions assez claires se dégagent de cette étude.

### Compétence de la végétation

**Nous n'avons pas identifié de ligneux du sous-étage ayant à la fois une compétence et une fréquence régionale fortes et qui pourraient avoir le rôle épidémique que joue le laurier de Californie dans l'ouest des États-Unis ou le rhododendron (*Rhododendron ponticum*) en Grande-Bretagne (Purse *et al.*, 2013).** La présence du rhododendron en forêt française est globalement très faible. Il existe dans l'est du Languedoc (Gard) et en Corse des zones où la fréquence de chênes verts, châtaigniers, arbousiers, *Viburnum tinus* et *Rhamnus alaternus* donne à la végétation une compétence importante, mais ces zones ne possèdent pas un climat propice à *P. ramorum*. Le mélèze alpin est une autre zone à forte compétence de la végétation. Cette étude confirme les conclusions de RAPRA sur ce point : le climat de cette zone est peu propice à *P. ramorum*. **Pour le reste de la France la compétence moyenne de la végétation est modérée. Il faut toutefois relativiser ce résultat:**

- (i) Le châtaignier a été identifié comme une espèce forestière présentant un risque d'épidémie à *P. ramorum* (Denman *et al.*, 2005b, Webber *et al.*, 2017). En effet, des peuplements de châtaigniers éloignés d'autres sources d'inoculum telles que mélèzes ou rhododendrons sont atteints dans le sud de la Grande-Bretagne et dépérissent d'année en année, ce qui suggère que cette espèce pourrait avoir une compétence significative. Le châtaignier en Grande-Bretagne est relativement peu fréquent (moins de 20000 ha en 2000 ; Braden and Russell, 2001) en particulier dans les zones favorables à *P. ramorum*. A l'inverse, le châtaignier est la 4<sup>ème</sup> espèce feuillue en France pour le volume de bois vivant sur pied (5% du total français) avec plus de 700 000 hectares (IFN 2014 La forêt en chiffres et en cartes). Le châtaignier est fréquent dans des zones à climat favorable à *P. ramorum* telles que la Bretagne, le Limousin, la Montagne noire, le piémont pyrénéen, les Cévennes et l'est de l'Isère. Une sous-estimation de la compétence du châtaignier aurait des conséquences importantes sur nos conclusions. Il

s'agit probablement du risque majeur dans notre pays, mais avec un niveau d'incertitude encore élevé.

- (ii) Les cartes de compétence représentent une situation moyenne, avec des valeurs interpolées à partir des données d'échantillonnage de l'IFN. Elles ne renseignent donc pas sur un possible risque local lié à l'existence de peuplements avec forte compétence et forte vulnérabilité tels que ceux de mélèze du Japon.
- (iii) Les cartes de compétence de la végétation produites ne concernent que les peuplements forestiers. La connaissance de la fréquence des espèces végétales hors forêts est trop imparfaite pour pousser l'analyse plus en détail. En particulier, il a été identifié que la connaissance est insuffisante en ce qui concerne les haies et les milieux très anthropisés tels que les parcs et jardins, qui pourraient avoir un rôle non négligeable quand ils sont proches des forêts. Concernant le châtaignier, il faudrait également prendre en compte les données de vergers.

### **Zones à climat favorable**

**Notre étude permet d'affiner les prédictions sur les zones à climat favorable pour le développement de *P. ramorum* sur le territoire français** par rapport aux études précédentes (Fig.4). L'utilisation de données météorologiques avec une résolution spatiale plus fine que celle utilisée dans RAPRA permet une meilleure prise en compte des paramètres hydriques (précipitations, humidité relative) qui ont un rôle déterminant dans l'épidémiologie de *P. ramorum*. D'autre part, le modèle de Meentemeyer doit être adapté pour tenir compte de la période de sporulation de *P. ramorum*, différente en Europe par rapport à l'Amérique du Nord.

Ces modifications entraînent des différences notables pour les zones favorables à *P. ramorum* en France par rapport à ce qui était indiqué dans RAPRA avec le même modèle. **En plus de l'ouest de la France (Bretagne, Limousin, piémont pyrénéen) et la zone côtière le long de la Manche, de nombreuses zones de moyenne altitude apparaissent comme climatiquement favorables à *P. ramorum*, dans le sud (Montagne noire, Cévennes) et dans l'est (Vosges et Jura)**. Si les massifs montagneux de l'Est de la France ne comportent pas de végétation à forte compétence, ce n'est pas le cas de la Montagne noire et des Cévennes où la forte présence de châtaignier rend la situation problématique. Les zones où le mélèze est planté en France selon l'enquête « plantations » du DSF sont globalement des zones à climat favorable à *P. ramorum*. La zone méditerranéenne apparaît comme peu favorable au développement de *P. ramorum*, contrairement à ce que pouvait laisser penser des projections grossières de « climate matching » avec la Californie (Sansford *et al.*, 2009).

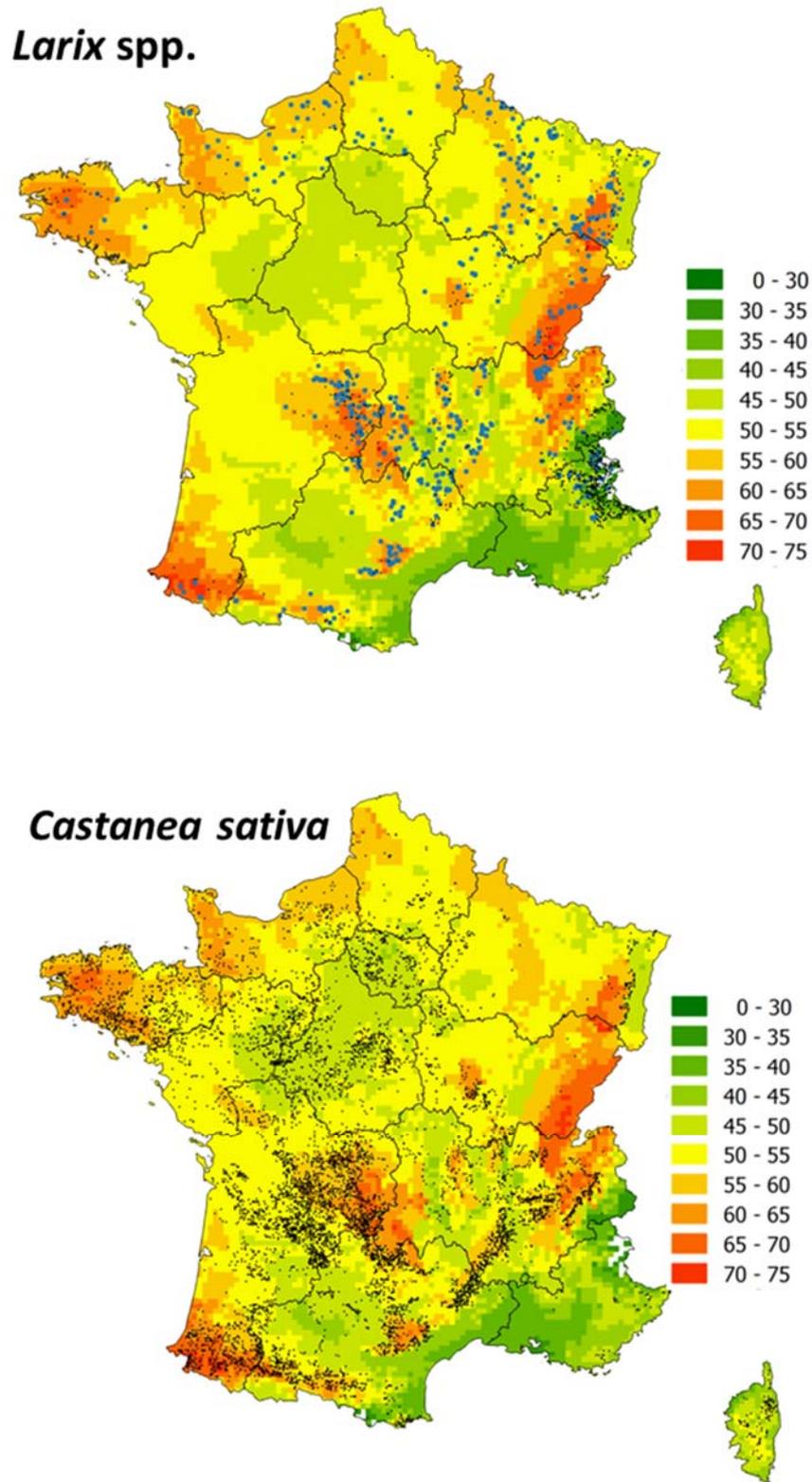


Figure 4 : Localisation de *Larix spp* et *Castanea sativa* (points noirs = données IFN, 2005-2016) sur la carte de risque climatique. Les carrés bleus pour la carte « *Larix spp.* » représentent les localisations des placettes mélèzes dans les enquêtes « plantations » DSF (2006-17).

## Synthèse : quel scénario de passage à une situation épidémique ?

L'analyse des épidémies récentes causées par *P. ramorum* aux États-Unis et en Europe (Royaume Uni et Irlande) montrent un certain niveau d'imprédictibilité, liée aux introductions accidentelles et à la faculté d'adaptation de ce pathogène à de très nombreux hôtes et environnements. Toutefois, des caractéristiques communes permettent d'élaborer un « **scénario le plus plausible** » conduisant à ces situations épidémiques, avec 3 grandes étapes :

- (1) Introduction et transport accidentel de *P. ramorum* via le commerce des plants, notamment rhododendrons et autres espèces ornementales ;
- (2) Multiplication dans les environnements semi-naturels ou naturels, notamment forêts, sur des hôtes hautement compétents, comme le laurier de Californie ou *Rhododendron ponticum* ;
- (3) Épidémies sur arbres forestiers, dont l'expansion est conditionnée par la présence d'hôtes sensibles (fortes vulnérabilité et compétence) et de conditions climatiques favorables.

Ce scénario est conforté par un certain nombre d'études génétiques et épidémiologiques (Xu *et al.*, 2009 ; Chadfield and Pautasso, 2012 ; Croucher *et al.*, 2013 ; O'Hanlon, 2016).

On peut émettre l'hypothèse que l'apparition (détection) successive et de plus en plus fréquente de *P. ramorum*, d'abord sur plantes ornementales en pépinières, puis sur arbustes (apparentés à des espèces ou variétés ornementales) en forêt et enfin sur arbres forestiers, correspond à une augmentation et une diversification progressive de sa population, s'affranchissant de plus en plus d'environnements anthropisés favorables à son établissement et à sa multiplication. Cette dynamique s'accompagnant d'une phase de latence plus ou moins longue (« lag phase ») entre la présence en environnement contrôlé (jardins par exemple) et l'échappement en milieu naturel est typique de nombreuses espèces exotiques envahissantes, plantes par exemple (Sakai *et al.* 2001). Un point important de cette dynamique est que l'expansion spatiale observée en milieu naturel peut être très rapide après les premières mentions dans cet environnement, affectant fortement les chances de succès de l'éradication (Hansen *et al.*, 2008 ; Harwood *et al.*, 2009 ; Parnell *et al.*, 2010 ; Cunniffe *et al.* 2016). Plusieurs raisons expliquent la vitesse de l'épidémie: introductions multiples, conséquence de la dynamique démographique de l'espèce (démarrage exponentiel), sous-échantillonnage (pas de surveillance systématique avant les premières mentions qui ne sont que la pointe émergée de l'iceberg, d'autres petits foyers pouvant passer inaperçus) (Filipe *et al.*, 2012), augmentation des événements de dispersion à longue distance avec la taille des populations (Croucher *et al.*, 2013), phénomènes adaptatifs chez l'espèce envahissante au cours du temps (Sakai *et al.*, 2001 ; Croucher *et al.*, 2013 ; Robin *et al.*, 2017), très forte sensibilité des hôtes naïfs, c'est-à-dire jamais confrontés auparavant avec le pathogène (Garbelotto and Hayden, 2012). Pour illustrer cette rapidité d'expansion, on peut citer le cas de l'Ecosse, où un premier foyer de *P. ramorum* a été observé sur Mélèzes en Novembre 2010, lors des missions de surveillance faisant suite à la découverte en Angleterre. Après deux automnes et hivers jugés favorables (pluvieux et doux) dans une zone où les peuplements de mélèzes sont étendus, 5000 à 6000 ha étaient infectés en 2013 (site internet de la Forestry Commission Scotland).

On peut constater que les foyers en plantations de mélèzes de la région de Sizun en Bretagne (Finistère) semblent bien correspondre à ce scénario général (Fig. 5). En effet, ils sont situés dans une zone à haut risque, qui combine à la fois une grosse densité de pépinières de production de Rhododendrons avec mentions anciennes de détection de *P. ramorum* (chaque année depuis 2002), la plus forte densité de Rhododendrons en forêt française (même si son abondance reste relativement faible), des détections de *P. ramorum* sur Rhododendron en milieu forestier (dès 2007, Finistère et Morbihan, base de données DSF, bien que cette présence n'ait pas été confirmée par prélèvements ultérieurs dans la même zone), un climat favorable et la présence de Mélèzes du Japon. La zone de fort risque dans les alpes correspond à la présence d'hôtes

particulièrement compétents (mélèzes, châtaigniers) et doit être fortement relativisé car le climat y est peu favorable à *P. ramorum*.

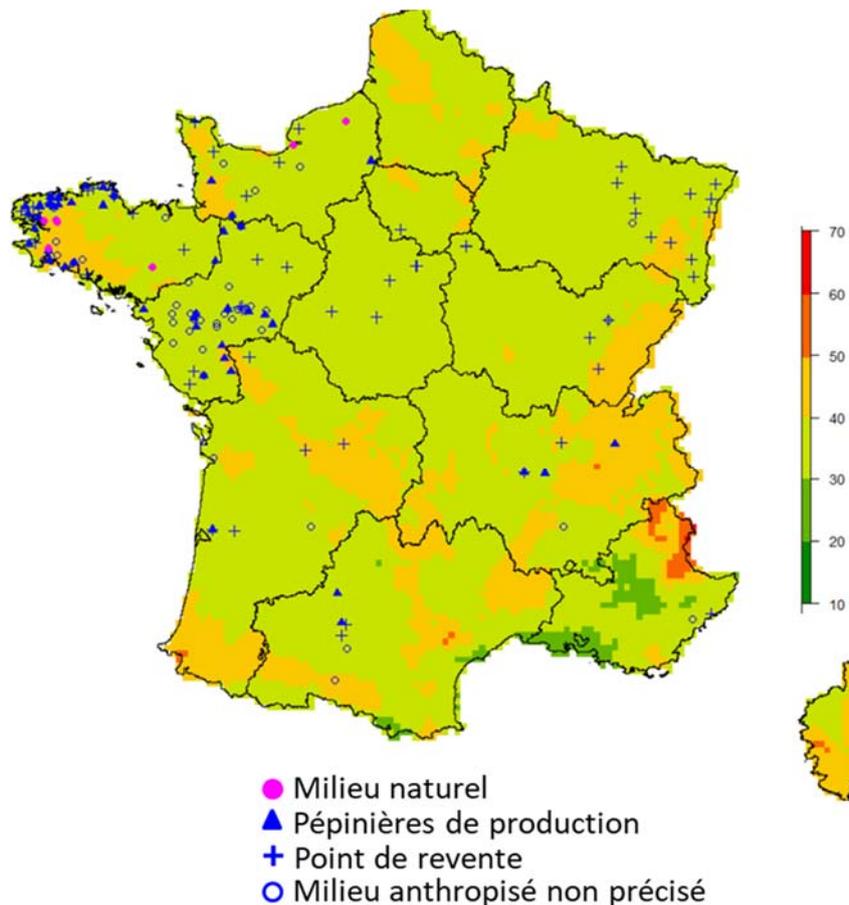


Figure 5 : Localisation des points de présence identifiés de *P. ramorum* en France sur la carte de risque de *P. ramorum* intégrant variables climatiques et compétence (carte construite avec le quantile 95% de la carte de compétence).

## Recommandations

### Recommandations pratiques

#### Éradication

Selon le scénario précédemment exposé, la gestion du « foyer breton » revêt une importance primordiale. Grâce à l'expérience britannique, la surveillance du DSF exercée depuis plusieurs années peut laisser espérer qu'un des premiers foyers en milieu forestier a été détecté, dans une phase de progression encore lente de la maladie. De plus, compte-tenu de l'abondance encore relativement faible du rhododendron en forêt, les relais épidémiques sont limités. On peut donc, contrairement au cas britannique, se placer dans une perspective d'éradication, avec élimination non seulement des mélèzes mais également des rhododendrons « sauvages » dans la zone affectée. Le statut d'espèce exotique envahissante de *R. ponticum* en Bretagne et son rôle épidémique pour *P. ramorum* justifient que des mesures d'élimination de cette espèce en forêt soient prises, avant qu'elle atteigne des niveaux de populations comparables à ceux du Royaume

Uni. Les procédures d'éradication doivent être accompagnées de mesures d'hygiène afin de limiter la dissémination de *P. ramorum* par les outils, véhicules, personnel technique et contrôleurs. La dissémination de *P. ramorum* par grumes issues d'arbres infectés est peu probable. En effet, Davidson *et al.*, (2005, 2008) montrent que l'on n'observe pas de sporulation de *P. ramorum* à partir d'écorce intacte de *Quercus sp* et de *Notholithocarpus densiflorus*. On n'observe de sporulation pour *N. densiflorus* que sur de l'écorce de tiges de petit diamètre (<5 cm, chlamydospores et sporanges) ou de tiges de gros diamètre blessées (chlamydospores uniquement et quand le liber est exposé). Sur cette base, les Britanniques ne prennent pas de précautions particulières durant le transport de grumes de mélèzes infectées, mais traitent celles-ci séparément dans des scieries « homologuées » où les grumes sont écorcées et l'écorce compostée (site de la Forestry Commission).

En accompagnement des mesures d'éradication, il est souhaitable de développer des campagnes d'information auprès du public, propriétaires forestiers et professionnels, comme cela a été fait aux Pays-Bas par exemple (de Gruyter and Steegs, 2006). Alexander and Lee (2010) insistent également sur l'importance des campagnes d'information / mobilisation de tous les acteurs en Californie.

### Surveillance en forêt

Au-delà du foyer, une surveillance très fine de la zone **Bretagne** sur mélèzes, rhododendrons et châtaigniers est très fortement recommandée. Par ordre de priorité, l'intensité de la surveillance devrait ensuite porter sur les régions **Normandie et Limousin**. La première combine plantations de mélèzes, climat et compétence relativement favorables (Fig. 25) et détection de *P. ramorum* en pépinières et pour la première fois en milieu naturel sur rhododendron en 2007 (Calvados) puis de nouveau en 2014 (Seine Maritime) (N. Schenck, Bilan LNPV-MAF, 2007 ; détections non confirmées par prélèvements ultérieurs dans les mêmes zones). Le Limousin est fortement concerné par les plantations de mélèzes, notamment *L. kaempferi*, et présente également un climat et une compétence plutôt favorables. Plus généralement, l'ensemble des plantations de mélèzes (quelle que soit l'espèce) dans les zones à climat favorable à *P. ramorum* doivent faire l'objet d'une attention particulière et **tout soupçon sur châtaignier** doit faire l'objet d'une recherche de *P. ramorum*. L'utilisation des tests immunologiques rapides de terrain (test « LFD » Pocket Diagnostic ® marque déposée de Abingdon Health, UK), spécifiques au niveau du genre (*Phytophthora*) et applicables sur feuilles ou rameaux est particulièrement intéressante dans cette optique car elle permet de mieux cibler les échantillons à envoyer au laboratoire pour validation et identification de l'espèce.

### Surveillance en pépinières

Le rôle du commerce des plants depuis et entre pépinières dans la diffusion des agents pathogènes de plantes, notamment du genre *Phytophthora* et particulièrement *P. ramorum* est maintenant très bien établi (Jung *et al.*, 2016 ; Liebhold *et al.*, 2012 ; Migliorini *et al.*, 2015). Ceci concerne non seulement les plants forestiers mais également et parfois plus encore les plantes ornementales, comme l'illustre bien le cas de *P. ramorum*. La question se pose d'une évolution de la réglementation visant à interdire l'importation de certaines espèces présentant un rapport risque/bénéfice trop élevé (<https://www.iufro.org/science/divisions/division-7/70000/publications/montesclaros-declaration/>). Ainsi, *Notholithocarpus densiflorus* et *Umbellularia californica* sont au catalogue de pépinières françaises.

**Les contrôles des pépinières, jardinerie, parcs et jardins**, en particulier dans les zones à climat et environnement favorables à *P. ramorum* revêtent une importance primordiale et doivent être améliorés. En amont, de bonnes pratiques visant à limiter les risques de contamination du matériel végétal et des substrats par *P. ramorum* doivent être promues en pépinières, en évitant le recours à des traitements fongicides qui ne font que masquer les symptômes. Différents types d'approches sont possibles, soit en suivant une approche traditionnelle (méthode réactive basée sur des inspections des points de contrôle et du matériel produit) soit par une approche système (méthode

proactive basée sur la mise en place de procédures et d'audits et la prévention, Parke and Grunwald, 2012).

De nombreuses études ont mis en évidence la diversité des communautés de *Phytophthora* spp. en pépinières et les principaux points de contrôle où doivent être effectués des prélèvements sont désormais connus : en fait toute la chaîne de production et tous les intrants sont concernés (Parke and Grunwald, 2012). Il semble indispensable de tester non seulement des plants présentant des nécroses foliaires mais également des plants asymptomatiques, puisque *P. ramorum* peut causer des infections latentes (Migliorini *et al.*, 2015). La liste des espèces à surveiller doit être mise à jour régulièrement en fonction des connaissances sur les espèces sensibles. Suite aux détections positives, il est impératif d'appliquer une éradication stricte des foyers dans ces sites et de vérifier l'efficacité des mesures.

**La surveillance des pépinières, jardineries et milieux non forestiers doit être réalisée selon un plan d'échantillonnage et de collecte des données performants.** Des données de surveillance (présence et absence) de qualité (géoréférencées, validées, incorporées dans des bases de données construites dans les règles de l'art) sont nécessaires à tout travail d'épidémiologie. Une base de données répondant à ces critères existe pour les observations en forêt dépendant du DSF. Par contre, les données concernant la surveillance en pépinières ont été plus difficiles à obtenir et ne répondent pas aux critères exposés ci-dessus, alors qu'il s'agit d'un domaine crucial concernant la surveillance et donc la gestion des pathogènes forestiers. Enfin, il reste tous les espaces privés (parcs, jardins) ou hors forêts (espaces non boisés, arbres d'alignement, haies, vergers...) qui peuvent constituer des relais à l'infection des arbres forestiers pour lesquels les données sont extrêmement partielles ou inexistantes.

### Reboisements en zones à risque

Les plantations de mélèzes, en particulier mélèzes hybrides, sont en plein essor actuellement. Même s'il n'est pas complètement démontré que la sensibilité des mélèzes européens et hybrides (en particulier pour les variétés commercialisées) soit aussi élevée que celle du mélèze du Japon, il convient d'être prudent et de prendre plus que jamais en compte le risque associé à *P. ramorum*, notamment dans les zones identifiées comme climatiquement favorables. Dans l'état des connaissances, créer dans ces zones de grandes surfaces d'hôtes dont la sensibilité est avérée, apparait risqué.

D'une façon générale, notre typologie pour la sensibilité des espèces est cohérente avec les recommandations de la Forestry Commission en matière de plantations en zones à risque. Ainsi, parmi les 13 espèces réglementées en France que nous avons estimées à vulnérabilité et/ou compétence modérée à forte, 10 sont considérées « à risque », voire à éviter (pour les 3 espèces de Mélèzes), les 3 autres n'étant pas ou peu plantées en Grande Bretagne.

### Manques de connaissances - Questions de recherche

Le niveau de sensibilité des **mélèzes européens et hybrides**, en particulier des variétés commercialisées (Matériel Forestier de Reproduction =MFR), des parents utilisés en vergers à graines, voire d'autre matériel inclus dans le programme de création variétale, n'est pas caractérisé. Il serait hautement souhaitable que la sensibilité de ce matériel puisse être évaluée, en conditions de confinement et/ou dans le cadre d'une collaboration avec la Grande Bretagne en conditions d'inoculum naturel de *P. ramorum*.

Concernant la sensibilité des espèces, la plus grande inconnue concerne le **châtaignier** dont il reste à préciser à la fois le niveau de compétence (aptitude à favoriser la sporulation de *P. ramorum*) et la vulnérabilité (développement d'infections multiples, passage feuilles-rameaux, etc., conduisant potentiellement au dépérissement), suite aux observations en Grande Bretagne Webber *et al.* (2017).

Enfin, plusieurs questions subsistent concernant l'**épidémiologie de *P. ramorum* en milieu naturel**. En particulier, des études complémentaires semblent requises pour mieux connaître la capacité de latence et de survie de l'oomycète dans l'environnement (en particulier la litière) notamment d'une saison à l'autre, l'effet des températures hivernales, les ligneux réservoirs éventuels et la dynamique spatio-temporelle de l'inoculum, y compris la propagation verticale vers les houppiers des arbres, la dispersion à « longue distance », etc... La présence de *P. ramorum* devra être recherchée dans tous les compartiments de l'écosystème dans la zone affectée en Bretagne. L'étude génétique des isolats disponibles (et éventuellement d'autres qui seraient obtenus), avec reséquençage de larges régions du génome (pour lequel est déjà disponible une version absence de données, Tyler *et al.*, 2006) pourrait permettre de reconstruire l'histoire de l'invasion, en particulier de tester le scénario de passage des pépinières à des hôtes sauvages puis aux mélèzes.

#### 4. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS DE L'AGENCE

L'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail endosse les conclusions du GT et du CES et recommande que :

- (i) Une surveillance intensive soit conduite en forêt en priorité en Bretagne pour mettre en évidence les éventuels nouveaux foyers de *P. ramorum* puis dans d'autres régions climatiquement favorables au développement de l'oomycète (Normandie, Limousin, etc.) où des densités importantes d'espèces vulnérable et compétentes sont plantées (notamment mélèzes et châtaigniers) ;
- (ii) Qu'en cas de détection de *P. ramorum* en forêt, des mesures d'éradication soient prises vis-à-vis des espèces forestières infectées y compris de sous étage telles que *Rhododendron ponticum* ;
- (iii) Le contrôle des pépinières ornementales et des jardinerie soit intensifié afin de prévenir toute nouvelle introduction de *P. ramorum* à partir d'espèces hôtes ornementales en France et dans l'Union Européenne ;
- (iv) Un contrôle des pépinières forestières situées en priorité à proximité de zones forestières ou de pépinières infectées par *P. ramorum* soit mis en place pour s'assurer de la qualité phytosanitaire du matériel de plantation surtout pour les espèces du genre *Larix* et *Castanea* ;
- (v) Dans les zones climatiquement favorables au développement de *P. ramorum*, la plantation des trois espèces de mélèze soit évitée,
- (vi) Une communication vis-à-vis des propriétaires de parcs et jardins soit mise en place afin de les sensibiliser au risque d'introduction non contrôlée de matériel végétal hôte de *P. ramorum* destiné à la plantation en provenance de zones infectées par l'oomycète (Bretagne et Grande Bretagne),
- (vii) Des travaux de recherche soient mis en place pour, d'une part, combler les incertitudes notamment sur le rôle épidémique du châtaignier et, d'autre part, pour évaluer la sensibilité au changement climatique de l'évolution de la pathogénicité de *P. ramorum*.

Dr Roger Genet

**MOTS-CLÉS**

*Phytophthora ramorum*, mélèze, *Larix*, sensibilité, zonage de risque, pépinières, France  
*Phytophthora ramorum*, Larch, *Larix*, susceptibility, risk mapping, nursery, France

---

## **Saisine relative aux espèces hôtes dans le cadre de la lutte contre *Phytophthora ramorum***

---

**Saisine « 2017-SA-0259 PHYRAM »**

### **RAPPORT d'expertise collective**

**« Comité d'experts spécialisé Risques Biologiques pour la Santé des Végétaux »**

**« Groupe de travail *Phytophthora ramorum* »**

**Novembre 2018**

## Mots clés

---

*Phytophthora ramorum*, mélèze, *Larix*, sensibilité, zonage de risque, pépinières, France

*Phytophthora ramorum*, Larch, *Larix*, susceptibility, risk mapping, nursery, France

## Présentation des intervenants

**PRÉAMBULE :** Les experts membres de comités d'experts spécialisés, de groupes de travail ou désignés rapporteurs sont tous nommés à titre personnel, *intuitu personae*, et ne représentent pas leur organisme d'appartenance.

### GROUPE DE TRAVAIL

---

#### Présidente

Mme Marie-Laure DESPREZ LOUSTAU – Directrice de recherche INRA Bordeaux, écologie des maladies d'arbres forestiers

#### Membres

Mme Cécile ROBIN – Directrice de recherche INRA Bordeaux, écologie des maladies d'arbres forestiers

M. Renaud IOOS – Chef d'unité Anses, mycologie et détection moléculaire

M. Benoit MARÇAIS – Directeur de recherche INRA Nancy, épidémiologie des maladies d'arbres forestiers

M. Marco PAUTASSO – Coordinateur scientifique EFSA, pathologie forestière

.....

### COMITÉ D'EXPERTS SPÉCIALISÉ

---

Les travaux, objets du présent rapport ont été suivis et adoptés par le CES suivant :

- CES Risques Biologiques pour la santé des végétaux

#### Président

M. Thomas LE BOURGEOIS – Directeur de recherche, CIRAD, Malherbologie

#### Membres

Mme Marie-Hélène BALESDENT – Directrice de recherche, INRA, Mycologie

Mme Françoise BINET – Directrice de recherche, CNRS, Ecologie fonctionnelle

M. Antonio BIONDI – Chercheur, Université de Catane, Entomologiste

M. Philippe CASTAGNONE – Directeur de recherche, INRA, Nématologie

M. Christophe CLEMENT – Professeur, Université de Reims, Biologie et Physiologie végétale

Mme Péninna DEBERDT – Chargée de recherche, CIRAD, Phytopathologie

M. Nicolas DESNEUX – Directeur de recherche, INRA, Écotoxicologie

Mme DESPREZ LOUSTAU – Directrice de recherche, INRA, Mycologie

M. Abraham ESCOBAR-GUTIERREZ – Directeur de recherche, INRA, Agronomie

M. Laurent GENTZBITTEL – Professeur, ENSAT, Génétique de l'interaction plante microorganisme

M. Hervé JACTEL – Directeur de recherche, INRA, entomologiste forestier

M. David MAKOWSKI – Directeur de recherche, INRA, Agronomie

M. Arnaud MONTY – Professeur, Université de Liège, Écologie des plantes envahissantes

Mme Maria NAVAJAS – Directrice de recherche, INRA, Acarologie  
M. Xavier NESME – Ingénieur de recherche, INRA, Bactériologie  
M. Stéphan STEYER – Attaché scientifique, CRA-W, Virologie  
M. Éric VERDIN – Ingénieur de recherche, INRA, Virologie  
M. François VERHEGGEN – Professeur, Université de Liège, Entomologie  
M. Thierry WETZEL – DLR Rheinpfalz, Institute of Plant Protection, Virologie  
.....

---

## **PARTICIPATION ANSES**

### **Coordination scientifique**

Mme Pauline de JERPHANION – Chargée de projet – Anses  
M. Xavier TASSUS – Coordinateur scientifique d'expertise – Anses

---

## **CONTRIBUTIONS EXTÉRIEURES AUX COLLECTIFS**

Programme d'amélioration génétique du Mélèze ; M. Luc PAQUES – Directeur de recherche – INRA  
Sensibilité du Douglas à *Phytophthora ramorum* ; M. Matteo GARBELOTTO – Adjunct-Professor – Université de Californie  
Épidémie de *Phytophthora ramorum* en Grande-Bretagne sur mélèzes et chataigniers ; Mme Joan WEBBER – researcher – Forestry Commission  
Épidémie de *Phytophthora ramorum* en Grande-Bretagne sur mélèzes et chataigniers ; M. Clive BRASIER – researcher – Forestry Commission  
Épidémie de *Phytophthora ramorum* en Grande-Bretagne sur mélèzes et chataigniers ; M. Mick BIDDLE – inspecteur – Forestry Commission

## SOMMAIRE

<b>Présentation des intervenants</b> .....	<b>3</b>
<b>Sigles et abréviations</b> .....	<b>7</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>7</b>
<b>Liste des figures</b> .....	<b>7</b>
1 Contexte, objet et modalités de réalisation de l'expertise.....	10
<b>1.1 Contexte</b> .....	<b>10</b>
<b>1.2 Objet de la saisine</b> .....	<b>11</b>
<b>1.3 Modalités de traitement : moyens mis en œuvre et organisation</b> .....	<b>11</b>
<b>1.4 Prévention des risques de conflits d'intérêts.</b> .....	<b>12</b>
2 Présentation de l'agent pathogène .....	13
<b>2.1 Description</b> .....	<b>13</b>
<b>2.2 Diversité génétique et phénotypique</b> .....	<b>15</b>
<b>2.3 Cycle infectieux - Mise en évidence de différents types d'hôtes</b> .....	<b>16</b>
<b>2.4 Dispersion naturelle</b> .....	<b>18</b>
3 Typologie des espèces selon leur sensibilité à <i>Phytophthora ramorum</i> ...	20
<b>3.1 Définitions et terminologie utilisées dans le rapport</b> .....	<b>20</b>
<b>3.2 Liste des espèces végétales considérées</b> .....	<b>21</b>
<b>3.3 Recherche et synthèse des données sur la sensibilité des espèces</b> .....	<b>21</b>
<b>3.4 Méthodologie de classification - typologie des espèces pour la sensibilité à <i>Phytophthora ramorum</i></b> .....	<b>22</b>
<b>3.5 Résultats sur la sensibilité des espèces</b> .....	<b>25</b>
3.5.1 Incertitudes .....	25
3.5.2 Arbres.....	26
3.5.3 Arbustes .....	42
3.5.4 Espèces ornementales .....	45
4 Cartographie du risque .....	51
<b>4.1 Choix du modèle</b> .....	<b>51</b>
<b>4.2 Carte de compétence de la végétation pour <i>P. ramorum</i></b> .....	<b>52</b>
<b>4.3 Cartographie climatique : adaptation du modèle de Meentmeyer et al. (2004)</b> .....	<b>57</b>
4.3.1 Description du modèle .....	57
4.3.2 Différents climats avec présence de <i>P. ramorum</i> en écosystèmes naturels.....	58
4.3.3 Utilisation du modèle pour la France .....	61
4.3.4 Résultats .....	62
5 Facteurs anthropiques (hors effet changement climatique) favorisant l'établissement et la propagation de <i>Phytophthora ramorum</i> .....	69

6	Conclusions du groupe de travail.....	73
<b>6.1</b>	<b>Typologie de la sensibilité des espèces .....</b>	<b>73</b>
<b>6.2</b>	<b>Cartographie du risque.....</b>	<b>74</b>
<b>6.3</b>	<b>Synthèse : quel scénario de passage à une situation épidémique ?.....</b>	<b>75</b>
<b>6.4</b>	<b>Recommandations .....</b>	<b>77</b>
6.4.1	Recommandations pratiques .....	77
6.4.2	Manques de connaissances - Questions de recherche.....	79
7	Bibliographie .....	80
<b>7.1</b>	<b>Publications .....</b>	<b>80</b>
<b>7.2</b>	<b>Législation et réglementation .....</b>	<b>89</b>
	ANNEXES.....	90
	<b>Annexe 1 : Lettre de saisine .....</b>	<b>91</b>

## Sigles et abréviations

Anses : Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

DGAL : Direction Générale de l'Alimentation

DEFRA : Department for Environment, Food and Rural Affairs

DSF : Département de la Santé des Forêts

ha : hectare

IFN : Inventaire Forestier National

LFD : lateral flow immunoassay

LNPV : Laboratoire National de la Protection des Végétaux (aujourd'hui Anses Laboratoire de la Santé des Végétaux)

MAF : Ministère en charge de l'Agriculture et de la Forêt

MFR : Matériel forestier de reproduction

OEPP ; Organisation Européenne et Méditerranéenne de la protection des plantes

UE : Union Européenne

## Liste des tableaux

Tableau 1 : Synthèse et codage des données de sensibilité des espèces à <i>P. ramorum</i> dans la littérature	23
Tableau 2 : Données synthétiques de la bibliographie sur la sensibilité à <i>Phytophthora ramorum</i> des espèces d'arbres forestiers réglementées en France.	27
Tableau 3 : Données synthétiques de la bibliographie sur la sensibilité à <i>Phytophthora ramorum</i> des espèces d'arbres forestiers non réglementées en France.	29
Tableau 4 : Vulnérabilité et compétence vis-à-vis de <i>Phytophthora ramorum</i> des espèces d'arbres réglementées en France (les espèces en gras font l'objet d'un commentaire dans le texte).	31
Tableau 5 : Vulnérabilité et compétence vis-à-vis de <i>Phytophthora ramorum</i> des espèces d'arbres non réglementées en France (les espèces en gras font l'objet d'un commentaire dans le texte).	34
Tableau 6 : Compétence vis-à-vis de <i>Phytophthora ramorum</i> des espèces d'arbustes les plus fréquents en forêt française (quelques espèces peu fréquentes mais à compétence significative ont été incluses)	43
Tableau 7 : Liste des espèces ornementales hôtes de <i>P. ramorum</i> , c'est-à-dire desquelles a été isolées <i>P. ramorum</i> , incluant les espèces listées dans la Décision européenne 2002/757 CE modifiée 2007 (en gras) ainsi que dans les listes de la Canadian Food Inspection Agency (2003), OEPP (2012) et FERA (2015).	45
Tableau 8 : Score de compétence des espèces forestières	53
Tableau 9 : Scores utilisés pour les variables climatiques dans le modèle de Meentemeyer <i>et al.</i> (2004)	57

## Liste des figures

Figure 1 : Fréquence des mélèzes dans les relevés IFN (2005-16). <i>L. eurolepis</i> a été aggloméré à <i>L. kaempferi</i> car cette essence représente moins de 0.2% des relevés dans toutes les régions.	10
--	----

- Figure 2 : Évolution des ventes de plants forestiers de *Larix* spp. en France (Source Ministère DGPE/SDFCB). \_\_\_\_\_ 11
- Figure 3 : Symptômes de *Phytophthora ramorum* sur Mélèze et Rhododendron dans le Sud-Ouest de l'Angleterre (Photos ML Desprez-Loustau). à gauche : grandes lésions nécrotiques du liber sur tronc d'un mélèze dépérissant abattu, avec test *Phytophthora* positif (ligne « T » du test ; le « C » est pour « Control – test du bas ; le test du haut sur aiguilles est ici négatif ») ; à droite en haut, symptômes typiques sur aiguilles, avec coloration gris-violet, à droite en bas, pousse de rhododendron infectée avec noircissement des feuilles et rameau terminal) \_\_\_\_\_ 14
- Figure 4 : Distribution géographique de *Phytophthora ramorum* d'après la base de l'OEPP \_\_\_\_\_ 14
- Figure 5 : Chronologie approximative de l'émergence de *Phytophthora ramorum* agent de la mort subite des chênes. Les couleurs indiquent les lignées clonales : rouge = EU1 = Jaune = NA1 et vert = NA2 (Grünwald *et al.*, 2012). \_\_\_\_\_ 15
- Figure 6 : Symptômes de « Mort subite du chêne » (SOD= Sudden Oak Death) causés par *Phytophthora ramorum* en Californie. En haut et en bas à gauche: sur chênes de Californie (*Quercus agrifolia*) ; en bas au centre : sur tanoak (chêne à tan : *Notholithocarpus densiflorus*) ; en bas à droite : sur feuilles d' *Azalea* ou *Rhododendron* (In :Rizzo *et al.* 2005) \_\_\_\_\_ 17
- Figure 7 : Cycle biologique de *Phytophthora ramorum* (Source : Parke and Lucas, 2008 ; voir légende complète sur : \_\_\_\_\_ 18
- Figure 8 : Schéma conceptuel des diverses composantes de la sensibilité d'une plante à un agent pathogène, par exemple à *Phytophthora ramorum* \_\_\_\_\_ 21
- Figure 9 : Arbre de décision pour la détermination des classes de vulnérabilité des espèces d'arbres forestiers en fonction des connaissances extraites de la littérature (T = Tronc, R= Rameau, F = feuille). \_\_\_\_\_ 24
- Figure 10 : Arbre de décision pour la détermination des classes de compétence des espèces d'arbres forestiers en fonction des connaissances extraites de la littérature. \_\_\_\_\_ 25
- Figure 11 : Typologie de la sensibilité (compétence et vulnérabilité) à *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbres forestiers réglementées en France (en gras) et de quelques autres espèces non réglementées (NS = non significative). Les espèces pour lesquelles les deux composantes sont indéterminées ne sont pas incluses. Beaucoup d'incertitudes sont modérées ou fortes, lire le texte pour plus de détails. \_\_\_\_\_ 37
- Figure 12 : Carte extraite de du rapport RAPRA (2009) avec zoom sur la France, présentant les résultats de l'application du modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) pour le risque associé à *P. ramorum* en fonction du climat. \_\_\_\_\_ 52
- Figure 13 : Compétence de la végétation des peuplements forestiers (COi) pour *P. ramorum*. A. valeur moyenne B. quantile 95%. La carte est obtenue après lissage par une analyse avec un modèle hiérarchique bayésien spatial et le quantile 95% est calculé selon les paramètres de la distribution Beta qui ont été estimés (moyenne et précision). \_\_\_\_\_ 54
- Figure 14 : Carte de la présence de rhododendron en milieu naturel. A. selon les données de l'Inventaire National Forestier (2005-16), B. selon les données du Conservatoire Botanique National de Brest. La présence de *P. ramorum* rapportée par le DSF est indiquée sur cette carte. \_\_\_\_\_ 55
- Figure 15 : Analyse de la sensibilité du score de compétence de la végétation des peuplements forestiers pour *P. ramorum* aux scores de certaines espèces. Modification des scores par rapport à la carte présentée en Figure 12 pour *L. decidua* (A et B, Co=5), *C. sativa* (C et D, Co=10) et *L. periclymenum* (E et F, Co=2). Le quantile 95% est calculé selon les paramètres de la distribution Beta qui ont été estimés (moyenne et précision). \_\_\_\_\_ 56
- Figure 16: Scores mensuels du modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) en utilisant les données climatiques Chelsea (1979-2013) pour 3 zones géographiques, A. Amérique du Nord-Ouest : 3 sites en Californie et un en Oregon, B. Europe de l'Ouest : 3 sites en Grande-Bretagne (Sud

Ecosse, Pays de Galles et Cornouailles) et un site en France (Sizun, Finistère = foyer sur mélèzes), C. Vietnam : Sapa, localité où *P. ramorum* a été détecté. \_\_\_\_\_ 59

Figure 17 : Carte du risque de *P. ramorum* en fonction du climat selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) -sans humidité relative- pour la Grande-Bretagne (Données climatiques Chelsa, 1979-2013). A. Pour les mois de Décembre à Mai. B. Pour l'année entière. C. Localisation des foyers de *P. ramorum* sur Mélèzes en Grande-Bretagne en 2018 (les zones oranges claires et foncées représentent les secteurs où une quarantaine stricte n'est plus appliquée car *P. ramorum* est trop répandu). \_\_\_\_\_ 60

Figure 18 : Moyenne des températures minimales de Janvier (Données climatique Safran, 1985-2016). \_\_\_\_\_ 62

Figure 19 : Carte du risque de *P. ramorum* en fonction du climat (scores de risques  $Sc_i$ ) selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) pour la France. Les résultats du modèle sont présentés en utilisant plusieurs jeux de données climatiques (A et D, CRU Safran, 1960-90, B et E, CHELSA, 1979-2013, C et F, SAFRAN, 1979-2013) et deux périodes différentes pour le calcul (A, B et C, mois de Décembre à Mai, D, E et F, toute l'année). Pour permettre la comparaison, les calculs sont faits pour les 3 jeux de données en excluant l'Humidité relative de l'air. \_\_\_\_\_ 63

Figure 20 : Cartographie du caractère favorable du climat à *P. ramorum* selon le modèle adapté de Meentemeyer utilisant les données SAFRAN (1985-2016). A. En excluant l'humidité relative de l'air du calcul du score (carte F de la figure précédente), B. En incluant l'humidité relative de l'air, C. En incluant humidité relative de l'air et une contrainte de survie hivernale. \_\_\_\_\_ 64

Figure 21 : Risque global (climat + compétence de la végétation) pour *P. ramorum* selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière (données SAFRAN de 1985-2016 et compétence de la végétation forestière selon données IFN 2005-16). Pour la carte de référence, les scores de compétence utilisés sont donnés dans la table X2. Les 3 autres cartes sont produites en modifiant le score de compétence pour l'espèce indiquée. \_\_\_\_\_ 65

Figure 22 : Risque global (climat + compétence de la végétation) pour *P. ramorum* selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière en utilisant la carte du quantile 95 de la compétence de la végétation forestière (données SAFRAN de 1985-2016, Fig. X8b, et compétence de la végétation forestière selon données IFN 2005-16). Pour la carte de référence, les scores de compétence utilisés sont donnés dans la table X2. Les 3 autres cartes sont produites en modifiant le score de compétence pour l'espèce indiquée. \_\_\_\_\_ 66

Figure 23 : Localisation de *Larix spp* et *Castanea sativa* (points noirs = données IFN, 2005-2016) sur la carte de risque climatique obtenue avec le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière utilisant les données SAFRAN (1985-2016, Fig. 19 b). Les carrés bleus pour la carte « *Larix spp.* » représentent les localisations des placettes mélèzes dans les enquêtes « plantations » DSF (2006-17). \_\_\_\_\_ 67

Figure 24 : Localisation de *Quercus ilex* et *Fraxinus excelsior* (points noirs = données IFN, 2005-2016) sur la carte de risque climatique obtenue avec le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière utilisant les données SAFRAN (1985-2016, Fig. 19 b). \_\_\_\_\_ 68

Figure 25 : Détections de *Phytophthora ramorum* suite aux inspections officielles (données faisant l'objet d'une déclaration communautaire, fournies par la DGAL ; \* = pas de données). \_\_\_\_\_ 70

Figure 26 : Localisation des pépinières avec détection de *Phytophthora ramorum* entre 2004 et 2017 (données fournies par la DGAL) \_\_\_\_\_ 71

Figure 27 : Synthèse des détections de *Phytophthora ramorum* en République d'Irlande entre 2003 et 2015 sur différentes espèces et dans différents types d'environnement (données O'Hanlon *et al.*, 2016) \_\_\_\_\_ 72

Figure 28 : Localisation des points de présence identifiés de *P. ramorum* en France sur la carte de risque de *P. ramorum* intégrant variables climatiques et compétence (carte construite avec le quantile 95% de la carte de compétence). \_\_\_\_\_ 77

# 1 Contexte, objet et modalités de réalisation de l'expertise

## 1.1 Contexte

L'agent pathogène *Phytophthora ramorum* (« pseudo-champignon » appartenant à la classe des Oomycètes, au sein de la lignée des Stramenopiles) est connu en Europe depuis le début des années 2000 comme agent de nécroses foliaires sur plantes ornementales, principalement rhododendrons et viornes, en pépinières et espaces semi-naturels (Werres *et al.*, 2001, Appiah *et al.*, 2004, Xu *et al.*, 2009). Il est décrit à peu près à la même époque comme agent de la Sudden Oak Death en Californie (Garbelotto *et al.*, 2001, Rizzo *et al.*, 2002), où certaines espèces de chênes très sensibles présentent des chancres de troncs et meurent. La situation en Europe change brutalement en 2009, quand une épidémie de *P. ramorum* est décrite sur plantations de Mélèzes du Japon en Grande Bretagne, associée à des pertes d'aiguilles, mortalités de rameaux, chancres résineux et finalement mortalité massive des arbres (Brasier and Webber, 2010).

La saisine fait suite à la détection de *P. ramorum* pour la première fois en France sur mélèzes du Japon (*Larix kaempferi*) (dans le Finistère en mai 2017, Schenck *et al.*, 2018), qui a fait l'objet d'une notification officielle. *P. ramorum* est classé comme danger sanitaire de première catégorie pour les espèces végétales dans la réglementation française (arrêté du 15 dec. 2014), et est donc soumis à des mesures de lutte obligatoire.

Le Mélèze est une essence forestière importante en France, avec des peuplements naturels de *Larix decidua* dans les Alpes et des surfaces de plantation en forte augmentation (Fig. 1 et 2). Contrairement à la Grande Bretagne, ce sont surtout les mélèzes européens (*L. decidua*) et hybrides (*L. ×eurolepis* = *L. decidua* X *L. kaempferi*) qui constituent une essence de reboisement de première importance (cf. statistiques ventes de plants, Ministère de l'Agriculture). Le Mélèze hybride fait l'objet d'un programme d'amélioration à l'Inra d'Orléans (Lelu-Walter and Pâques, 2009) et plusieurs variétés sont disponibles au catalogue européen (<http://ec.europa.eu/forematis/>) et français (<http://agriculture.gouv.fr/fournisseurs-especes-reglementees-provenances-et-materiels-de-base-forestiers>). Il existe plusieurs vergers à graines en France.

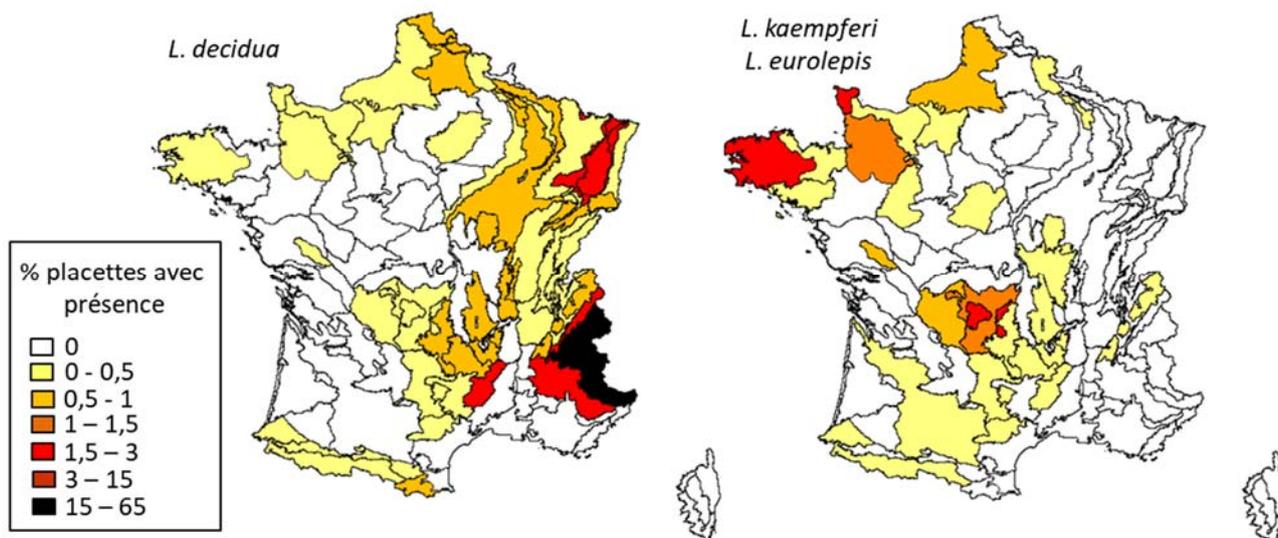
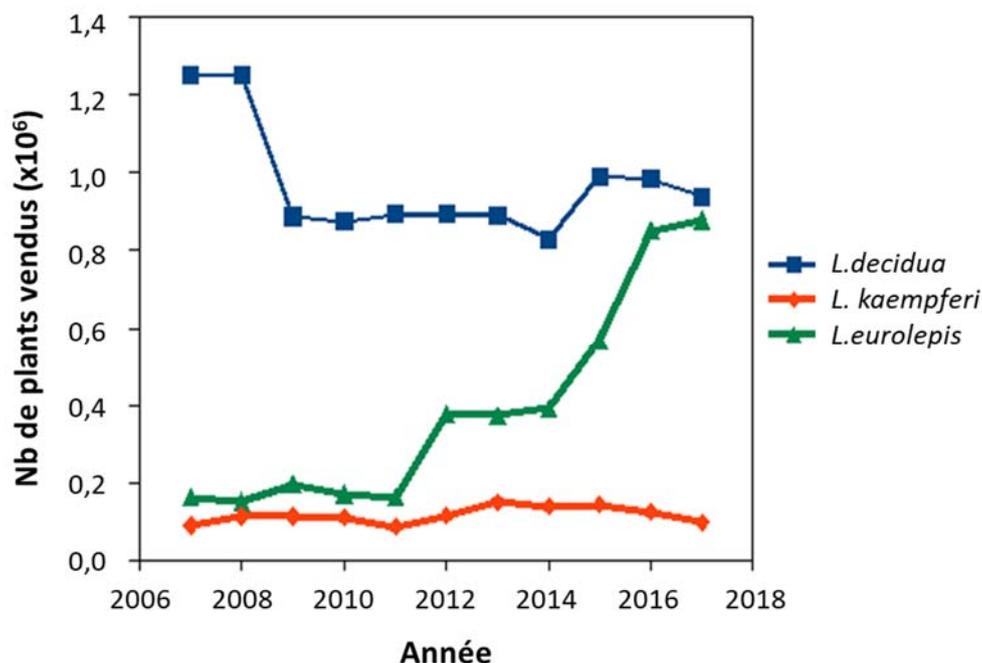


Figure 1 : Fréquence des mélèzes dans les relevés IFN (2005-16). *L. eurolepis* a été aggloméré à *L. kaempferi* car cette essence représente moins de 0.2% des relevés dans toutes les régions.



**Figure 2 : Évolution des ventes de plants forestiers de *Larix* spp. en France (Source Ministère DGPE/SDFCB).**

Compte tenu de sa large gamme d'hôtes, de nombreuses espèces forestières au-delà du Mélèze pourraient être menacées par *P. ramorum* si les conditions sont favorables à son développement.

## 1.2 Objet de la saisine

Un extrait du texte de la lettre de saisine est repris ici :

« Dans la perspective d'améliorer les stratégies de lutte contre *P. ramorum*, il est demandé d'effectuer une étude bibliographique portant sur les espèces sensibles à cet oomycète, en Europe et sous des climats similaires à ceux de la France, sans négliger les végétaux de sous-étages et notamment les espèces du genre *Rhododendron*, *Viburnum*, ou *Vaccinium* ni les autres espèces de mélèzes et mélèzes hybrides.

Cette étude visera à identifier les facteurs climatiques ou anthropiques et les cortèges floristiques propices d'une part à l'établissement et d'autre part à la propagation du pseudo-champignon. Ensuite, une typologie des espèces selon leur degré de sensibilité sera établie et le type d'hôte identifié : foliaire, terminal ou les deux. Les mécanismes biologiques ou de dynamique des populations seront succinctement évoqués ainsi que les pistes exploratoires pour la recherche. Une cartographie des zones à risque pour les essences forestières hautement et moyennement sensibles et des corridors de propagation permettra aux gestionnaires de mieux anticiper et adapter les méthodes de lutte. »

## 1.3 Modalités de traitement : moyens mis en œuvre et organisation

L'Anses a confié au groupe de travail « *Phytophthora ramorum* », rattaché au comité d'experts spécialisé « Risques Biologiques pour la Santé des Végétaux » l'instruction de cette saisine.

Les travaux d'expertise du groupe de travail ont été soumis régulièrement au CES (tant sur les aspects méthodologiques que scientifiques). Le rapport produit par le groupe de travail tient compte des observations et éléments complémentaires transmis par les membres du CES.

Ces travaux sont ainsi issus d'un collectif d'experts aux compétences complémentaires. Quelques contributions extérieures ont également été sollicitées sur des points précis, notamment

concernant la situation en Angleterre, où se sont rendus ML Desprez-Loustau, B Marçais et C Robin.

L'expertise a été réalisée dans le respect de la norme NF X 50-110 « Qualité en expertise – prescriptions générales de compétence pour une expertise (mai 2003) »

#### **1.4 Prévention des risques de conflits d'intérêts.**

L'Anses analyse les liens d'intérêts déclarés par les experts avant leur nomination et tout au long des travaux, afin d'éviter les risques de conflits d'intérêts au regard des points traités dans le cadre de l'expertise.

Les déclarations d'intérêts des experts sont publiées sur le site internet de l'agence ([www.anses.fr](http://www.anses.fr)).

## 2 Présentation de l'agent pathogène

### 2.1 Description

*Phytophthora ramorum* a été formellement décrit pour la première fois comme agent de mortalités de rameaux (« twig blight ») sur plantes ornementales, principalement Rhododendrons et Viornes, en pépinières en Allemagne et Pays-bas (Werres *et al.*, 2001). Les symptômes caractéristiques sur rhododendrons sont une coloration noire et une mortalité des extrémités des tiges et la présence de taches brunes sur les feuilles (en particulier à l'extrémité) (Fig. 3). Au sein du genre *Phytophthora*, la nouvelle espèce se caractérise morphologiquement par une abondante production de chlamydospores et la formation de sporanges allongés, ellipsoïdes, caducs, avec un court pédicelle, ressemblant à ceux de *P. palmivora*, mais de type semi-papillé. Les chlamydospores sont beaucoup plus grosses et les températures cardinales beaucoup plus basses (croissance de 2 à 26-30°C, avec un optimum autour de 20°C) que pour *P. palmivora*. Les isolats étudiés au départ étaient tous de type A1, ce qui s'est révélé être une généralité pour tous les isolats ultérieurement identifiés en Europe (cf ci-dessous). Les séquences ITS1 et ITS2 ne correspondent à aucune espèce précédemment décrite, et se rapprochent le plus de celles de *P. lateralis*, avec respectivement 3 et 8 nucléotides différents. Cette très forte proximité a été confirmée lors d'études phylogénétiques plus récentes incluant plusieurs gènes qui les placent toutes deux dans le clade 8, sous-clade 8C (Yang *et al.*, 2017).

La même année où il est formellement décrit sur Rhododendron, *P. ramorum* est identifié comme l'agent causal de la mort soudaine des chênes (« Sudden Oak Death » = SOD) qui sévissait en Californie depuis 1994 (Garbelotto *et al.*, 2001, Rizzo *et al.*, 2002). Cette maladie se caractérise par la présence de chancre suintants sur les troncs de chênes (*Notholithocarpus densiflorus*, *Quercus agrifolia*, *Q. kelloggii*, *Q. parvula* var. *shrevei*), pouvant atteindre plusieurs mètres voire dizaines de mètres de hauteur, précédant les symptômes foliaires de dépérissement.

Depuis cette double description, l'espèce a fait l'objet de multiples signalements sur les deux continents (Fig. 4). Dans la plupart des pays d'Europe, et pour l'Est des États-Unis, les mentions concernent des plants en pépinières (avec également quelques cas hors pépinières en parcs et jardins). Les mentions en forêts sont restreintes à la Californie et l'Oregon pour les États-Unis, Royaume-Uni et France pour l'Europe. Il existe quelques rares autres mentions en milieu naturel, dans le Sud-Est des États-Unis par piégeages dans des cours d'eau à proximité de pépinières infectées (Ireland *et al.*, 2013) ou dans le sol de châtaigneraies en Italie par metabarcoding confirmé deux années successives (Vannini *et al.*, 2012).



Figure 3 : Symptômes de *Phytophthora ramorum* sur Mélèze et Rhododendron dans le Sud-Ouest de l'Angleterre (Photos ML Desprez-Loustau). à gauche : grandes lésions nécrotiques du liber sur tronc d'un mélèze dépérissant abattu, avec test *Phytophthora* positif (ligne « T » du test ; le « C » est pour « Control – test du bas ; le test du haut sur aiguilles est ici négatif) ; à droite en haut, symptômes typiques sur aiguilles, avec coloration gris-violet, à droite en bas, pousse de rhododendron infectée avec noircissement des feuilles et rameau terminal)

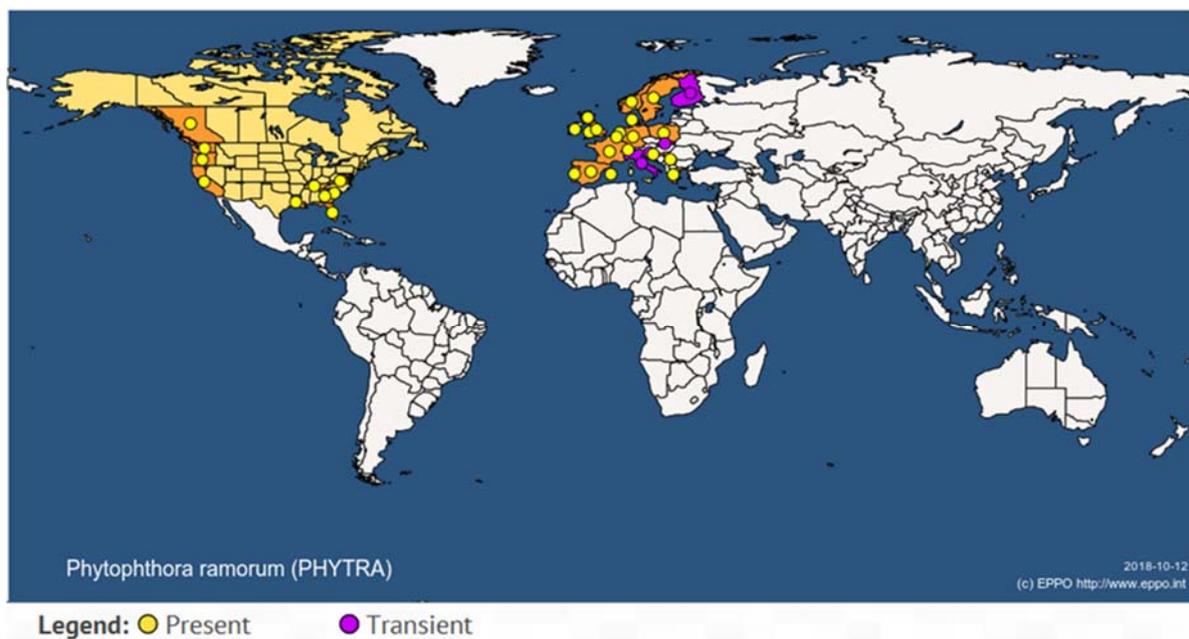


Figure 4 : Distribution géographique de *Phytophthora ramorum* d'après la base de l'OEPP

## 2.2 Diversité génétique et phénotypique

La diversité génétique des populations américaines et européennes est faible, en accord avec l'hypothèse d'un goulot d'étranglement suite à l'introduction de cette espèce exotique sur les deux continents, certainement lors d'échanges commerciaux de plantes. *P. ramorum*, présente deux types sexuels, jusqu'à présent jamais observés simultanément dans un même site. Les isolats européens appartiennent très majoritairement au type sexuel A1, à l'exception de trois isolats belges A2 (Vercauteren *et al.*, 2010). Inversement aux États-Unis, les isolats sont de type sexuel A2.

Sur chaque continent, les populations sont structurées en lignées clonales (Mascheretti *et al.*, 2008 ; Grünwald *et al.*, 2012 ; Fig.5). La lignée dominante EU1 est largement répandue en Europe depuis 1993, en milieux confinés et naturels. Les isolats français appartiennent tous à la lignée EU1. Une deuxième lignée EU2 a été mise en évidence au Sud de l'Ecosse et en Irlande du Nord sur différentes plantes en milieux naturels ou forestiers (Van Poucke *et al.*, 2012). La première lignée observée en Californie en milieux naturels est appelée NA1, puis une deuxième lignée NA2, de même type sexuel A2, est observée en pépinières sur la côte Ouest (Ivors *et al.*, 2006 ; Grünwald *et al.*, 2012). Très rapidement (2004) la lignée NA1 est retrouvée en pépinières sur la côte Est des États-Unis, et la lignée EU1 détectée en pépinières, puis en forêt (Grünwald *et al.*, 2016). La divergence ancienne des différentes lignées EU1, EU2, NA1 et NA2 suggère que les populations américaines et européennes de *P. ramorum* résultent de la reproduction clonale de populations isolées, issues d'au moins quatre événements de migration (Grünwald *et al.*, 2012). *P. ramorum* a récemment été identifié dans les zones montagneuses du nord du Vietnam et il a été suggéré que ce taxon pourrait être indigène dans cette région, riche en espèces du genre *Rhododendron* (Webber *et al.*, 2017).

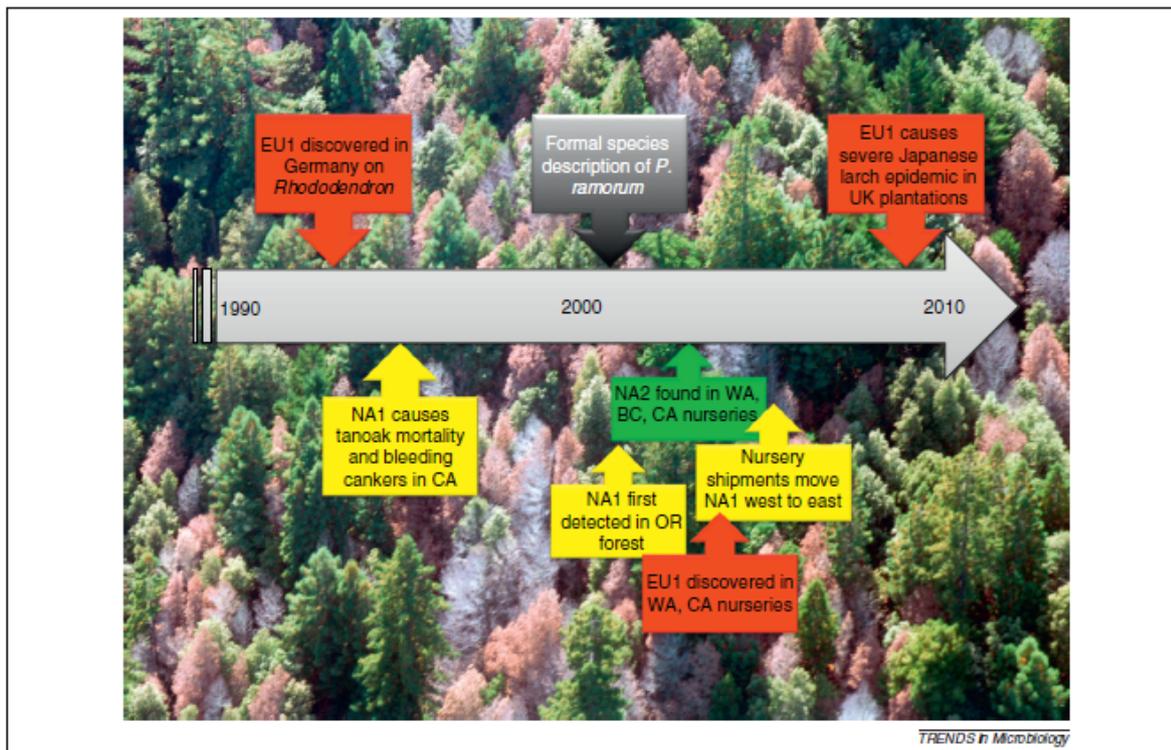


Figure 5 : Chronologie approximative de l'émergence de *Phytophthora ramorum* agent de la mort subite des chênes. Les couleurs indiquent les lignées clonales : rouge = EU1 = Jaune = NA1 et vert = NA2 (Grünwald *et al.*, 2012).

Bien que clonales et descendant d'un même individu, les lignées sont composées de plusieurs génotypes multilocus (MLG), définis à partir de marqueurs microsatellites. Au sein de la lignée EU1, un MLG (EU1MG1) est largement dominant en Suisse, Belgique, Espagne (Vercauteren *et al.*, 2010 ; Perez-Sierra *et al.*, 2011 ; Prospero *et al.*, 2013). Au Royaume-Uni, la population de *P. ramorum* est composée de deux sous-populations, une appelée « européenne » comprenant le EU1MG1, encore une fois dominant, et d'autres MLG déjà identifiés en Europe continentale, et une appelée « britannique » composée de MLG uniquement trouvés en Grande-Bretagne (Harris *et al.*, 2018). Les isolats associés à l'épidémie observée sur mélèzes au Royaume Uni (après 2009) appartiennent majoritairement à la sous-population européenne, alors que les isolats pré-épidémie (obtenus sur 26 hôtes différents en milieu naturel) appartiennent majoritairement à la sous-population britannique. Harris *et al.*, 2018 suggèrent que deux introductions successives de la lignée EU1 ont eu lieu au Royaume-Uni : la première à l'origine de la sous-population britannique et la seconde, liée aux autres populations européennes et se caractérisant par une forte dominance d'un MLG commun.

Les isolats français de mélèzes étudiés ont été assignés à la lignée EU1 (Schenck *et al.*, 2018). Parmi les deux analysés par microsatellites, l'un appartient au MLG majoritaire EU1MG1, l'autre est un génotype encore non décrit, relié au génotype majoritaire européen et mais non relié au génotype typique de la sous-population britannique (Schenck, communication personnelle).

Les différentes populations et lignées se différencient génétiquement mais également par une combinaison de traits phénotypiques (Denman *et al.*, 2005a ; Werres and Kaminski, 2005 ; Brasier *et al.*, 2006 ; Boutet *et al.*, 2009 ; Manter *et al.*, 2010 ; Vercauteren *et al.*, 2010 ; Elliott *et al.*, 2011 ; Perez-Sierra *et al.*, 2011 ; Van Poucke *et al.*, 2012 ; Eyre *et al.*, 2015 ; Franceschini *et al.*, 2014 ; Harris and Webber, 2016). Une étude récente (O'Hanlon *et al.*, 2017) permet de comparer les quatre lignées. Des différences significatives inter-lignées de taux de croissance *in vitro* à différentes températures (EU2> NA2> EU1> NA1) et d'agressivité (mesures de lésions sur feuilles détachées et blessées de Rhododendron, NA2> EU1> EU2> NA1) sont reportées. Une forte variabilité intra lignée quel que soit le trait mesuré est également observée. Concernant le pouvoir pathogène, aucune spécificité d'hôte n'est reportée chez *P. ramorum*. Cependant, Grünwald *et al.* (2008) montrent que l'hôte d'origine des isolats a un effet significatif sur leur agressivité. De même, au sein de la lignée NA1, des différences d'agressivité entre isolats obtenus sur hôtes présentant des lésions foliaires (*Umbellularia californica* et *Notholithocarpus densiflorus*) et isolats obtenus dans des lésions suintantes de troncs de *Quercus agrifolia* ont été reportées (plus forte agressivité des isolats « foliaires » que des isolats « tronc », Huberli and Garbelotto, 2012). Il a été proposé une origine épigénétique à cette variation intra lignée (Kasuga *et al.*, 2012). Au sein de la lignée EU1, les isolats de la sous population européenne (associés au mélèze et au MLG EU1MG1) se caractérisent par un plus fort taux de sporulation sur feuilles de rhododendrons et de mélèzes que les isolats de la sous-population britannique (Harris *et al.*, 2018). Si ces différences observées *in vitro* entre les deux sous populations reflètent des différences de fitness, elles pourraient expliquer la forte dominance du génotype EU1MG1 au sein de la population de *P. ramorum* et l'émergence de la maladie sur mélèze.

### 2.3 Cycle infectieux - Mise en évidence de différents types d'hôtes

*P. ramorum* est un pathogène généraliste infectant une très large gamme d'hôtes. L'épidémie en Californie en milieu naturel, dans une zone avec une grande diversité d'espèces, a montré qu'on pouvait distinguer les hôtes selon les symptômes exprimés (localisation, type et gravité) mais également selon leur rôle dans le cycle épidémiologique de l'agent pathogène.

Les symptômes peuvent se présenter sous forme de nécroses foliaires, de mortalités de rameaux ("blight"), de chancres sur troncs, avec un impact sur la plante qui peut être de modéré à létal (Rizzo *et al.*, 2005 ; Fig. 6).

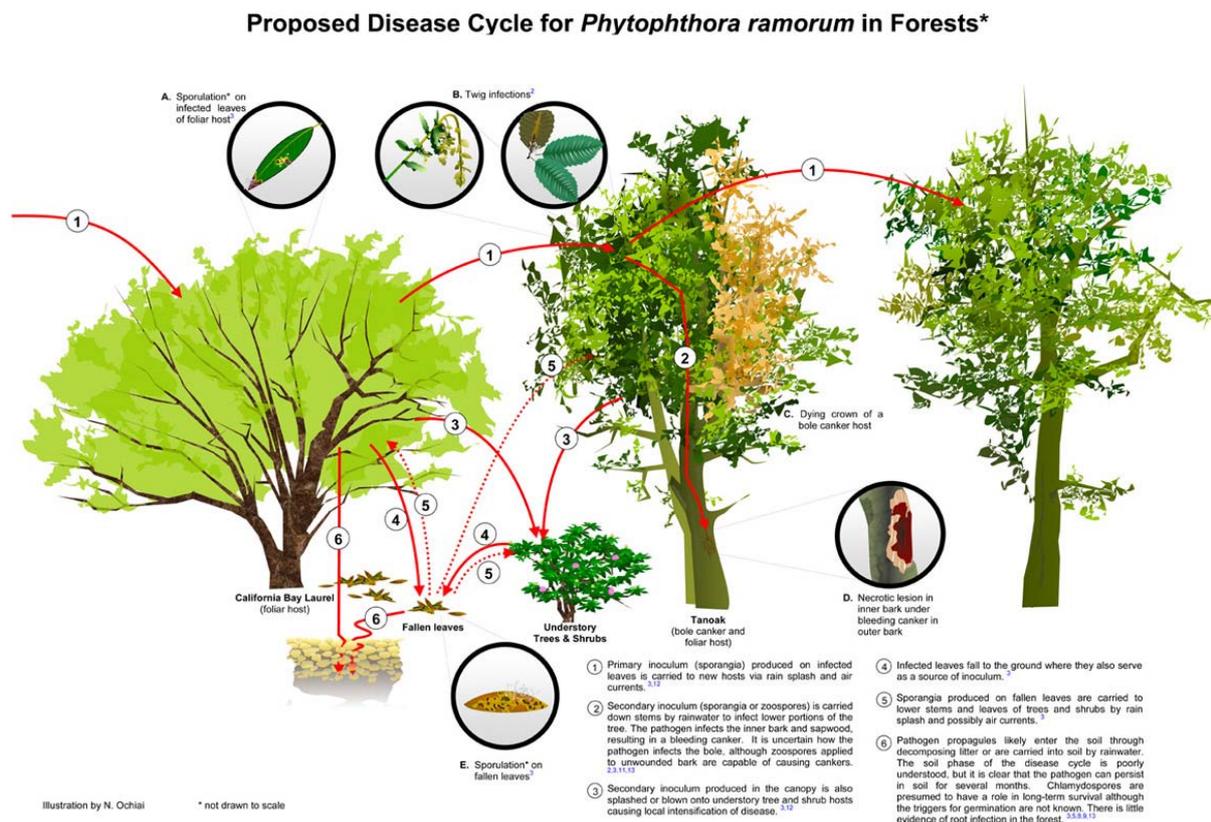


**Figure 6 : Symptômes de « Mort subite du chêne » (SOD= Sudden Oak Death) causés par *Phytophthora ramorum* en Californie. En haut et en bas à gauche: sur chênes de Californie (*Quercus agrifolia*) ; en bas au centre : sur tanoak (chêne à tan : *Notholithocarpus densiflorus*) ; en bas à droite : sur feuilles d' *Azalea* ou *Rhododendron* (In :Rizzo *et al.* 2005)**

Type de symptômes et gravité des dommages ne sont pas complètement indépendants : les infections foliaires seules, lorsqu'elles ne se prolongent pas dans les tiges et branches, ne sont généralement pas létales pour l'hôte (par exemple sur Laurier de Californie *Umbellularia californica*), à l'inverse des chancres de troncs qui peuvent s'accompagner de mortalité (Davidson *et al.*, 2005 ; Anacker *et al.*, 2008 ; Liu *et al.*, 2007). Il peut exister de plus une variation de gravité pour un type de symptôme donné, entre espèces, par exemple chez le chêne à tan (*Notholithocarpus densiflorus*) beaucoup plus sensible que les chênes (Grünwald *et al.*, 2008), ou individus d'une espèce, par exemple montrée chez *Q. agrifolia* (Conrad *et al.*, 2017).

*Phytophthora ramorum* a la particularité relativement rare parmi les *Phytophthora* affectant les espèces forestières tempérées (et jamais observée avant l'épidémie de Sudden Oak Death en Californie) de pouvoir se disperser de façon aérienne, grâce à ses sporanges (organes de reproduction asexuée contenant des zoospores). Dans le cas du Sudden Oak Death, il a été montré que cette transmission aérienne a un rôle déterminant dans la progression épidémique de la maladie en Californie (Davidson *et al.*, 2005 et 2008).

Une observation inattendue issue des études réalisées aux États-Unis sur la Sudden Oak Death, est que *P. ramorum* n'est capable de sporuler que sur certains hôtes, et qu'à l'inverse, certains hôtes par ailleurs très sensibles, comme *Quercus agrifolia*, uniquement infectés sur troncs, ne semblent pas permettre la production de sporanges (et donc la transmission/dissémination) de l'oomycète. Tous les tests destinés à mettre en évidence des sporanges dans les tissus corticaux de *Q. agrifolia* ou dans les exsudats se sont avérés négatifs tandis qu'à l'inverse de nombreux sporanges ont été dénombrés sur les feuilles infectées de Laurier de Californie (*Umbellularia californica*) (Davidson *et al.*, 2005 et 2008). Ces observations ont amené à proposer un cycle infectieux relativement complexe, avec différents types d'hôtes (Fig. 7, Parke and Lucas, 2008).



**Figure 7 : Cycle biologique de *Phytophthora ramorum* (Source : Parke and Lucas, 2008 ; voir légende complète sur :**

<http://www.apsnet.org/edcenter/intropp/lessons/fungi/oomycetes/pages/suddenoakdeath.aspx>

Certains hôtes, comme le Laurier de Californie (*U. californica*), présentant des infections foliaires et assurant la production d'inoculum secondaire (sporangies), sont qualifiés d'hôtes foliaires (à gauche sur Figure 7) sporulants, infectieux (Hüberli et Garbelotto, 2012) ou transmissifs (Garbelotto *et al.*, 2017). A l'inverse, d'autres espèces, comme *Quercus agrifolia*, présentant des chancre corticaux suintants sur les troncs (sans symptômes foliaires), sans production de spores, ne participent pas à la transmission de l'épidémie (Davidson *et al.*, 2005). Ils sont alors qualifiés d'hôtes "sans issue" ("dead-end") (Davidson *et al.*, 2005 ; Grünwald *et al.*, 2008 ; Hüberli and Garbelotto, 2012 ; Garbelotto *et al.*, 2017) ou parfois "hôtes terminaux" (Liu *et al.*, 2007 ; Brown and Allen-Diaz, 2009 ; McPherson *et al.*, 2010 ; Conrad *et al.*, 2017). Enfin certaines espèces, comme le chêne à tan (*Notholithocarpus* ou *Lithocarpus densiflorus*, au centre sur la figure) peuvent présenter les deux types de symptômes et donc produire de l'inoculum secondaire sur feuilles et présenter des chancre de troncs (Grünwald *et al.*, 2008).

## 2.4 Dispersion naturelle

Les modes de dispersion de *P. ramorum* ont été assez bien caractérisés par les travaux menés aux États-Unis et en Grande Bretagne. Le mode de dispersion principal est la dissémination par voie aérienne, par splashing avec dissémination des gouttes d'eau générées par le vent (Rizzo *et al.*, 2005). Elle a été étudiée en caractérisant le patron d'infections sur hôtes sensibles induit à partir de peuplements infectés source d'inoculum.

Cette dissémination est à distance généralement courte avec environ 50% des infections à moins de 120 m et 80% à moins de 300 m (Hansen and al., 2008 ; Webber and al., 2010), mais avec une petite proportion d'évènements de dispersion à plus forte distance (jusqu'à 2 à 4 km, Hansen and al., 2008 ; Peterson and al., 2015). Ces évènements plus éloignés pourraient résulter de dispersion par splashing durant des coups de vents ou bien être la conséquence de modes de

dispersion autres (voir plus loin). Le piégeage de spores de *P. ramorum* (pièges de type récupérateur d'eau de pluie avec feuilles hôtes pièges) a été attesté à 250 m de sources d'inoculum (Webber *et al.*, 2010), ce qui est cohérent avec la gamme de distances de dispersion citée. La distance maximale de dispersion observée dépend des années et en particulier du climat (pluviosité du printemps de l'année n-2) et de la taille de la zone contaminée; elle s'accroît avec la taille du foyer et donc avec le temps (Peterson *et al.*, 2015). Ceci est en accord avec la théorie sur les propagations d'épidémies qui stipule que de nombreuses maladies ont une vitesse de propagation qui s'accélère avec le temps (Scherm, 1996). Une autre caractéristique est que la distance de dispersion s'accroît avec la taille de l'hôte source d'inoculum : de l'ordre de la centaine de mètres à partir d'un arbre (mélèze, *Notholithocarpus*), mais seulement de l'ordre de la dizaine de mètres à partir d'un arbuste (rhododendron) d'après l'expérience des Britanniques (Brasier *et al.*, 2006).

La survie de l'inoculum (chlamydozoaires et sporanges) dans le sol (Davidson *et al.*, 2005 ; Cushman and Meentemeyer, 2008 ; Eyre *et al.*, 2013) et dans l'eau (Sutton *et al.*, 2009 ; Davidson *et al.*, 2005 ; Eyre and Garbelotto, 2015) peut contribuer à la dispersion de *P. ramorum*. Ces modes de dispersion semblent avoir une contribution très faible par rapport à la dispersion aérienne en conditions naturelles (Eyre *et al.*, 2013 ; Peterson *et al.*, 2014a). En Oregon, la distribution des foyers de *P. ramorum* par rapport aux cours d'eau n'a pas permis de mettre en évidence une dispersion efficace de *P. ramorum* par cette voie (Peterson *et al.*, 2014b). Toutefois il a été montré que *P. ramorum* est présent dans les cours d'eau présentant des foyers en amont (Davidson *et al.*, 2005 ; Sutton *et al.*, 2009 ; Ireland *et al.*, 2013 ; Croucher *et al.*, 2013) et que dans certaines conditions, après crue et ennoyage, *P. ramorum* peut infecter le feuillage de la végétation sensible des berges (Chastagner *et al.*, 2010). D'autre part, la capacité de *P. ramorum* à provoquer des infections à partir du sol a été démontrée. L'infection peut se faire du sol à la litière, puis de la litière infectée aux feuilles basses de plantes sensibles (Rhododendron dans les sites ayant subi une coupe de quarantaine ou *Umbellularia californica*), probablement via splashing (Davidson *et al.*, 2005 ; Harris, 2015). La capacité de *P. ramorum* à persister dans l'environnement est forte. Il a été montré qu'il survit dans la litière infectée des peuplements de mélèzes après éradication durant au moins 2 ans (Harris, 2015). Sa capacité à infecter une gamme d'hôtes importante, parfois à des niveaux d'infection faibles et y compris dans les racines (Fichtner *et al.*, 2011), accroît son aptitude à persister dans l'environnement.

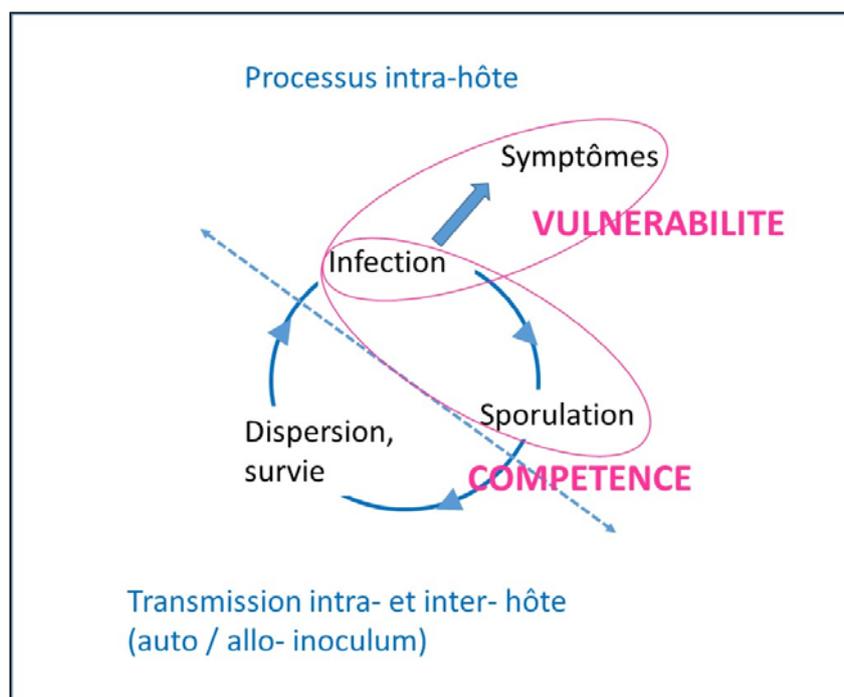
La dispersion à grande distance des *Phytophthora* en général, et de *P. ramorum* en particulier est essentiellement assurée par les activités humaines (cf infra § 5). La dispersion par mouvement de plants contaminés est bien établie et est le vecteur essentiel des mouvements entre continents ou pays (Goss *et al.*, 2009 ; Jung *et al.*, 2016 ; Migliorini *et al.*, 2015).

## 3 Typologie des espèces selon leur sensibilité à *Phytophthora ramorum*

### 3.1 Définitions et terminologie utilisées dans le rapport

Comme le montrent les observations réalisées en Californie, le concept de sensibilité à *P. ramorum* englobe différents aspects. L'existence d'hôtes « sans issue » (non sporulants, donc ne participant pas au développement épidémique) a rarement été observée en pathologie végétale à l'exception de quelques mentions pour des phytoplasmes (Alma *et al.*, 2000) ou virus (Morilla *et al.*, 2005). La terminologie d'"hôte terminal" pour qualifier ces hôtes, jusqu'à présent non utilisée en pathologie végétale, peut présenter une ambiguïté. Ce terme est parfois utilisé en parasitologie animale dans le même sens d'hôte « sans issue » mais classiquement, la notion d'hôte terminal ou définitif fait référence aux stades de développement des parasites hétéroxènes (c'est-à-dire nécessitant plusieurs hôtes successifs pour réaliser leur cycle de vie, ce qui n'est pas le cas de *P. ramorum*) : dans ce cas, les hôtes "finaux", "terminaux" ou "définitifs" sont ceux dans lesquels le parasite atteint sa maturité et effectue sa reproduction sexuée (Odening, 1976 ; Mehlhorn, 2008).

Il nous a donc semblé important de clarifier au départ la notion de sensibilité, en distinguant ce qui relève d'une part de l'aptitude d'une espèce à présenter des symptômes et des dommages, en conséquence de l'infection, d'autre part de l'aptitude à multiplier et transmettre le pathogène après avoir été infectée, donc nécessairement à permettre sa sporulation (cf Fig. 8). Pour la première composante, nous utiliserons le terme de **vulnérabilité**. Pour la deuxième composante, nous parlerons de **compétence** (Johnson *et al.*, 2013). Le concept de compétence des hôtes est très présent dans la littérature récente concernant la transmission des maladies au sein de communautés d'espèces plus ou moins diversifiées, en lien notamment avec l'hypothèse d'un effet de dilution, c'est-à-dire de diminution du risque de maladie associé à l'augmentation de la diversité des communautés (l'inverse pouvant être un effet d'amplification). Cet effet s'expliquerait par les différences de compétence entre espèces pour l'agent pathogène impliqué. Un effet de dilution a ainsi été observé dans le cas de *P. ramorum* dans une étude dans le sud de la Californie (Haas *et al.*, 2011).



### Figure 8 : Schéma conceptuel des diverses composantes de la sensibilité d'une plante à un agent pathogène, par exemple à *Phytophthora ramorum*

Vulnérabilité et compétence ne sont pas forcément corrélées. Comme vu précédemment, des espèces fortement compétentes peuvent présenter peu de symptômes donc avoir une vulnérabilité faible (cas du Laurier de Californie), et réciproquement (cas de *Quercus agrifolia*, avec mortalité et pas de sporulation). Toutefois, **la compétence interagit avec la vulnérabilité pour caractériser le risque associé à *P. ramorum* pour une espèce donnée.** En effet, à vulnérabilité équivalente, un arbre d'une espèce compétente, donc multipliant le pathogène, sera potentiellement exposé à un inoculum plus important (auto- et allo- inoculum), donc sera plus infecté et subira plus de dommages, qu'un arbre d'une espèce non compétente (exemples de *Notholithocarpus densiflorus* et *Larix kaempferi* comme espèces à la fois vulnérables et compétentes).

La compétence caractérise d'autre part non seulement la sensibilité d'une espèce donnée mais le risque épidémique posé par cette espèce vis-à-vis des autres espèces d'arbres dans son voisinage, du fait de la transmission d'inoculum.

## 3.2 Liste des espèces végétales considérées

Compte tenu du contexte et des enjeux, un soin particulier a été porté à la synthèse des informations disponibles sur la sensibilité des **espèces du genre *Larix***.

Nous avons d'autre part considéré plusieurs listes de plantes dont la sensibilité devait être caractérisée :

- les espèces d'arbres forestiers règlementées par le code forestier actualisée en juillet 2017, soit 66 espèces (site du Ministère de l'Agriculture : <http://agriculture.gouv.fr/fournisseurs-especes-reglementees-provenances-et-materiels-de-base-forestiers>) ;
- les autres espèces d'arbres forestiers présents en France ; la liste a été établie à partir des données de l'Inventaire Forestier National de 2005 à 2016 (<https://inventaire-forestier.ign.fr/>), comprenant un total de 119 espèces d'arbres (définies ici par hauteur > 8 m, hors lianes). Toutes les espèces d'arbres non prises en compte précédemment ont été retenues, soit 70, donnant un total de 136 espèces d'arbres règlementées ou pas ;
- les espèces d'accompagnement en forêt, également définies à partir des données de l'IFN. Sur les 201 espèces d'arbustes (espèces ligneuses < 8 m) trouvées dans les presque 860000 relevés effectués, nous avons retenu les espèces qui étaient présentes dans plus de 5% des relevés dans au moins une des grandes régions (Nord-Ouest, Sud-Ouest, Nord-Est, Sud-Est), soit 47 ;
- les espèces d'arbres et arbustes généralement non présentes en forêt en France (non prises en compte précédemment), mais parfois dans d'autres pays européens ou potentiellement présentes en parcs et jardins, souvent espèces ornementales exotiques, précédemment identifiées comme hôtes de *P. ramorum*.

## 3.3 Recherche et synthèse des données sur la sensibilité des espèces

Afin de compléter le fond documentaire des experts, une interrogation des bases Scopus et WoS a été réalisée en croisant "*Phytophthora ramorum*" avec "susceptibility" ou "resistance" ou "host range". De façon plus spécifique, chaque nom de genre des listes d'espèces forestières (arbres et espèces d'accompagnement les plus fréquentes) a été croisé avec *P. ramorum* dans WoS et chaque nom d'espèce dans Google Scholar. Aussi bien les articles primaires dans des revues internationales à comité de lecture, que des synthèses ("reviews"), autres publications et comptes-rendus de congrès ont été examinés. Au total, notre base de données comprend 135 références. En pratique, un beaucoup plus petit nombre contient des informations pertinentes pour répondre à la question de la sensibilité des espèces européennes (cf infra).

D'autre part, nous avons rassemblé les listes/synthèses sur la sensibilité des espèces, notamment européennes, déjà établies par plusieurs organismes:

- EPPO global database: liste des hôtes et mentions en conditions naturelles ("Reporting") ;

- Ministère de l'Agriculture britannique (DEFRA) : FERA List of natural hosts for *Phytophthora ramorum* with symptoms and location (<https://planthealthportal.defra.gov.uk/assets/uploads/P-ramorum-host-list-finalupdate-NOV-20-15.pdf>) ;
- Projet européen RAPRA (<http://rapra.csl.gov.uk>), en particulier annexes II (hôtes naturels) et III (sensibilité des espèces en conditions environnementales) du livrable sur l'évaluation du risque (Sansford *et al* 2009) ;
- Forestry Commission (<https://www.forestry.gov.uk/pramorum>) : en particulier conseils pour le choix des essences de reboisement en zone contaminée (Webber 2010, révision 2017 [https://www.forestry.gov.uk/pdf/FCReplantingRecommendationsRevised2017.pdf/\\$FILE/FCReplantingRecommendationsRevised2017.pdf](https://www.forestry.gov.uk/pdf/FCReplantingRecommendationsRevised2017.pdf/$FILE/FCReplantingRecommendationsRevised2017.pdf)) ;
- Irlande : <https://www.agriculture.gov.ie/media/migration/farmingsectors/planthealthandtrade/PPINPhytophthoraramorumFeb2012.pdf>
- CABI : <https://www.cabi.org/isc/datasheet/40991> ;
- APHIS :  
[https://www.aphis.usda.gov/plant\\_health/plant\\_pest\\_info/pram/downloads/pdf\\_files/usdaprlist.pdf](https://www.aphis.usda.gov/plant_health/plant_pest_info/pram/downloads/pdf_files/usdaprlist.pdf) ;
- Canada : <http://www.inspection.gc.ca/plants/plant-pests-invasive-species/directives/horticulture/d-01-01/appendix-1/eng/1363039571899/1363039666772>.

### 3.4 Méthodologie de classification - typologie des espèces pour la sensibilité à *Phytophthora ramorum*

Nous avons essayé d'appliquer la méthodologie proposée par le GT MER de l'ANSES (2016) avec établissement de lignes de preuves, intégration des lignes de preuves et expression du poids des preuves, concernant la sensibilité des espèces. Les lignes de preuves concernent ici les résultats de différentes études correspondant à un même critère de sensibilité, comme par exemple la fréquence d'infection en conditions naturelles, ou la sporulation en conditions contrôlées.

**À partir des données recueillies, nous avons retenu 5 critères (variables) de sensibilité caractérisés d'après la bibliographie :**

- (1) type de symptômes (organe affecté) en conditions naturelles: aucun symptôme / nécroses foliaires / nécroses et flétrissement de rameaux / chancres corticaux (même terminologie que celle adoptée dans la liste du FERA (2015) ;
- (2) fréquence des symptômes en conditions naturelles ;
- (3) sévérité de symptômes sur tissus corticaux (troncs et tiges) après inoculations contrôlées ;
- (4) sévérité de symptômes foliaires après inoculations contrôlées ;
- (5) aptitude à la production d'inoculum secondaire (chlamydozoospores et surtout sporanges).

Les experts du GT ont d'abord extrait l'information de chaque publication puis essayé de la coder en classes pour les 5 critères. Pour chaque critère, le GT a envisagé 2, 3 ou 4 classes. Par exemple, pour les infections naturelles : existence de mentions ou non (2 classes), pas de mentions / rares mentions / mentions modérément à très fréquentes (3 classes), pas de mentions / mentions rares / moyennement fréquentes / nombreuses (4 classes). Une étude de validation croisée indépendante a été réalisée par trois experts pour 16 espèces et 9 références (celles contenant le plus grand nombre d'espèces comparées). Compte-tenu de la relative pauvreté de l'information (cf infra), il ne nous a pas paru raisonnable de multiplier les classes (Tab. 1).

**Tableau 1 : Synthèse et codage des données de sensibilité des espèces à *P. ramorum* dans la littérature**

Variable de sensibilité	classes	explication
Fréquence des infections naturelles	0	jamais mentionné
	1	rare (estimé à moins de 10 mentions indépendantes = sites différents)
	2	occasionnelle à fréquente
Type de symptômes naturels	F	Foliaires (nécroses)
	R	sur Rameaux (nécroses et flétrissements)
	T	sur Troncs (nécroses corticales, chancres)
Sensibilité des tissus corticaux tiges et tronc (inoculation contrôlée avec blessure)	Nd	Pas de données
	1	Pas ou peu sensible
	2	Modérément à très sensible
Sensibilité foliaire après inoculation contrôlée (sans blessure)	Nd	Pas de données
	1	Pas ou peu sensible
	2	Modérément à très sensible
Sporulation sur feuilles*	Nd	Pas de données
	1	Sporulation non significative
	2	Sporulation significative

\*Généralement en conditions contrôlées mais quelques données en conditions naturelles

Dans la mesure du possible, des seuils ont été définis pour le passage d'une classe à l'autre, par exemple 10 mentions indépendantes pour la fréquence des infections naturelles ou plus de 100 sporanges / cm<sup>2</sup> pour les données de sporulation in vitro.

**Des arbres de décision prenant en compte les 5 critères** (hiérarchisés et utilisés de façon raisonnée et pas selon une méthode statistique) ont ensuite été utilisés pour l'estimation de la vulnérabilité et de la compétence (Fig. 9 et 10), avec une échelle de cinq classes : faible, faible à modérée, modérée, modérée à forte, ou forte. Les incertitudes ont été estimées comme faible, modérée, ou forte, selon le nombre et la cohérence des données disponibles. Une classe « indéterminée » correspond aux espèces pour lesquelles les données sont inexistantes.

L'estimation de la vulnérabilité et de la compétence de chaque espèce s'est fortement appuyée sur les observations en conditions naturelles, qui correspondent à un risque avéré de développer des symptômes et/ou de favoriser un développement épidémique. Pour les espèces peu infectées en conditions naturelles, nous avons pris en compte le fait qu'elles aient été ou non exposées à l'inoculum naturel, avant de prendre en compte les données d'inoculations artificielles. L'exposition est estimée en considérant l'abondance de l'espèce dans la zone affectée par la maladie en Californie et Oregon et surtout dans l'Ouest de la Grande Bretagne (plus d'espèces partagées avec la France). Les données de distribution pour la Grande-Bretagne sont issues du site <https://bsbi.org/>. Nous avons pris comme références *Larix kaempferi* et *L. decidua*, présents dans presque tous les quadrats avec longitude <-3°, les espèces considérées comme « peu ou pas exposées » étant celles ayant une distribution plus restreinte (absentes dans une partie des quadrats de longitude <-3°C).

**L'estimation de la vulnérabilité** prend en compte la fréquence et la gravité des infections naturelles complétées par les résultats des inoculations en conditions contrôlées, en considérant principalement les symptômes sur branches et troncs, les plus à même d'induire une mortalité par rapport à des symptômes limités à des infections foliaires. Le plus souvent, les espèces

naturellement infectées présentent également une forte sensibilité en conditions d'inoculation artificielle. Toutefois, les travaux de Harris notamment (2015) montrent pour une même espèce une très grande variance dans les variables de sensibilité après inoculation artificielle (expression de symptômes, réisolement), pouvant être liée aux isolats, à la période dans l'année (pic de sensibilité au printemps) mais aussi entre arbres voire entre aiguilles d'une même pousse, ce qui pourrait expliquer dans certains cas des divergences entre études. Quand plusieurs études donnent des résultats différents, nous avons considéré les plus fortes valeurs de sensibilité.

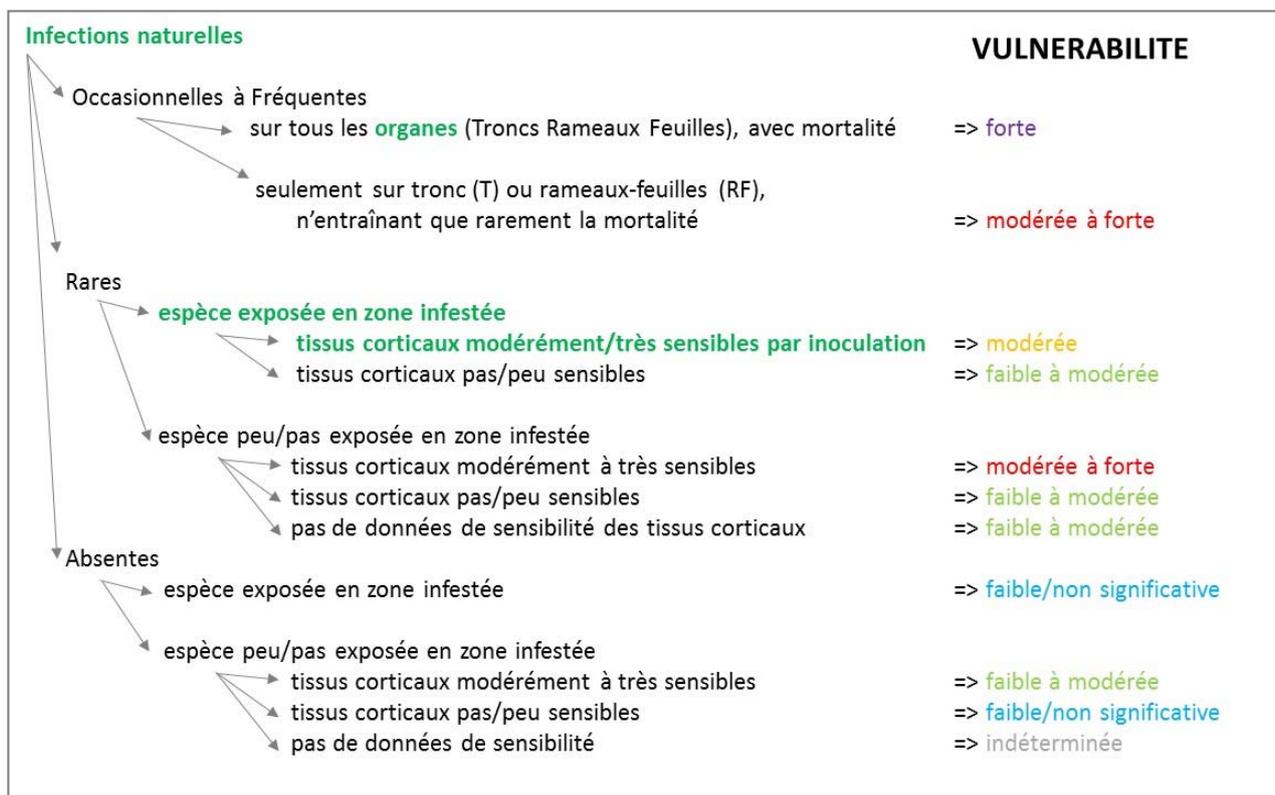


Figure 9 : Arbre de décision pour la détermination des classes de vulnérabilité des espèces d'arbres forestiers en fonction des connaissances extraites de la littérature (T = Tronc, R= Rameau, F = feuille).

L'estimation de la compétence prend d'abord en compte l'observation d'épidémies auto-entretenues en milieu naturel, c'est-à-dire non dépendantes de la présence d'un autre hôte sporulant. Deux niveaux de développement épidémique ont été distingués, en se basant sur l'ancienneté et l'extension spatiale des épidémies. En l'absence de développement épidémique, nous avons tenu compte de l'exposition puis de l'existence d'infections foliaires en conditions naturelles et enfin de données de sporulation sur feuilles, généralement obtenues après inoculations contrôlées. Une sporulation non significative correspond à une faible densité de sporanges (< 100/cm<sup>2</sup> de feuille), ou à une absence avérée de transmission en conditions naturelles. Comme pour la vulnérabilité, le taux de sporulation estimé *in vitro* s'avère très variable, même entre feuilles d'une même plante, et dépendant de l'âge des feuilles (Harris et Webber, 2016) et nous avons pris la valeur maximale en cas de données divergentes. Le critère d'infections foliaires a été utilisé pour caractériser la compétence car seuls les hôtes foliaires peuvent assurer la sporulation de *P. ramorum*, même si ce n'est pas systématique. Toutefois, il n'y a pas de corrélation entre sporulation et symptômes foliaires après inoculation artificielle : de fortes sporulations peuvent être observées sur des feuilles présentant peu de nécroses, voire asymptomatiques (Defra, 2005 ; Moralejo, 2006 ; Harris, 2015).

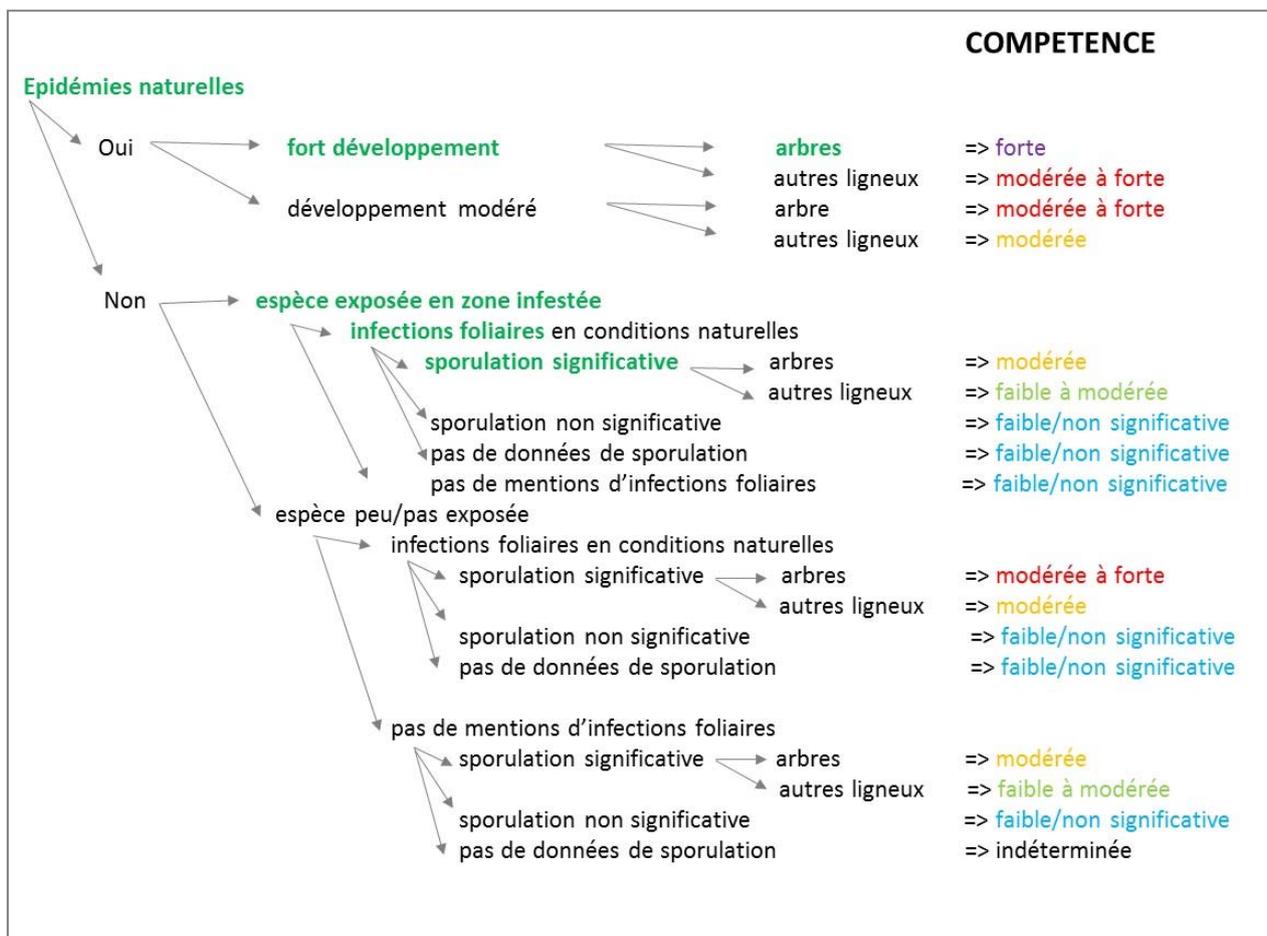


Figure 10 : Arbre de décision pour la détermination des classes de compétence des espèces d'arbres forestiers en fonction des connaissances extraites de la littérature.

Pour les espèces accompagnatrices (arbustes) en forêt, nous avons uniquement considéré leur compétence (rôle facilitateur potentiel d'épidémie via sporulation du *Phytophthora*), estimée de la même façon qu'expliqué précédemment. Toutefois, nous avons différencié le niveau de compétence en fonction de la taille des espèces, la compétence d'un arbuste étant jugée plus faible que celle d'un arbre à densité de sporulation équivalente du fait d'une transmission à plus courte distance *a priori* attendue.

Pour les autres espèces non présentes en forêt française, principalement des espèces ornementales, nous avons simplement listé toutes les espèces-hôtes, c'est-à-dire naturellement infectées et desquelles a été isolé *P. ramorum*

### 3.5 Résultats sur la sensibilité des espèces

#### 3.5.1 Incertitudes

Il nous semble important en préalable de mentionner que la plupart des résultats indiqués comportent des incertitudes modérées à fortes. En effet, les données de la littérature sont relativement peu fournies pour estimer la sensibilité des multiples espèces hôtes potentielles de *P. ramorum*. Pour l'Europe, les infections naturelles en forêt n'étant mentionnées qu'en Grande-Bretagne et Irlande, on ne dispose d'information que pour les espèces bien présentes dans cette zone. Mais même pour ces espèces, il existe peu de données synthétiques concernant la fréquence (et la sévérité) des infections naturelles. Nous nous sommes principalement basés sur les données de l'OEPP, la liste d'hôtes naturels établie par le FERA (2015) et l'article de King *et al.* (2015) avec un listing d'isolats par espèce. Les résultats des études sur la sensibilité des espèces obtenus en conditions contrôlées, comme pour tout pathogène, sont à prendre avec précaution.

Par exemple, des infections foliaires avec sporulation (très faible) ont été obtenues sur *Q. agrifolia*, pourtant considéré comme exemple d'hôte strict sur tronc (Vettraino *et al.*, 2008). De plus, les études publiées testent rarement en même temps un grand nombre d'espèces avec des témoins sensibles et des témoins résistants. Peu d'études sont en général disponibles pour une espèce donnée. Au total, moins d'une trentaine de références ont pu être utilisées en plus des informations fournies dans Sansford *et al.* (2009), dont 50% proviennent d'une seule équipe de la Forestry Commission (Joan Webber). Beaucoup de résultats acquis par l'équipe de J. Webber ne figurent que dans des rapports ou n'ont fait l'objet jusqu'à présent que de communications (par exemple Webber *et al.*, 2017, fichier ppt mis à disposition).

### 3.5.2 Arbres

Les tableaux 2 et 3 présentent les données synthétiques de la bibliographie pour les 66 espèces d'arbres réglementées et les 70 espèces non réglementées.

Le classement des espèces pour leur vulnérabilité et compétence, déduites de ces données, est présenté dans les tableaux 4 et 5 et résumé dans la figure 11.

En dehors des trois espèces de *Larix* (*Larix kaempferi*, *Larix x eurolepis*, *Larix decidua*) jugées comme fortement vulnérables et compétentes, 10 autres espèces parmi les espèces réglementées présentent une vulnérabilité et/ou une compétence modérée à forte (cf détails ci-après). Le Châtaignier : *Castanea sativa*, et trois espèces de chênes *Quercus ilex*, *Quercus cerris*, *Quercus rubra*, présentent à la fois une vulnérabilité et une compétence au moins modérée. Le hêtre (*Fagus sylvatica*), le sapin de Vancouver (*Abies grandis*), le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et l'Epicéa de Sitka (*Picea sitchensis*) ont une vulnérabilité au moins modérée, mais pas de compétence significative. A l'inverse, le frêne (*Fraxinus excelsior*), et le robinier (*Robinia pseudoacacia*), ont une compétence modérée mais une vulnérabilité faible (ou indéterminée).

Parmi les espèces d'arbres non réglementées, les espèces à vulnérabilité modérée à forte sont: *Abies procera*, *Arbutus unedo*, *Chamaecyparis lawsoniana*, *Quercus falcata*, *Taxus baccata*, *Tsuga heterophylla*. Les espèces à compétence modérée à forte sont: *Aesculus hippocastanum*, *Arbutus unedo*, *Eucalyptus viminalis*, *Ulmus procera*.

**Tableau 2 : Données synthétiques de la bibliographie sur la sensibilité à *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbres forestiers réglementées en France.**

Nom latin	Nom courant	Infection Naturelle fréquence	Exposition	Infection naturelle symptômes	Sensibilité tronc	Sensibilité feuilles	Sporulation	Références
<i>Abies alba</i> Mill.	sapin pectiné	1	1	R	nd	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015
<i>Abies bornmuelleriana</i> Mattf.C	sapin de Bornmuller	0	1		nd	nd	nd	
<i>Abies cephalonica</i> Loud.	sapin de Céphalonie	0	1		nd	nd	nd	
<i>Abies grandis</i> Lindl.	sapin de Vancouver	1	1	FRT	2	2	1	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015, King <i>et al</i> 2015
<i>Abies pinsapo</i> Boiss.	sapin pinsapo	0	1		nd	nd	nd	
<i>Acer campestre</i> L.	érable champêtre	0	2		2	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009,
<i>Acer platanoïdes</i> L.	érable plane	0	1		2	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	érable sycomore	1	2	T	1	2	1	Sansford <i>et al.</i> ; 2009, FERA 2015, King <i>et al</i> 2015, DEFRA 2004
<i>Alnus cordata</i> (Loisel.) Duby.	aulne à feuilles en cœur	0	1		nd	nd	nd	
<i>Alnus glutinosa</i> Gaertn.	aulne glutineux	0	2		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Rytönen <i>et al</i> 2012
<i>Alnus incana</i> Moench.	aulne blanc	0	1		1	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009,
<i>Betula pendula</i> Roth	bouleau verruqueux	1	2	T	1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015, King <i>et al</i> 2015, Rytönen <i>et al</i> 2012
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	bouleau pubescent	1	2	?	1	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, EFSA 2011
<i>Carpinus betulus</i> L.	charme	0	2		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009,
<i>Castanea sativa</i> Mill.	châtaignier	2	2	FRT	1	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015, King <i>et al</i> 2015, Harris & Webber 2006
<i>Cedrus atlantica</i> Carr.	cèdre de l'Atlas	0	1		nd	nd	nd	
<i>Cedrus libani</i> A.Richard	cèdre du Liban	0	1		nd	nd	nd	
<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	gommier bleu	0	1		nd	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009,
<i>Eucalyptus gunnii</i> x <i>dalrympleana</i>	eucalyptus Gundal	0	1		nd	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009,
<i>Fagus sylvatica</i> L.	hêtre	2	2	FT	2	1	1	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015, King <i>et al</i> 2015
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl.	frêne oxyphylle	0	1		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo <i>et al</i> 2009
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	frêne commun	1	2	F	1	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015, King <i>et al</i> 2015
<i>Juglans major</i> x <i>regia</i> L.	noyer hybride	0	1		nd	nd	nd	
<i>Juglans nigra</i> L.	noyer noir	0	1		2	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009

	d'Amérique							
<i>Juglans nigra x regia L.</i>	noyer hybride	0	1		nd	nd	nd	
<i>Juglans regia L.</i>	noyer royal	0	1		nd	nd	nd	
<i>Larix decidua Mill.</i>	mélèze d'Europe	2	2	FRT	2	2	2	FERA 2015, King et al 2015, Harris & Webber 2016
<i>Larix x eurolepis Henry</i>	mélèze hybride	2	2	FRT	2	2	2	FERA 2015, Harris & Webber 2016
<i>Larix kaempferi Carr.</i>	mélèze du Japon	2	2	FRT	2	2	2	FERA 2015, Harris & Webber 2016
<i>Larix sibirica Ledeb.</i>	mélèze de Sibérie	0	1		nd	nd	nd	
<i>Malus sylvestris Mill.</i>	pommier sauvage	0	2		nd	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009,
<i>Picea abies Karst.</i>	épicéa commun	0	2		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> 2009, Rytönen et al 2012
<i>Picea sitchensis Carr.</i>	épicéa de Sitka	1	2	R	2	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015
<i>Pinus brutia Ten.</i>	pin brutia	0	1		nd	nd	nd	
<i>Pinus canariensis C.Smith</i>	pin des Canaries	0	1		nd	nd	nd	
<i>Pinus cembra L.</i>	pin cembro	0	1		nd	nd	nd	
<i>Pinus contorta Loud.</i>	pin tordu	0	1		1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Pinus halepensis Mill.</i>	pin d'Alep	0	1		2	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo et al 2009
<i>Pinus leucodermis Antoine</i>	pin de Bosnie	0	1		nd	nd	nd	
<i>Pinus nigra Arn. (et sous-espèces)</i>	pin noir	0	1		1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo et al 2009
<i>Pinus pinaster Ait</i>	pin maritime	0	1		1	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo et al 2009
<i>Pinus pinea L.</i>	pin pignon , pin parasol	0	1		2	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo et al 2009
<i>Pinus radiata D.Don</i>	pin de Monterey	0	1		2	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Hübertli et al 2008
<i>Pinus sylvestris L.</i>	pin sylvestre	0	2		1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo et al 2009, Rytönen et al 2012
<i>Pinus taeda L.</i>	pin à encens	0	1		nd	nd	nd	
<i>Populus nigra L.</i>	peuplier noir	0	1		nd	nd	nd	
<i>Populus trichocarpa L.</i>	peuplier noir	0	1		1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Populus ssp.</i>	cultivars hybrides	0	1		1	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Populus tremula L.</i>	tremble	0	2		nd	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Prunus avium L.</i>	merisier	0	2		nd	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco</i>	douglas vert	2	2	FRT	2	2	1	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Ramage <i>et al.</i> , 2012, FERA 2015, Forrester <i>et al.</i> 2015, King et al 2015
<i>Quercus cerris L.</i>	chêne chevelu	2	2	FT	2	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015, King et al 2015

<i>Quercus ilex</i> L.	chêne vert	2	1	FR	2	2	2	Sansford <i>et al.</i> 2009, Denman <i>et al.</i> 2009, Moralejo <i>et al.</i> 2009, FERA 2015, King <i>et al.</i> 2015
<i>Quercus petraea</i> Liebl.	chêne sessile	1	2	T	1	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015, King <i>et al.</i> 2015
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	chêne pubescent	0	1		2	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo <i>et al.</i> 2009
<i>Quercus robur</i> L.	chêne pédonculé	1	2	T	1	1	2	Sansford <i>et al.</i> ; 2009, Rytönen <i>et al.</i> 2012, FERA 2015
<i>Quercus rubra</i> L.	chêne rouge	1	1	T	2	1	2	Sansford <i>et al.</i> 2009, Jinek <i>et al.</i> 2011, Tooley <i>et al.</i> 2011, FERA 2015, King <i>et al.</i> 2015
<i>Quercus suber</i> L.	chêne liège	0	1		2	1	nd	Sansford <i>et al.</i> ; 2009, Moralejo <i>et al.</i> 2009
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	robinier faux-acacia	0	1		nd	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Tooley <i>et al.</i> 2009, Bulajic <i>et al.</i> 2010, EFSA 2011
<i>Sorbus domestica</i> L.	cormier	0	1		nd	nd	nd	
<i>Sorbus torminalis</i> L.	alisier torminal	0	1		nd	nd	nd	
<i>Tilia cordata</i> Mill.	tilleul à petites feuilles	0	1		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop	tilleul à grandes feuilles	0	1		nd	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009

**Tableau 3 : Données synthétiques de la bibliographie sur la sensibilité à *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbres forestiers non réglementées en France.**

Nom latin	Infection naturelle fréquence	Exposition	Infection naturelle symptômes	Sensibilité tronc	Sensibilité feuilles	Sporulation	Références
<i>Abies nordmanniana</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Abies procera</i>	1	1	RT	2	2	nd	Sansford <i>et al.</i> 2009
<i>Acer monspessulanum</i>	0	1		1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> ; 2009, Moralejo <i>et al.</i> 2009
<i>Acer negundo</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Acer opalus</i> subsp. <i>opalus</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1	2	FT	1	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Ailanthus altissima</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Arbutus unedo</i>	1	1	FR	2	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Cedrus deodara</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Celtis australis</i>	0	1		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo <i>et al.</i> 2009
<i>Cercis siliquastrum</i>	0	1		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i>	1	1	RT	2	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Corylus avellana</i>	0	1		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Crataegus laevigata</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Crataegus monogyna</i>	0	1		1	1	1	Sansford <i>et al.</i> , 2009

<i>Cryptomeria japonica</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Cupressus arizonica</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Cupressus macrocarpa</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Cupressus sempervirens</i>	0	1		1	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Moralejo <i>et al.</i> 2009
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Eucalyptus robusta</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Eucalyptus viminalis</i>	0	1		1	2	2	Ireland <i>et al.</i> 2011, 2012
<i>Fraxinus ornus</i> subsp. <i>ornus</i>	0	1		nd	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Ilex aquifolium</i>	1	1	F	1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Juniperus thurifera</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Laurus nobilis</i>	1	1	F	1	1	1	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Liriodendron tulipifera</i>	0	1		1	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Morus alba</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Morus nigra</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Olea europaea</i>	0	1		1	nd	nd	Moralejo <i>et al.</i> 2009
<i>Ostrya carpinifolia</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Pinus mugo</i> subsp. <i>uncinata</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Pinus strobus</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Platanus orientalis</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Platanus x hispanica</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Populus alba</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Populus deltoides</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Populus x canadensis</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Populus x canescens</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Prunus cerasifera</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Prunus lusitanica</i>	1	1	F	1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Prunus padus</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Prunus serotina</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Quercus crenata</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Quercus falcata</i>	1	1	T	2	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Quercus palustris</i>	0	1		2	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Quercus pyrenaica</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Rhamnus cathartica</i>	1	1	F	nd	nd	nd	Ivors <i>et al.</i> 2006
<i>Salix alba</i>	0	1		1	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Salix atrocinerea</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Salix caprea</i>	1	1	F	nd	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Salix daphnoides</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Salix fragilis</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Salix pentandra</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Salix x rubens</i>	0	1		nd	nd	nd	

<i>Sequoia sempervirens</i>	1	1	FR	1	2	1	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	1	1	FR	1	nd	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Sorbus aria</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Sorbus aucuparia</i> subsp. <i>aucuparia</i>	1	1	?	1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Sorbus latifolia</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Sorbus mougeotii</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Taxodium distichum</i>	0	1		nd	1	nd	Preuett et al 2013
<i>Taxus baccata</i>	1	1	FR	2	2	1	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Defra 2004
<i>Thuja occidentalis</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Thuja plicata</i>	0	1		1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Tilia x europaea</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Tsuga heterophylla</i>	1	1	FR	2	2	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Ulmus laevis</i>	0	1		nd	nd	nd	
<i>Ulmus minor</i>	0	1		1	1	nd	Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Ulmus procera</i>	0	1		1	2	2	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Denman et al 2006

**Tableau 4 : Vulnérabilité et compétence vis-à-vis de *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbres réglementées en France (les espèces en gras font l'objet d'un commentaire dans le texte).**

Nom latin	Nom courant	Vulnérabilité	Incertitude	Compétence	Incertitude
<i>Abies alba</i> Mill.	sapin pectiné	faible à modérée	forte	indéterminée	absence de données
<i>Abies bornmuelleriana</i> Mattf.C	sapin de Bornmuller	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Abies cephalonica</i> Loud.	sapin de Céphalonie	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<b><i>Abies grandis</i> Lindl.</b>	sapin de Vancouver	modérée à forte	modérée	faible/non significative	faible
<i>Abies pinsapo</i> Boiss.	sapin pinsapo	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Acer campestre</i> L.	érable champêtre	faible/non significative	modérée	faible/non significative	modérée
<i>Acer platanoides</i> L.	érable plane	faible à modérée	forte	indéterminée	absence de données
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	érable sycomore	faible à modérée	modérée	faible/non significative	modérée
<i>Alnus cordata</i> (Loisel.) Duby.	aulne à feuilles en coeur	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Alnus glutinosa</i> Gaertn.	aulne glutineux	faible/non significative	faible	faible/non significative	faible
<i>Alnus incana</i> Moench.	aulne blanc	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Betula pendula</i> Roth	bouleau verruqueux	faible à modérée	faible	faible/non significative	faible
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	bouleau pubescent	faible à modérée	faible	faible/non	faible

				significative	
<i>Carpinus betulus L.</i>	charme	faible/non significative	faible	faible/non significative	faible
<b><i>Castanea sativa Mill.</i></b>	châtaignier	modérée à forte	modérée	modérée à forte	modérée
<i>Cedrus atlantica Carr.</i>	cèdre de l'Atlas	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Cedrus libani A.Richard</i>	cèdre du Liban	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Eucalyptus globulus Labill.</i>	gommier bleu	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Eucalyptus gunnii Hook.f et hybrides</i>	gommier à cidre	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<b><i>Fagus sylvatica L.</i></b>	hêtre	modérée à forte	faible	faible/non significative	faible
<b><i>Fraxinus angustifolia Vahl.</i></b>	frêne oxyphylle	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<b><i>Fraxinus excelsior L.</i></b>	frêne commun	faible à modérée	faible	modérée	modérée
<i>Juglans nigra L.</i>	noyer noir d'Amérique	faible à modérée	forte	indéterminée	absence de données
<i>Juglans regia L. et hybrides</i>	noyer royal	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<b><i>Larix decidua Mill.</i></b>	mélèze d'Europe	forte	modérée	forte	modérée
<b><i>Larix kaempferi Carr.</i></b>	mélèze du Japon	forte	faible	forte	faible
<i>Larix sibirica Ledeb.</i>	mélèze de Sibérie	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<b><i>Larix x eurolepis Henry</i></b>	mélèze hybride	forte	modérée	forte	modérée
<i>Malus sylvestris Mill.</i>	pommier sauvage	faible/non significative	modérée	faible/non significative	faible
<i>Picea abies Karst.</i>	épicéa commun	faible/non significative	faible	faible/non significative	faible
<b><i>Picea sitchensis Carr.</i></b>	épicéa de Sitka	modérée	faible	faible/non significative	faible
<i>Pinus brutia Ten.</i>	pin brutia	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Pinus canariensis C.Smith</i>	pin des Canaries	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Pinus cembra L.</i>	pin cembro	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Pinus contorta Loud.</i>	pin tordu	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Pinus halepensis Mill.</i>	pin d'Alep	faible à modérée	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Pinus leucodermis Antoine</i>	pin de Bosnie	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Pinus nigra Arn.</i>	pin noir	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Pinus pinaster Ait</i>	pin maritime	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Pinus pinea L.</i>	pin pignon , pin parasol	faible à modérée	modérée	indéterminée	absence de

					données
<i>Pinus radiata</i> D.Don	pin de Monterey	faible à modérée	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Pinus sylvestris</i> L.	pin sylvestre	faible/non significative	faible	indéterminée	absence de données
<i>Pinus taeda</i> L.	pin à encens	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Populus nigra</i> L.	peuplier noir	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Populus ssp.</i>	cultivars hybrides	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Populus tremula</i> L.	tremble	faible/non significative	forte	faible/non significative	faible
<i>Populus trichocarpa</i> L.	peuplier	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Prunus avium</i> L.	merisier	faible/non significative	forte	faible/non significative	faible
<b><i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco</b>	douglas vert	modérée à forte	faible	faible/non significative	faible
<b><i>Quercus cerris</i> L.</b>	chêne chevelu	modérée à forte	modérée	modérée	modérée
<b><i>Quercus ilex</i> L.</b>	chêne vert	modérée à forte	modérée	modérée à forte	modérée
<b><i>Quercus petraea</i> Liebl.</b>	chêne sessile	faible à modérée	faible	faible/non significative	faible
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	chêne pubescent	faible à modérée	forte	indéterminée	absence de données
<b><i>Quercus robur</i> L.</b>	chêne pédonculé	faible à modérée	faible	faible/non significative	faible
<b><i>Quercus rubra</i> L.</b>	chêne rouge	modérée à forte	modérée	modérée	modérée
<i>Quercus suber</i> L.	chêne liège	faible à modérée	forte	indéterminée	absence de données
<b><i>Robinia pseudoacacia</i> L.</b>	robinier faux-acacia	indéterminée	absence de données	modérée	forte
<i>Sorbus domestica</i> L.	cormier	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Sorbus torminalis</i> L.	alisier torminal	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Tilia cordata</i> Mill.	tilleul à petites feuilles	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop	tilleul à grandes feuilles	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données

**Tableau 5 : Vulnérabilité et compétence vis-à-vis de *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbres non réglementées en France (les espèces en gras font l'objet d'un commentaire dans le texte).**

Nom latin	Vulnérabilité	Incertitude	Compétence	Incertitude
<i>Abies nordmanniana</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<b><i>Abies procera</i></b>	modérée à forte	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Acer monspessulanum</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Acer negundo</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Acer opalus subsp. opalus</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<b><i>Aesculus hippocastanum</i></b>	faible à modérée	modérée	modérée	modérée
<i>Ailanthus altissima</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<b><i>Arbutus unedo</i></b>	modérée à forte	modérée	modérée à forte	modérée
<i>Cedrus deodara</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Celtis australis</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Cercis siliquastrum</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<b><i>Chamaecyparis lawsoniana</i></b>	modérée à forte	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Corylus avellana</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Crataegus laevigata</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Crataegus monogyna</i>	faible/non significative	modérée	faible/non significative	modérée
<i>Cryptomeria japonica</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Cupressus arizonica</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Cupressus macrocarpa</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Cupressus sempervirens</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Eucalyptus robusta</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Eucalyptus viminalis</i>	faible/non significative	modérée	modérée	forte
<i>Fraxinus ornus subsp. ornus</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Ilex aquifolium</i>	modérée à forte	faible à modérée	faible/non significative	forte
<i>Juniperus thurifera</i>	indéterminée	absence de	indéterminée	absence de

		données		données
<i>Laurus nobilis</i>	faible à modérée	modérée	faible/non significative	modérée
<i>Liquidambar styraciflua</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Liriodendron tulipifera</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Morus alba</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Morus nigra</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Olea europaea</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Ostrya carpinifolia</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Pinus mugo subsp. uncinata</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Pinus strobus</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Platanus orientalis</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Platanus x hispanica</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Populus alba</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Populus deltoides</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Populus x canadensis</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Populus x canescens</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Prunus cerasifera</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Prunus lusitanica</i>	faible à modérée	forte	faible/non significative	forte
<i>Prunus padus</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Prunus serotina</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Quercus crenata</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Quercus falcata</i>	modérée à forte	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Quercus palustris</i>	faible à modérée	forte	indéterminée	absence de données
<i>Quercus pyrenaica</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Rhamnus cathartica</i>	faible à modérée	forte	faible/non significative	forte
<i>Salix alba</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Salix atrocinerea</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données

<i>Salix caprea</i>	faible à modérée	forte	faible/non significative	forte
<i>Salix daphnoides</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Salix fragilis</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Salix pentandra</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Salix x rubens</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Sequoia sempervirens</i>	faible à modérée	modérée	faible/non significative	modérée
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	faible à modérée	modérée	faible/non significative	forte
<i>Sorbus aria</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Sorbus aucuparia</i> subsp. <i>aucuparia</i>	faible à modérée	forte	indéterminée	absence de données
<i>Sorbus latifolia</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Sorbus mougeotii</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Taxodium distichum</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Taxus baccata</i>	modérée à forte	modérée	faible/non significative	modérée
<i>Thuja occidentalis</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Thuja plicata</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Tilia x europaea</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Tsuga heterophylla</i>	modérée à forte	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Ulmus laevis</i>	indéterminée	absence de données	indéterminée	absence de données
<i>Ulmus minor</i>	faible/non significative	modérée	indéterminée	absence de données
<i>Ulmus procera</i>	faible/non significative	modérée	modérée	forte

					<i>Larix kaempferi</i> <i>Larix decidua</i> <i>Larix x eurolepis</i>	Compétence Forte
				<i>Castanea sativa</i> <i>Quercus ilex</i> <i>Arbutus unedo</i>		Modérée à forte
<i>Robinia pseudoacacia</i>		<i>Fraxinus excelsior</i> <i>Aesculus hippocastaneum</i>		<i>Quercus cerris</i> <i>Q. rubra</i>		Modérée
						Faible à modérée
	<i>Acer campestre</i> <i>Alnus glutinosa</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Malus sylvestris</i> <i>Picea abies</i> <i>Populus tremula</i> <i>Prunus avium</i>	<i>Betula pubescens</i> <i>Betula pendula</i> <i>Q. petraea</i> <i>Q. robur</i> <i>A. pseudoplatanus</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Abies grandis</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Pseudotsuga menziesii</i> <i>Taxus baccata</i>		Faible/NS
	<i>Alnus incana</i> <i>Fraxinus angustifolia</i> <i>Pinus contorta</i> <i>P. nigra</i> <i>P. pinaster</i> <i>P. sylvestris</i> <i>Populus spp (Cv)</i> <i>P. trichocarpa</i> <i>Tilia cordata</i>	<i>Abies alba</i> <i>Acer platanoides</i> <i>Juglans nigra</i> <i>Pinus halepensis</i> <i>P. pinea</i> <i>P. radiata</i> <i>Quercus pubescens</i> <i>Q. Suber</i>		<i>Abies procera</i> <i>Chamaecyparis lawsoniana</i> <i>Quercus falcata</i> <i>Tsuga heterophylla</i>		Indéterminée

**Vulnérabilité**

Indéterminée    Faible/NS    Faible à modérée    Modérée    Modérée à forte    Forte

Figure 11 : Typologie de la sensibilité (compétence et vulnérabilité) à *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbres forestiers réglementées en France (en gras) et de quelques autres espèces non réglementées (NS = non significative). Les espèces pour lesquelles les deux composantes sont indéterminées ne sont pas incluses. Beaucoup d'incertitudes sont modérées ou fortes, lire le texte pour plus de détails.

**Détails sur les espèces à vulnérabilité et/ou compétence les plus fortes**

- Les trois espèces de *Larix* (*L. kaempferi*, *L. decidua* et *L. x eurolepis*) combinent une vulnérabilité et une compétence jugées fortes, avec une incertitude faible pour le Mélèze du Japon mais une incertitude modérée (pour les 2 critères) pour les Mélèzes d'Europe et hybrides.

La très grande sensibilité du Mélèze du Japon (*L. kaempferi*) est avérée par l'épidémie observée au Royaume Uni depuis 2009 (Brasier and Webber, 2010 ; Webber *et al.*, 2010) puis en Irlande. *L. kaempferi* est une espèce de plantation importante en Grande Bretagne, constituant la plus grande part des 130 000 ha de mélèzes. Les symptômes causés par *P. ramorum* concernent tous les organes de l'arbre, avec des colorations et pertes d'aiguilles, des avortements de bourgeons, des flétrissements de pousses, des écoulements de résine et lésions corticales étendues sur troncs (Webber *et al.*, 2010). Une mortalité des arbres infectés est souvent observée dans les 2 à 3 ans. L'infection de *L. decidua* et de *L. x eurolepis* par *P. ramorum* a été rapportée quelques mois après *L. kaempferi* (Forestry Commission, 2011, in : Palmieri *et al.*, 2011). Depuis lors, toutes les données issues de la surveillance (basée sur la télédétection par hélicoptère avec validation de terrain) sont confondues pour les 3 espèces. Depuis 2010 jusqu'à 2018, plus de 16000 ha de mélèzes (12% du volume sur pied) ont été coupés en raison de l'infection par *P. ramorum*, avec une forte proportion en Pays de Galles avant 2014, de façon plus récente en Ecosse (Forestry Commission, 2018).

Une grande partie des données de la littérature scientifique concernant la sensibilité de *L. decidua* et *L. eurolepis* proviennent de la thèse d'Anna Harris (2015), dirigée par Joan Webber et Simon Archer, dont une partie a fait l'objet de trois publications (King *et al.*, 2015 ; Harris and Webber, 2016 ; Harris *et al.*, 2018).

**Concernant les infections naturelles**, *P. ramorum* a été observé sur *L. decidua* et *L. eurolepis* en Grande Bretagne à partir de 2011 (Palmieri *et al.*, 2011), produisant les mêmes symptômes que sur *L. kaempferi*, c'est-à-dire perte d'aiguilles, mortalités de rameaux et chancres avec écoulements de résine sur troncs, pouvant conduire à la mortalité. A. Harris a vérifié le postulat de Koch pour les 3 espèces. Bien que des campagnes de surveillance annuelle aient été réalisées après découverte de la maladie, il n'y a pas de données quantifiées de prévalence, incidence ou sévérité par espèce. Si on se base sur les isolats obtenus à partir de ces campagnes de terrain, ceux provenant de mélèzes européens sont proportionnellement moins nombreux que ceux de mélèzes du Japon : 2,8% du total pour la collection "historique" de 2002-2012 (King *et al.*, 2015) et 0.6% pour la période 2009-2013 (Harris, 2015, page 114), alors que le Mélèze européen représenterait environ 17% des plantations de Mélèze de Grande Bretagne (Harris, 2015). Toutefois, les 2 espèces de mélèzes ont des préférences écologiques et une répartition géographique un peu différentes qui pourraient expliquer une exposition différente au pathogène. Une seule étude comparative en conditions naturelles a été réalisée dans un site du sud-ouest de l'Angleterre (Wiltshire) en 2010-2011, comprenant deux parcelles, une avec 70% de *L. kaempferi*, une autre avec 70% de *L. decidua*. A. Harris mentionne que la maladie est moins sévère, en termes de symptômes (visibles surtout au niveau des troncs) et pourcentage d'arbres infectés, sur mélèzes d'Europe que sur mélèzes du Japon (page 120). D'autre part, alors que *P. ramorum* a pu être réisolé de 67% des échantillons de litière de *L. kaempferi*, seulement 2% des échantillons ont été positifs pour le peuplement de mélèzes européens (page 124). Ces quelques observations en conditions naturelles pourraient donc suggérer une sensibilité plus faible de *L. decidua* comparé à *L. kaempferi*, à la fois sur troncs et sur aiguilles. Toutefois, ces données sont rares, partielles et potentiellement affectées par des biais d'échantillonnage. De plus, la nature génétique du matériel peut être mal définie: certains peuplements de "mélèzes japonais" issus de graines récoltées en Grande Bretagne pourraient présenter une certaine proportion d'hybrides avec du mélèze européen (Lines, 1987).

**Les trois espèces de Larix ont été comparées lors de tests en inoculations artificielles.** A. Harris a réalisé 5 expérimentations, à différentes périodes de l'année, sur billons avec blessures et pousses feuillées sans blessures, avec plusieurs isolats (des groupes EU1 et NA2) et plusieurs variables estimées (sévérité des symptômes, taux de réisolement et sporulation sous forme de sporanges et chlamydo-spores de *P. ramorum* sur aiguilles). Dans tous les cas, *L. decidua* a montré une sensibilité non significativement différente ou parfois supérieure à celle de *L. kaempferi* (pages 78, 82, 84, 90, 92, 98, 108, 112, 118, 149, 152, 170, dans la thèse de Harris (2015) ; Harris and Webber, 2016). Ces résultats vont dans le même sens que ceux de Chastagner *et al.* (2013) qui montrent une sensibilité équivalente de *L. decidua* et *L. kaempferi*, intermédiaire entre *L. occidentalis*, encore plus sensible, et *L. laricina*, moins sensible, après inoculations par pulvérisation de zoospores sur plants ou branches, répétées au cours de 2 années, avec 3 isolats appartenant aux lignées NA1, NA2 et EU1. En comparaison avec d'autres espèces considérées comme très sensibles au niveau foliaire (*Umbellularia californica*, myrtille et rhododendron), les 3 espèces de Mélèze montrent les niveaux de sporulation les plus élevés mais une expression de symptômes et un taux de réisolement nettement plus faibles (Harris and Webber, 2016).

**Anna Harris conclut (page 173) que le Mélèze d'Europe et le Mélèze hybride ne peuvent être considérés comme des alternatives au Mélèze du Japon en raison de leur sensibilité égale au niveau de l'écorce (telle que testée au laboratoire) et de la sporulation élevée sur aiguilles pour les 3 espèces. Nous avons interrogé J. Webber qui reste sur cette analyse. Après un traitement différent dans les années 2010-2011 (élimination des arbres symptomatiques seulement pour le mélèze d'Europe contre coupe rase des peuplements infectés de mélèzes du Japon, Harris (2015), p. 120) les trois espèces de mélèzes font maintenant l'objet des mêmes recommandations, en termes d'éradication ou de risques pour la plantation en Grande Bretagne.**

Harris mentionne toutefois que même si la sensibilité est globalement similaire entre espèces de *Larix*, certains traits pourraient entraîner des différences. Ainsi, la présence de 5 bandes stomatiques sur les aiguilles de Mélèze du Japon au lieu de 1 à 3 chez le Mélèze d'Europe pourrait favoriser la production de sporanges (page 95). Inversement, la plus faible concentration de tannins et phénols dans l'écorce du Mélèze d'Europe comparé au Mélèze du Japon pourrait favoriser le développement de *P. ramorum* dans les tissus, notamment en fin de saison (page 113), alors que la pénétration directe des zoospores au niveau de l'écorce serait plus faible que pour le Mélèze du Japon. Ces mécanismes restent hypothétiques et demandent des études complémentaires. Enfin A. Harris insiste sur le fait qu'il serait nécessaire de mieux étudier la variabilité génétique intra-espèce. **Ceci constitue la principale limite de son étude pour laquelle chacune des espèces de *Larix* n'était représentée que par 2 ou 3 individus dans chacun des essais.** On sait que la variabilité intraspécifique de *L. decidua* est importante pour plusieurs traits (notamment de résistance aux maladies) en fonction des régions d'origine dans une aire naturelle fragmentée (Alpes, Sudètes) (Jansen and Geburek, 2016 ; Wagner *et al.*, 2015 a et b).

- **Le châtaignier (*Castanea sativa*)** présente une vulnérabilité et une compétence modérées à fortes, avec une incertitude modérée pour les deux caractères.

Les premières infections de châtaigniers (*Castanea sativa*) ont été observées sur des feuilles de rejets de souches et pousses épïcormiques, en Cornouaille en 2003 (Denmann *et al.*, 2005b). À cette période, les principales sources d'inoculum identifiées étaient les rhododendrons, et les infections étaient limitées aux feuilles de bas-étage des arbres, des chancre sur troncs étant rarement observés (Webber *et al.*, 2017). Après 2009 et l'initiation de l'épidémie sur mélèzes, des infections de châtaigniers ont été plus fréquemment observées à proximité des foyers sur mélèzes (Webber *et al.*, 2010). Du fait de leur multiplicité les infections foliaires du houppier peuvent conduire à des défoliations importantes et des nécroses des pétioles et rameaux sont observées. Les symptômes décrits sont alors une mortalité progressive des rameaux (dieback). La pérennité des infections serait assurée par le mycélium hivernant dans les bourgeons et tissus corticaux (Webber *et al.*, 2017). Des observations récentes suggèrent maintenant le développement d'une épidémie sur châtaigniers indépendante de la présence de mélèzes (Webber *et al.*, 2017). Plus de 50 sites de châtaigniers dépérissants ont été étudiés dans le Sud-Ouest de l'Angleterre, relativement éloignés de mélèzes infectés (>2 km) et sans rhododendrons dans le sous-bois (où le rôle de *P. cinnamomi* ou *P. cambivora* avait été suspecté initialement). Il s'avère que plus des 2/3 de ces sites sont infectés par *P. ramorum*, avec une prévalence parfois forte et une partie des arbres montrant des symptômes de dépérissement sévère associé à des nécroses de l'écorce et la ceinturation des branches principales. Jusqu'à présent aucune mesure d'éradication n'a été mise en place pour les foyers de châtaigniers (seuls certains arbres, les plus infectés et pouvant être dangereux sont parfois coupés (communication personnelle, M. Biddle, Forestry commission, août 2018). Le Sud-Ouest de l'Angleterre n'est pas une zone où le châtaignier est exploité comme essence forestière, les sites infectés correspondent à des « terres boisées semi-naturelles ». Cependant, la question de la gestion des foyers infectés de châtaignier se pose désormais (Webber *et al.*, 2017).

Malgré les observations d'infections en conditions naturelles, il reste des incertitudes sur le niveau de vulnérabilité et de compétence du châtaignier, qui ont été jugées modérées. Le châtaignier illustre bien la difficulté de dissocier totalement vulnérabilité et compétence, et d'estimer ces composantes de la sensibilité dans un contexte épidémique avec une pression d'inoculum croissante. Jusqu'à récemment, les observations en Grande Bretagne auraient pu suggérer une vulnérabilité modérée et une compétence non significative. Avec l'augmentation de l'inoculum lié aux mélèzes, des infections au niveau de la canopée des châtaigniers ont pu se produire (malgré une probabilité élémentaire faible de dispersion à longue distance), révélant une compétence significative et accélérant encore la production d'inoculum au niveau des houppiers, avec de plus en plus d'impacts négatifs (Webber *et al.*, 2017). La contribution de *P. ramorum* aux dépérissements observés reste toutefois à être précisée, en interaction possible avec d'autres facteurs. Les effets de l'âge (les arbres atteints en Angleterre sont souvent des arbres) et de la gestion sylvicole ou fruitière doivent être considérés en particulier en conditions de peuplements

forestiers menés en futaie ou en taillis (conditions qui peuvent favoriser le développement de la maladie). Par ailleurs, les interactions entre *P. ramorum* et d'autres agents pathogènes pourraient aussi affecter la vulnérabilité de cette espèce. En conditions naturelles, les nécroses foliaires ne s'étendent pas systématiquement dans les tiges et branches, ce qui suggère une faible sensibilité des tissus corticaux (mais en contradiction avec la mortalité de branches). Après inoculations contrôlées sur feuilles détachées et billons, la sensibilité du châtaignier est jugée modérée (Denman *et al.*, 2005a, Sansford *et al.*, 2009). Concernant la compétence, le châtaignier permet la sporulation de *P. ramorum* à un niveau non significativement différent du rhododendron et du laurier de Californie en conditions contrôlées, bien qu'inférieur aux mélèzes (Harris and Webber, 2016 ; Webber *et al.*, 2017). L'expression des symptômes foliaires est comparable à celle sur rhododendron (plus forte que sur laurier de Californie) et une corrélation positive est observée entre le pourcentage de surface foliaire infecté et la production de sporanges (en mai et octobre) (Harris and Webber, 2016). Cependant, la dynamique temporelle de la production de sporanges (pic de sporulation en août) et la forte variabilité du nombre de sporanges produits (peut-être liée à un effet « arbre ») peuvent affecter la reproductibilité de ces résultats. Il est par ailleurs probable que le rôle du châtaignier dans la dissémination de *P. ramorum* dépende aussi des conditions environnementales qui prévalent avant la chute des feuilles, et de la viabilité de l'inoculum présent sur les feuilles à terre et dans la litière. Pour prévoir et gérer le risque « *P. ramorum* » pour les filières castanéicole et forestière, il semble aussi nécessaire d'étudier la vulnérabilité et la compétence des espèces asiatiques de châtaignier et des hybrides interspécifiques, qui représentent une part importante des variétés fruitières de châtaignier utilisées en France et sur lesquelles il n'y a pas de données.

- La question de la sensibilité des **chênes européens** à *P. ramorum* s'est posée dès les premières descriptions de la SOD en Californie. Seules des mentions sporadiques existent sur chênes jusqu'à présent en Europe.

Toutefois, la vulnérabilité et la compétence ont été jugées modérées à fortes pour le chêne vert ***Quercus ilex***. Malgré la relativement faible abondance de cette espèce en Grande-Bretagne, des infections naturelles ont été observées avec une incidence relativement forte, sous forme de symptômes foliaires associés à des mortalités de rameaux, en forêts, parcs et jardins et pépinières (Denman *et al.*, 2005a ; King *et al.*, 2015). Les études de laboratoire montrent une très forte sensibilité foliaire, associée à une forte sporulation pour cette espèce (Denman *et al.*, 2005a et 2006). En conditions d'infections contrôlées, 70% des jeunes plants inoculés ont exprimé des symptômes et ont permis la sporulation (Denman *et al.*, 2008). Des infections latentes ou non symptomatiques associées à une production de sporanges ont également été observées après exposition à un inoculum naturel *in situ* (Denman *et al.*, 2006), confirmant ainsi la compétence de cet hôte. Il reste toutefois des incertitudes sur la sensibilité du chêne vert (vulnérabilité et compétence) hors de Grande Bretagne, dans des zones où il est naturellement abondant et soumis à un climat différent, par exemple en France et Espagne (Moralejo *et al.*, 2006 et 2009).

Sur ***Q. cerris***, des symptômes sur feuilles et troncs ont été observés en Angleterre, mais pas de symptômes de mortalité de rameaux (Fera, 2015). En conditions contrôlées, sa sensibilité foliaire est avérée mais plus faible et avec une sporulation plus faible que pour *Q. ilex* (Denman *et al.*, 2005a et 2006), d'où une compétence estimée modérée.

La vulnérabilité et la compétence ont été jugées modérée à forte et modérée pour le chêne rouge ***Q. rubra***. Quelques infections naturelles avec des chancres suintants ont été observées à proximité de rhododendrons infectés (Pays-Bas). La sensibilité assez forte des tissus corticaux du tronc et des rameaux a été confirmée après inoculations en conditions contrôlées (Brasier *et al.* 2002, de Gruyter *et al.*, 2002 ; Tooley and Kyde, 2007). La sensibilité foliaire de *Q. rubra* est relativement faible en terme de symptômes (Denman *et al.*, 2005a et 2006 ; Tooley *et al.*, 2011 ; Jinek *et al.*, 2011) même si une forte sporulation peut être observée (Tooley *et al.*, 2011). Cette essence étant relativement peu abondante dans les zones actuellement concernées par les épidémies de *P. ramorum* (Ouest de l'Amérique du Nord et Grande Bretagne) des incertitudes demeurent sur son niveau de sensibilité (vulnérabilité et compétence).

Après l'épidémie de SOD, *Q. robur* et *Q. petraea* ont fait l'objet d'une surveillance particulière compte tenu de leur importance de premier plan en Europe. Sous cette surveillance attentive, très peu d'infections naturelles ont été observées, seules quelques rares mentions de chancres suintants associés à *P. ramorum* sont mentionnées en Grande Bretagne (FERA, 2015). Même si des symptômes sont observés en tests de sensibilité en conditions contrôlées sur grumes et feuilles (Brasier *et al.*, 2002 ; Denman *et al.*, 2005a et 2006), il a été conclu que ces deux espèces présentaient une vulnérabilité à *P. ramorum* faible à modérée. De même, comme aucune infection foliaire n'a été reportée jusqu'à présent malgré l'exposition probablement forte de ces espèces à l'inoculum de *P. ramorum* en Grande Bretagne, la compétence de ces espèces a été évaluée non significative, même si la sporulation de *P. ramorum* a été observée sur des feuilles après inoculation, à un niveau très inférieur à *Q. ilex* et *Q. cerris* (Denman *et al.*, 2006).

L'incertitude, modérée, de ces évaluations pour ces deux espèces réside : 1) dans les risques de non détection de symptômes foliaires qui pourraient être discrets en conditions naturelles en particulier pour *Q. robur* qui exprime peu de symptômes foliaires après inoculations de feuilles en conditions de laboratoire ; 2) dans la non reproductibilité des mesures de sporulation de *P. ramorum* sur feuilles de ces chênes: dans certaines études la sporulation est significative, dans d'autres non significative.

- Des chancres corticaux suintants sont fréquemment observés sur *Fagus sylvatica* en Angleterre, et les tissus corticaux apparaissent également très sensibles à *P. ramorum* en inoculations.

Des infections foliaires ont été observées (FERA, 2015) mais la sporulation de *P. ramorum in vitro* est non significative. De ce fait la compétence de *F. sylvatica* est jugée non significative. Le comportement du hêtre serait à rapprocher de celui de *Q. agrifolia*, qui en Californie ne participe pas à la transmission efficace de l'inoculum et ne présente des symptômes importants qu'en présence d'hôtes compétents, laurier de Californie et chêne à tan (*Notholithocarpus densiflorus*).

- *Fraxinus excelsior* est largement répandu en Angleterre et donc fortement exposé à l'inoculum. Seules des infections foliaires ont été mentionnées, sans symptômes de mortalité de rameaux ou sur troncs, conduisant à une estimation de la vulnérabilité comme faible à modérée.

Toutefois, une incertitude existe du fait de la forte prévalence en Angleterre de la chalarose qui pourrait augmenter les risques de mauvais diagnostic et sous-estimer éventuellement la contribution de *P. ramorum*.

La compétence a été jugée modérée en l'absence d'épidémie naturelle mais en considérant la forte sensibilité foliaire et les niveaux de sporulation élevés observés en laboratoire (Denman *et al.*, 2005a, 2006). Toutefois, là encore l'incertitude provient de l'interférence possible avec la chalarose. De plus, il nous a été mentionné que la rapide défoliation induite par *P. ramorum* sur le frêne commun limiterait nettement sa compétence (J. Webber, communication personnelle).

Au sein du même genre, les données sont beaucoup plus lacunaires sur *F. angustifolia*, avec en particulier aucune donnée de sporulation.

- **Le robinier** *Robinia pseudoaccacia* n'est pas décrit comme hôte naturel de *P. ramorum* mais cette espèce est peu représentée en Grande Bretagne.

En conditions contrôlées, elle montre une sensibilité foliaire et un niveau de sporulation de *P. ramorum* élevés (Tooley and Browning, 2009 ; Bulajic *et al.*, 2010) conduisant à la classer dans la catégorie « compétence modérée », mais avec une incertitude forte.

- **Le Douglas** (*Pseudotsuga menziesii*) a une vulnérabilité modérée à forte, mais pas de compétence significative.

Le comportement de cette espèce est assez bien documenté du fait de sa forte présence dans l'Ouest des Etats-Unis notamment dans des zones contaminées par *P. ramorum* (Ramage *et al.*, 2012 ; Forrestel *et al.*, 2015). Malgré sa forte exposition en conditions naturelles et bien qu'assez sensible en tests avec inoculations sur pousses ou billons (Hansen *et al.*, 2005), les dommages mentionnés sur Douglas sont relativement limités. Des symptômes notables, essentiellement flétrissement des pousses de l'année (comparables à l'effet d'un gel tardif), ne sont observés que dans des situations à très forte pression d'inoculum, généralement sous la canopée de chênes à tan (« tanoaks » = *Notholithocarpus densiflorus*) ou à proximité de lauriers de Californie fortement infectés, et plutôt sur semis (Hansen *et al.*, 2008, Chastagner *et al.*, 2008). Ceci pourrait s'expliquer en partie par le fait que le Douglas n'est sensible que pendant une courte période au printemps, au moment du débourrement (Hansen *et al.*, 2005). De plus, une forte pression d'inoculum est nécessaire pour obtenir des symptômes (Chastagner *et al.*, 2013). Des dommages sur Douglas et **Sapin de Vancouver** (*Abies grandis*), dont le comportement semble assez similaire à celui du Douglas, ont été mentionnés en jeunes plantations (pour « sapins de Noël ») en Californie, les flétrissements de pousses pouvant avoir un impact économique direct (défauts de forme) (Chastagner *et al.*, 2008). **L'Épicéa de Sitka** semble avoir le même type de comportement que le Douglas et le Sapin de Vancouver, avec mentions de flétrissements de pousses de l'année mais pas de sporulation (Denman *et al.*, 2005a ; DEFRA, 2005 ; Forestry Commission, 2017).

- Parmi les espèces non réglementées, on peut souligner la compétence modérée à forte de **l'Arbousier** (*Arbutus unedo*) et du **Marronnier** (*Aesculus hippocastaneum*).

Ces deux espèces permettent une forte sporulation de *P. ramorum* in vitro (Moralejo *et al.*, 2006 ; Sansford *et al.*, 2009). En particulier, l'Arbousier pourrait jouer un rôle significatif dans certains environnements du sud de la France où il est relativement abondant. Des mentions d'arbousiers infectés en pépinières ont été fournies par l'Espagne et l'Angleterre (EPPO, 2013).

- Le **Chamaecyparis** (*Chamaecyparis lawsoniana*) a été trouvé naturellement infecté par *P. ramorum* en Angleterre dans des haies brise-vent présentant des symptômes de dépérissement (Brasier and Webber, 2012).

Il n'existe pas de données sur sa compétence éventuelle (Forestry Commission, 2017). Le *Chamaecyparis* s'est avéré très sensible en Bretagne à *P. lateralis*, espèce proche de *P. ramorum* pouvant également produire des infections aériennes (Robin *et al.*, 2011). Il convient donc d'être vigilant pour cette espèce.

### 3.5.3 Arbustes

La compétence des espèces arbustives a été systématiquement estimée à un niveau au-dessous de celle des espèces d'arbres présentant une production d'inoculum comparable par unité de surface foliaire. Ceci est justifié par le fait que la taille des individus infectés conditionne dans une certaine mesure la distance à laquelle l'inoculum peut être dispersé : de l'ordre de la dizaine de mètres pour un rhododendron, mais de l'ordre de la centaine de mètres pour un mélèze (Brasier and Jung, 2006). Seul *Rhododendron ponticum* a été estimé avec une compétence modérée à forte, mais il est très peu fréquent en forêt française (Tab. 6). Quelques autres espèces fréquentes ont été estimées avec une compétence faible à modérée : la Callune (*Calluna vulgaris*), la Myrtille (*Vaccinium myrtillus*), la Viorne (*Viburnum tinus*), le Lilas (*Syringa vulgaris*).

Les incertitudes concernant la compétence des espèces du sous-bois sont souvent modérées à fortes (voire absence de données). Les données expérimentales sont parfois difficiles à interpréter avec par exemple des valeurs de densités de sporanges très élevées obtenues en rapportant un petit nombre de sporanges observés à des lésions extrêmement petites : cas du lierre, de la ronce et, dans une moindre mesure du chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*) et de l'églantier (*Rosa canina*) (DEFRA 2004). Ceci représente un problème notamment parce que le laurier de Californie, *Umbellularia californica*, reconnu comme l'espèce dont la compétence est la plus significative dans l'ouest des États-Unis, présente justement des lésions foliaires de taille réduite avec forte sporulation par unité de surface de lésion.

**Tableau 6 : Compétence vis-à-vis de *Phytophthora ramorum* des espèces d'arbustes les plus fréquents en forêt française (quelques espèces peu fréquentes mais à compétence significative ont été incluses)**

Espèces	hauteur	type	Nombre de relevés	Infection naturelle	Sensibilité feuilles	Sporulation	Compétence	Incertitude	Références
<i>Amelanchier ovalis</i>	2-4m	caduc	4149	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Buxus sempervirens</i>	4-8m	semper	5720	non	1	nd	indéterminée	absence de données	Kaminski 2008
<i>Calluna vulgaris</i>	1-2m	semper	8861	oui (rameaux)	2	2	faible à modérée	modérée	Kaminski 2008, Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Cornus mas</i>	2-4m	caduc	3398	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Cornus sanguinea</i>	4-8m	caduc	15173	non	2	nd	indéterminée	absence de données	Vettrano 2008
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	2-4m	caduc	1688	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Cytisus scoparius</i>	2-4m	caduc	11997	détection mol.	nd	nd	indéterminée	absence de données	Vettrano 2010
<i>Daphne laureola subsp. laureola</i>	1-2m	semper	4305	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Dorycnium pentaphyllum subsp. pentaphyllum</i>	1-2m	NA	1951	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Erica arborea</i>	2-4m	semper	1924	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Erica cinerea</i>	1-2m	semper	3823	non	2	nd	indéterminée	absence de données	Kaminski 2008
<i>Erica scoparia</i>	2-4m	semper	3895	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Euonymus europaeus</i>	2-4m	caduc	7956	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Genista cinerea</i>	1-2m	NA	1627	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Genista pilosa</i>	1-2m	NA	2458	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Hedera helix</i>	16-32m	semper	42953	oui (tige)	1	1	faible/non significative	modérée	DEFRA 2004, Sansford <i>et al.</i> , 2009, FERA 2015
<i>Hippocrepis</i>	2-4m	caduc	1870	0	nd	nd	indéterminée	absence de	

<i>emerus subsp. emerus</i>								données	
<i>Hypericum androsaemum</i>	1-2m	semper	1259	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Juniperus communis subsp. communis</i>	4-8m	semper	8700	non	2	nd	indéterminée	absence de données	Vettrano 2008
<i>Juniperus oxycedrus</i>	4-8m	semper	2901	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Lavandula angustifolia subsp. angustifolia</i>	1-2m	NA	1967	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Ligustrum vulgare</i>	2-4m	caduc	15286	non	1	nd	indéterminée	absence de données	Shishkoff 2007
<i>Lonicera etrusca</i>	2-4m	semper	1941	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Lonicera implexa</i>	2-4m	semper	1651	non	nd	2	faible/non significative	modérée	Moralejo 2006
<i>Lonicera periclymenum</i>	4-8m	caduc	25007	non	1	2	faible/non significative	forte	DEFRA 2004, Sansford <i>et al.</i> , 2009, Swiecki et Bernhardt 2013
<i>Lonicera xylosteum</i>	2-4m	caduc	11233	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Phillyrea angustifolia</i>	2-4m	semper	1933	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Phillyrea latifolia</i>	4-8m	semper	2427	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Pistacia lentiscus</i>	2-4m	semper	0	non	2	2	faible modérée à	modérée	Moralejo 2006, Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Prunus mahaleb</i>	4-8m	caduc	2679	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Prunus spinosa</i>	2-4m	caduc	16561	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Rhamnus alaternus</i>	2-4m	semper	2078	non	2	2	faible modérée à	modérée	Moralejo et al 2006, Sansford <i>et al.</i> , 2009
<i>Rhododendron ponticum</i>	1-2m	semper	0	oui	2	2	modérée à forte	faible	Sansford <i>et al.</i> , 2009, Vercauteren 2011
<i>Ribes alpinum</i>	2-4m	caduc	4210	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Rosa arvensis</i>	2-4m	caduc	13247	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Rosa canina</i>	2-4m	caduc	12818	non	1	2	faible/non significative	forte	DEFRA 2004, Vercauteren 2011
<i>Rubus fruticosus</i>	2-4m	caduc	??	non	nd	1	faible/non significative	modérée	Inman 2003
<i>Rubus ulmifolius</i>	2-4m	caduc	8567	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Ruscus aculeatus</i>	1-2m	semper	8890	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Salix cinerea</i>	4-8m	caduc	2562	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Sambucus</i>	4-8m	caduc	8843	oui	2	1	faible/non	modérée	DEFRA 2004,

<i>nigra</i>							significative		Sansford et al., 2009, Vercauteren 2011
<i>Sambucus racemosa</i>	2-4m	caduc	2909	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Smilax aspera</i>	2-4m	semper	2207	non	nd	2	faible/non significative	forte	Denman et al 2008
<i>Staelina dubia</i>	0-1m	NA	1564	0	nd	nd	indéterminée	absence de données	
<i>Syringa vulgaris</i>	2-4m	caduc	40	oui	2	2	faible modérée	à modérée	Beales 2004, Shishkoff 2007, Denman 2006, Sansford et al., 2009

### 3.5.4 Espèces ornementales

Le tableau 7 présente la liste d'espèces ornementales déjà trouvées infectées par *P. ramorum*.

Les rhododendrons et viornes sont les espèces les plus fréquemment infectées. À noter la présence sur cette liste de *Lithocarpus* (syn *Notholithocarpus*) *densiflorus*, le chêne à tan et de *Umbellularia californica* (Laurier de Californie), sur lesquels se développe l'épidémie de Californie, vendus comme espèces ornementales en Europe, figurant dans le catalogue de plusieurs pépinières françaises.

**Tableau 7 : Liste des espèces ornementales hôtes de *P. ramorum*, c'est-à-dire desquelles a été isolées *P. ramorum*, incluant les espèces listées dans la Décision européenne 2002/757 CE modifiée 2007 (en gras) ainsi que dans les listes de la Canadian Food Inspection Agency (2003), OEPP (2012) et FERA (2015).**

Espèce végétale	Infections naturelles			Inoculations artificielles	
	Organes atteints	Confirmation pathogénicité par postulat de Koch	Références	Infection en conditions contrôlées	Références
<i>Adiantum aleuticum</i>	Feuilles	OUI	Vettrano et al., 2006		
<i>Adiantum jordanii</i>	Feuilles	OUI	COMTF (USA)		
<i>Aesculus californica</i>	Feuilles et rameaux	OUI	Garbelotto et al., 2003		
<i>Aesculus hippocastanum</i>	Tronc	OUI	Forest Research	OUI	Brasier et al., 2002 UK PRA, 2003 Faible sensibilité sur écorce
<i>Arbutus menziesii</i>	Feuilles et rameaux	OUI	Garbelotto et al., 2003 Rizzo, 2003 COMTF		
<i>Arbutus unedo</i>	Feuilles et rameaux		CSL et COMTF PRA UK, 2003	OUI	Moralejo and Hernandez, 2002
<i>Arctostaphylos</i> spp.	Feuilles et rameaux Tronc sur manzanita		COMTF, PRA APHIS Garbelotto et al., 2003	OUI	Tooley & Englander, 2002, UK PRA, Inman et al, 2003
<i>Ardisia japonica</i>	Feuilles		COMTF		
<i>Calluna vulgaris</i>	Rameaux	OUI	Orlikowski & Szkuta, 2004		

<i>Calycanthus occidentalis</i>	Feuilles		COMTF		
<b>Camellia spp.</b>	Feuilles et rameaux, boutons floraux	OUI	Beales <i>et al.</i> , 2004 Pintos Varela <i>et al.</i> , 2003 COMTF CFIA (Canada) PRA UK, 2003 DEFRA, 2003 Echantillon France 2006	OUI	UK PRA, 2003 Inman <i>et al.</i> , 2003 <i>Hautement sensible</i>
<i>Castanopsis orthacantha</i>	Feuilles et rameaux		Forest Research	OUI	Hansen <i>et al.</i> , 2002 <i>Inoculation rondins C. chryphylla: réaction du même niveau que tanoak</i>
<i>Ceanothus thyrsiflorus</i>	Feuilles et rameaux Tronc (PRA APHIS)		COMTF	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 Sur feuilles détachées de <i>C. impressus</i> : hautement sensible
<i>Cercis chinensis</i>	Feuilles		CFIA		
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i>	chancres		Forest Research	OUI	Hansen <i>et al.</i> Sutton, 2002 <i>Inoculation rondins: réaction du même niveau que tanoak</i> UK PRA 2003, Brasier <i>et al.</i> , 2002 <i>Sensible ("more" susceptibility)</i>
<i>Choisya spp.</i>	Feuilles		NPPO Irlande, CSL	OUI	UK PRA, 2003 Sur feuilles de <i>C. ternata</i> <i>Pratiquement résistant</i>
<i>Corylopsis spp.</i>	Feuilles		CFIA, FERA		
<i>Cotoneaster sp.</i>	Feuilles	OUI	FERA	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 Sur <i>C. multiflorus</i> , pas de symptômes sur feuilles détachées
<b>Frangula californica</b>	Feuilles et rameaux	OUI	Garbelotto <i>et al.</i> , 2003		
<b>Frangula purshiana</b>	Feuilles.	OUI	Vettrano <i>et al.</i> , 2006 Goheen <i>et al.</i> , 2002		
<i>Garrya elliptica</i>	Rameaux		CSL, PRA APHIS		
<i>Gaultheria spp.</i>	Feuilles	OUI pour <i>G. shallon</i>	CFIA, CSL/FERA	OUI	UK PRA, 2003 Linderman <i>et al.</i> , 2007 Inman <i>et al.</i> , 2003 <i>Peu ou pas sensible sur feuilles détachées</i>
<b>Griselinia littoralis</b>	Feuilles et rameaux	OUI	Giltrap <i>et al.</i> , 2004 CSL		
<b>Hamamelis virginiana</b>	Feuilles et rameaux	OUI	Giltrap <i>et al.</i> , 2004		
<i>Hamamelis spp.</i>	Feuilles et rameaux		CSL	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 <i>Fortement sensible sur feuilles détachées de H. vernalis</i>
<b>Heteromeles arbutifolia</b>	Feuilles et rameaux	OUI	Garbelotto <i>et al.</i> , 2003		

<i>Hydrangea seemanni</i>	Feuilles		FERA		
<i>Ilex</i> spp.	Feuilles		USDA, CSL/FERA, APHIS	OUI	UK PRA, 2003 Linderman <i>et al.</i> , 2006 Inman <i>et al.</i> , 2003 Non sensible sur feuilles détachées
<b><i>Kalmia latifolia</i></b>	Feuilles et rameaux	OUI	NPPO Irlande, CSL, RAPRA UK PRA, 2003	OUI	Tooley & Englander, 2002 Orlikowski & Szkuta, 2002 Sensible (feuilles détachées et...?)
<i>Kalmia</i> spp.	Feuilles et rameaux	OUI	CSL, CFIA		
<b><i>Laurus nobilis</i></b>	Feuilles	OUI	CSL	OUI	UK PRA, 2003 Pratiquement résistant
<b><i>Leucothoe</i> spp.</b>	Feuilles et rameaux	OUI sur <i>L. fontanesiana</i>	COMTF, FERA, UK PRA 2003 (L. fontanesiana) échantillon France 2007	OUI	Inman <i>et al.</i> , 2003 Potentiellement très sensibles
<b><i>Lithocarpus densiflorus</i></b>	Feuilles, rameaux et tronc	OUI	Garbelotto <i>et al.</i> , 2003 Garbelotto <i>et al.</i> , 2002 Rizzo <i>et al.</i> , 2002		
<b><i>Lonicera hispidula</i></b>	Feuilles	OUI	Garbelotto <i>et al.</i> , 2003 CSL COMTF		
<b><i>Magnolia</i> spp.</b>	Feuilles et rameaux	OUI sur <i>Magnolia grandiflora</i>	FERA/CSL, APHIS, CFIA, Forest research, COMTF, DEFRA Giltrap <i>et al.</i> , 2006		
<i>Mahonia aquifolium</i>	Feuilles		CFIA		
<b><i>Michelia doltsopa</i></b>	Feuilles	OUI	NPPO Irlande, Forest Resesarch, RAPRA	OUI	
<i>Michelia</i> spp.	Feuilles	OUI sur <i>M. maudiae</i>	CFIA, APHIS, CSL	OUI	
<i>Nerium oleander</i>	Feuilles		COMTF		
<b><i>Nothofagus obliqua</i></b>	Tronc		Forest Research		
<b><i>Osmanthus heterophyllus</i></b>	Feuilles	OUI	CSL, COMTF	OUI	
<i>Osmanthus</i> spp.	Feuilles et rameaux Tronc (PRA APHIS)		CFIA, COMTF		
<b><i>Parrotia persica</i></b>	Feuilles et rameaux	OUI	Hughes <i>et al.</i> , 2006 CFIA	OUI	
<b><i>Photinia x fraseri</i></b>	Feuilles	OUI	NPPO Irlande	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 Feuilles détachées de <i>P. serrulata</i> non sensibles Inman <i>et al.</i> , 2003 Modérément sensible
<b><i>Pieris</i> spp.</b>	Feuilles et rameaux	OUI sur <i>P. japonica</i> X <i>P. formosa</i> , <i>P. japonica</i> , <i>P. formosa</i> , <i>P. floribunda</i> X	Parke <i>et al.</i> , 2004 Inman <i>et al.</i> , 2003 CSL, RAPRA, CFIA, NPPO Irlande, DEFRA 2003, ODA 2003 2 échantillons France	OUI	Tooley & Englander, 2002 UK PRA, 2003 Orlikowski & Szkuta, 2002 Inman <i>et al.</i> , 2003

		<i>formosa</i>	(29) 2005, 1 ech (29) 2007, 1 ech 2008		<i>Sensibles à hautement sensibles</i>
<i>Pittosporum undulatum</i>	Feuilles		Hüberli et al., 2006		

<i>Prunus laurocerasus</i>	Feuilles		COMTF, FERA		UK PRA, 2003 Brasier <i>et al.</i> , 2002 <i>Ecorce peu sensible</i> <i>Feuille légèrement sensible</i>
<i>Prunus lusitanica</i>	Feuilles		COMTF		UK PRA, 2003 <i>Feuille légèrement sensible</i>
<i>Prunus spp.</i>					Inman <i>et al.</i> , 2003 <i>Légèrement sensible</i>
<b>Rhododendron spp.</b>	Feuilles et rameaux	OUI	DEFRA, CSL, RAPRA, COMTF, Werres <i>et al.</i> , 2001, Garbelotto <i>et al.</i> , 2003 Husson <i>et al.</i> , 2007...	OUI	UK PRA, 2003 Tjosvold <i>et al.</i> , 2008 Tooley & Englander, 2002 Parke <i>et al.</i> , 2002 Inman <i>et al.</i> , 2002 <i>Feuilles hautement sensibles en général.</i>
<i>Ribes laurifolium</i>	Feuilles		CSL	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 <i>Feuilles de Ribes sanguineum hautement sensibles</i>
<b>Rosa gymnocarpa</b>	Feuilles	OUI	Hüberli <i>et al.</i> , 2004		
<i>Rosa rugosa</i>	Feuilles		APHIS		
<i>Rosa spp.</i>	Feuilles		APHIS	OUI	Moralejo & Hernandez, 2002 <i>Feuilles détachées de R. sempervirens sensibles</i>
<i>Rubus spectabilis</i>	Feuilles		Goheen <i>et al.</i> , 2002	OUI	UK PRA, 2003 Inman <i>et al.</i> , 2003 Moralejo & Hernandez, 2002 <i>R. fruticosus et R. ulmifolius non sensibles</i>
<i>Sarcococca hookeriana</i>	Feuilles et rameaux		SASA		
<i>Schima argentea</i>	Tronc		Forest Research		
<i>Schima wallichii</i>	Feuilles. Pointes de rameaux (PRA APHIS)		Forest Research, CSL		
<i>Sorbus aucuparia</i>	?		Forest Research		
<b>Syringa vulgaris</b>	Feuilles et rameaux	OUI	Beales <i>et al.</i> , 2004 DEFRA, 2003 Echantillon France 2007 sur <i>Syringa sp.</i>	OUI	Inman <i>et al.</i> , 2003 UK PRA, 2003 <i>Potentiellement hautement sensible</i>
<b>Taxus spp.</b>	Feuilles, rameaux et tronc	OUI sur <i>Taxus baccata</i>	Lane <i>et al.</i> , 2004 COMTF, CFIA Echantillon France 2007	OUI	Brasier <i>et al.</i> , 2002 UK PRA, 2003 <i>Faible sensibilité sur écorce</i>
<b>Trientalis latifolia</b>	Feuilles	OUI	Hüberli <i>et al.</i> , 2003		
<b>Umbellularia californica</b>	Feuilles	OUI	Garbelotto <i>et al.</i> , 2003 CSL		
<i>Vaccinium intermedium</i>	Feuilles et rameaux		FERA		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Rameaux	OUI	CSL/FERA	OUI	De Gruyter <i>et al.</i> , 2002

					<i>Sensible (mortalité j plants par feuilles et tige)</i>
<b>Vaccinium ovatum</b>	Feuilles et rameaux et Tronc (PRA APHIS)	OUI	Garbelotto <i>et al.</i> , 2003 Goheen <i>et al.</i> , 2002 Storer <i>et al.</i> , 2001		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Feuilles		CSL Orlikowski & Szkuta, 2002	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 <i>Feuilles détachées sensibles</i>
<i>Vaccinium spp.</i>	Feuilles		NPPO Irlande	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 <i>Feuilles détachées de résistantes à sensibles suivant les espèces</i>
<i>Veronica spicata</i>	Feuilles		APHIS		
<b>Viburnum spp.</b>	Feuilles et rameaux et Tronc (PRA APHIS)	OUI	Werres <i>et al.</i> , 2001 Lane <i>et al.</i> , 2003 Husson <i>et al.</i> , 2007 RAPRA, COMTF, UK PRA 2003, ODA 2003...	OUI	Parke <i>et al.</i> , 2002 UK PRA, 2003 <i>Feuilles de V. tinus très sensibles</i> UK PRA 2003, Inman <i>et al.</i> , 2002 <i>Feuilles de V. opulus résistantes</i> Linderman <i>et al.</i> , 2006 <i>Feuilles sensibles</i> Inman <i>et al.</i> , 2003 <i>V. spp modérément sensibles</i>

## 4 Cartographie du risque

### 4.1 Choix du modèle

*P. ramorum* est considéré, aussi bien aux États-Unis qu'en Grande Bretagne comme une espèce en phase d'invasion loin d'avoir atteint sa distribution potentielle (Venette and Cohen, 2006 ; Kluza *et al.*, 2007 ; Linderman and Davis, 2007 ; Meentmeyer *et al.*, 2008 ; Spaulding and Rieske, 2011 ; Chadfield and Pautasso, 2012 ; Ireland *et al.*, 2013). De plus sa zone d'origine est très mal connue, même s'il a été suggéré qu'il est indigène dans les montagnes du nord de la péninsule indochinoise où il a été identifié (Sapa, Vietnam, IUFRO workshop Phytophthoras in wildland ecosystems, 2017). Il est de ce fait très imprudent d'utiliser un modèle de distribution avec des paramètres ajustés sur la présence connue de l'espèce dans l'ouest des États-Unis ou en Europe (Guo *et al.*, 2005, Kluza *et al.*, 2007) pour extrapoler le risque dans une autre zone géographique comme la France.

Des modèles basés sur la connaissance de l'effet des facteurs environnementaux sur l'oomycète paraissent plus pertinents. Deux de ces modèles ont été utilisés dans des situations assez variées, en Europe et en Amérique du Nord.

Le premier est basé sur le cadre générique de CLIMEX (Venette and Cohen, 2006 ; Sundheim *et al.*, 2009 ; Ireland *et al.*, 2013). La dernière version de ce modèle paramétrée par Ireland *et al.* (2013) fournit des prédictions assez pessimistes pour la France puisque la totalité de notre territoire est classée comme hautement favorable à *P. ramorum*. Toutefois, l'indice écoclimatique utilisé, avec un seuil assez faible, correspondrait plutôt à la capacité d'établissement de *P. ramorum* qu'à sa capacité à produire une épidémie importante. On peut noter que l'ensemble du territoire du Royaume Uni est également classé comme très favorable.

Le second modèle, développé et validé en Californie par Meentmeyer *et al.* (2004) a été utilisé pour l'Oregon et pour l'Europe (Vaclavik *et al.*, 2010, Sansford *et al.*, 2009). Ses conclusions, intégrées au projet RAPRA identifient principalement la Bretagne et le Sud-Ouest comme zones favorables à *P. ramorum* (Fig. 12), rejoignant les prédictions de Seidi *et al.* (2018) avec une autre approche de modélisation. Quelques zones de moindre amplitude présentent un risque de niveau équivalent à celui calculé pour le sud-ouest de l'Angleterre, dans les Ardennes et une petite frange en zone méditerranéenne.

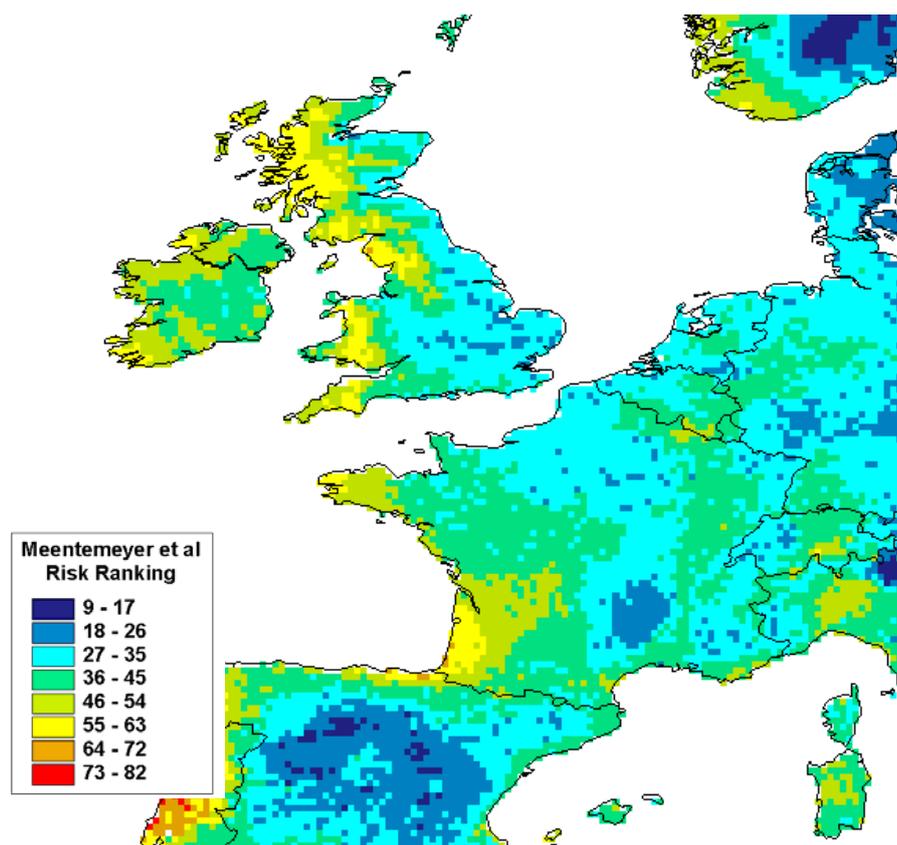


Figure 12 : Carte extraite de du rapport RAPRA (2009) avec zoom sur la France, présentant les résultats de l'application du modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) pour le risque associé à *P. ramorum* en fonction du climat.

Nous avons choisi de privilégier ce modèle dans la suite du travail car il offre un cadre cohérent pour synthétiser l'effet du climat et de la disponibilité en hôtes compétents sur la distribution potentielle de *P. ramorum*, ce qui n'est pas le cas du modèle basé sur CLIMEX. La cartographie de la compétence n'avait pas été réalisée dans le cadre de RAPRA. Pour la partie climatique, il nous a semblé important de revisiter l'application du modèle de Meentemeyer pour l'Europe, la France en particulier, en examinant notamment la sensibilité aux données météorologiques utilisées et d'éventuelles adaptations du modèle liées aux conditions locales.

#### 4.2 Carte de compétence de la végétation pour *P. ramorum*

Un des avantages du modèle développé par Meentemeyer *et al.* (2004) est de proposer une méthode pour caractériser la compétence de la végétation, c'est-à-dire sa capacité à permettre la multiplication de l'oomycète et pour combiner cette information avec l'information sur le caractère favorable du climat.

Des scores de 1 à 10 sont attribués aux différentes espèces ligneuses, en fonction des données de la bibliographie résumées dans les sections précédentes. Le score attribué est directement relié à la classe de compétence qui a été définie dans le Tableau 8. Comme indiqué précédemment, les espèces arbustives ont systématiquement une classe de compétence à un niveau au-dessous de celle des espèces d'arbres comparables du point de vue de la production d'inoculum. Ceci a également été appliqué aux stades jeunes des arbres : score de 5 pour les *Larix*, de 3 pour le châtaignier et chêne vert et de 2 pour *Q. cerris*, *Q. rubra*, robinier et frêne quand ceux-ci sont des semis ou des arbustes.

**Tableau 8 : Score de compétence des espèces forestières**

Essence	Nom latin	Compétence	Score Co
Mélèzes	<i>Larix kaempferi, L. eurolepis, L. decidua</i>	Forte	10*
Châtaignier	<i>Castanea sativa</i>	Modérée à forte	5*
Chêne vert	<i>Quercus ilex</i>	Modérée à forte	5*
Rhododendron	<i>Rhododendron ponticum</i>	Modérée à forte	5
Arbousier	<i>Arbutus unedo</i>	Modérée à forte	5
Frêne commun	<i>Fraxinus excelsior</i>	Modérée	3*
Robinier	<i>Robinia pseudoacacia</i>	Modérée	3*
Chênes	<i>Quercus cerris, Q. rubra</i>	Modérée	3*
Nerprun	<i>Rhamnus alaternus</i>	Faible à modérée	2
Viorne	<i>Viburnum tinus</i>	Faible à modérée	2
Callune	<i>Calluna vulgaris</i>	Faible à modérée	2
Lilas	<i>Syringa vulgaris</i>	Faible à modérée	2
Myrtille	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Faible à modérée	2

\*Score réduit si strate arbustive

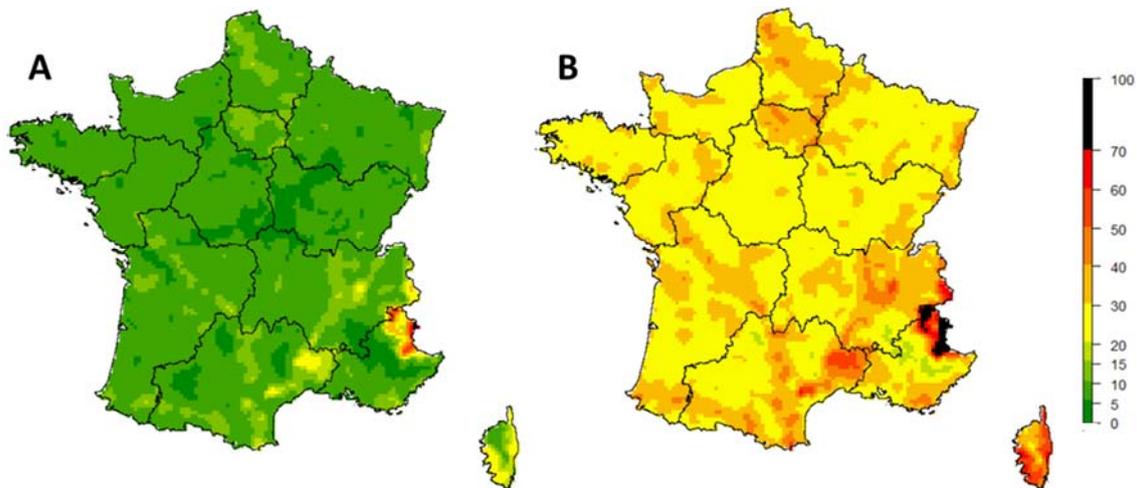
Un score a alors été attribué à la communauté végétale présente dans toutes les placettes notées par l'IFN de 2005 à 2016 (environ 77000 placettes). Le score de la placette a été calculé comme la somme des scores des espèces présentes pondérés par l'importance de leur présence. Celle-ci a été appréciée selon la proportion de la surface terrière que représente l'espèce pour les arbres et selon le coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet de l'espèce pour les espèces ligneuses du sous-étage (0.025, 0.15, 0.375, 0.625 et 0.825 pour les coefficients de 1 à 5). La présence des essences d'arbres dans le sous-étage (semis à arbustes) a été prise en compte comme expliqué ci-dessus.

Le score de compétence d'une placette est donc :

$$CO_i = (100/15) \times (\sum_j (Co_j \times Pst_{ij}) + \sum_k (Co_k \times AD_{ik}))$$

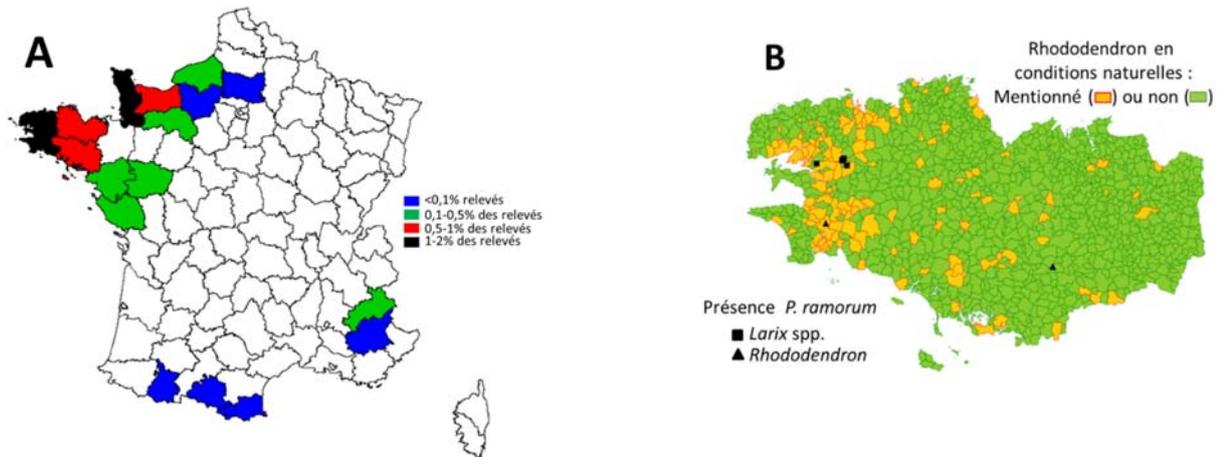
Avec  $Co_j$  et  $Co_k$ , les scores de compétence des arbres  $j$  et des ligneux de sous-étage  $k$ ,  $Pst_{ij}$ , la proportion de l'essence  $j$  dans la surface terrière de la placette  $i$  et  $AD_{ik}$ , l'abondance dominance de l'espèce ligneuse de sous-étage  $k$  dans la placette  $i$ . L'indice  $CO_i$  est dimensionné pour varier de 0 à 100 (la valeur de 15 représente la note de compétence de végétation maximale attribuable à une placette). Les scores des placettes ont alors été analysés par un modèle hiérarchique bayésien avec dépendance spatiale pour estimer un effet spatial lissé (modèle mis en œuvre avec INLA avec une distribution Beta). Seuls les points d'échantillonnage avec présence de forêt sont pris en compte. Le résultat représente donc seulement la compétence moyenne des peuplements forestiers pour *P. ramorum*.

La figure 13a montre la carte de compétence ainsi produite. La compétence moyenne des peuplements forestiers est forte surtout dans les Alpes du Sud (mélézin) et, à un moindre degré, dans le Languedoc et en Corse (zones denses en chênes verts, châtaigniers et/ou arbousiers).



**Figure 13 : Compétence de la végétation des peuplements forestiers (COi) pour *P. ramorum*. A. valeur moyenne B. quantile 95%. La carte est obtenue après lissage par une analyse avec un modèle hiérarchique bayésien spatial et le quantile 95% est calculé selon les paramètres de la distribution Beta qui ont été estimés (moyenne et précision).**

Il peut paraître surprenant que la végétation du Finistère soit caractérisée comme relativement peu compétente alors que c'est là qu'une épidémie se développe en milieu naturel. Cette carte ne représente qu'une situation moyenne et ne renseigne donc que sur le niveau global du risque en Finistère et ailleurs en France. Cela serait un contresens d'en déduire que des peuplements à forte compétence n'existent pas en Bretagne et qu'aucune épidémie ne peut s'y développer. La présence de peuplements présentant un risque épidémique est mieux représentée par la carte du quantile 95% du score de compétence qui renseigne sur les 5% des peuplements locaux les plus compétents. Il faut noter que le Finistère reste une région à risque relativement limité sur la base de ce critère (fig. 13b). À titre d'exemple, dans un périmètre de 30 km autour des peuplements de mélèzes affectés dans le foyer de Sizun, on note la présence de châtaigniers dans l'étage dominant de 21% des placettes IFN et dans le sous étage de 36% d'entre elles. Les autres végétaux présents ayant un niveau de compétence significatif sont la myrtille (19%), la callune (13%), le frêne (5%), le mélèze (3%) et le rhododendron (2%). On note donc que *R. ponticum* est très peu présent en forêt et influence peu la compétence calculée. Toutefois, il faut noter que cette carte de compétence ne représente que la végétation forestière sans intégrer l'importance locale des peuplements forestiers ou la compétence de la végétation non forestière (haies, parcs et jardins par exemple). En particulier, *R. ponticum* est présent dans le milieu naturel de façon plus marquée dans le Finistère où cette espèce est considérée comme une espèce exotique envahissante (Fig. 14). D'autres ligneux à forte compétence tels que les châtaigniers ou frênes dans les haies pourraient aussi être sous-estimés dans la figure 14 car potentiellement abondants dans la végétation non forestière. Il est ainsi possible que les relais entre forêt et rhododendrons cultivés en parcs, jardins ou pépinières aient été particulièrement abondants dans le Finistère.



**Figure 14 : Carte de la présence de rhododendron en milieu naturel. A. selon les données de l'Inventaire National Forestier (2005-16), B. selon les données du Conservatoire Botanique National de Brest. La présence de *P. ramorum* rapportée par le DSF est indiquée sur cette carte.**

Une analyse de sensibilité a été réalisée pour mesurer l'impact de la forte incertitude constatée sur la connaissance de la compétence des ligneux présents en France. Des cartes ont été réalisées en modifiant les scores du mélèze européen (score Co de 5 au lieu de 10 pour *L. decidua*), du châtaignier (score de 10 au lieu de 5) ou du chèvrefeuille (score de 2 au lieu de 0). La troisième carte est réalisée pour tenir compte du fait que la connaissance est lacunaire sur beaucoup d'espèces ligneuses du sous étage. Le chèvrefeuille, *Lonicera periclymenum*, a été choisi car il a une présence importante (un tiers des relevés IFN sur la France et 50% des relevés bretons) et bien que peu sensible au niveau foliaire pourrait permettre la sporulation de *P. ramorum* (Sansford *et al.*, 2009). Cette analyse permet d'explorer ce qui se passerait si un ligneux de sous-étage fréquent jouait un rôle significatif dans la transmission de la maladie. Sans surprise, si le score de *L. decidua* est réduit, la végétation des Alpes du sud apparaît comme nettement moins favorable au développement de *P. ramorum* (Fig. 15 a et b). Par contre, si le châtaignier présentait une compétence plus importante que celle envisagée précédemment, les conséquences seraient importantes (Fig 15 c et d). Une bande de végétation forestière à forte compétence apparaît alors du sud de la Bretagne à la Montagne noire, puis du sud des Cévennes vers l'ouest de l'Isère correspondant à une présence de châtaigniers importante. Ceci représente un corridor potentiel de propagation pour *P. ramorum*. Enfin, si un ligneux courant du sous-étage comme le chèvrefeuille présentait une compétence significative, cela favoriserait globalement la propagation de l'épidémie, avec une compétence augmentée assez nettement, même si la localisation des zones les plus à risque ne serait que peu modifiée (Fig. 15 e et f).

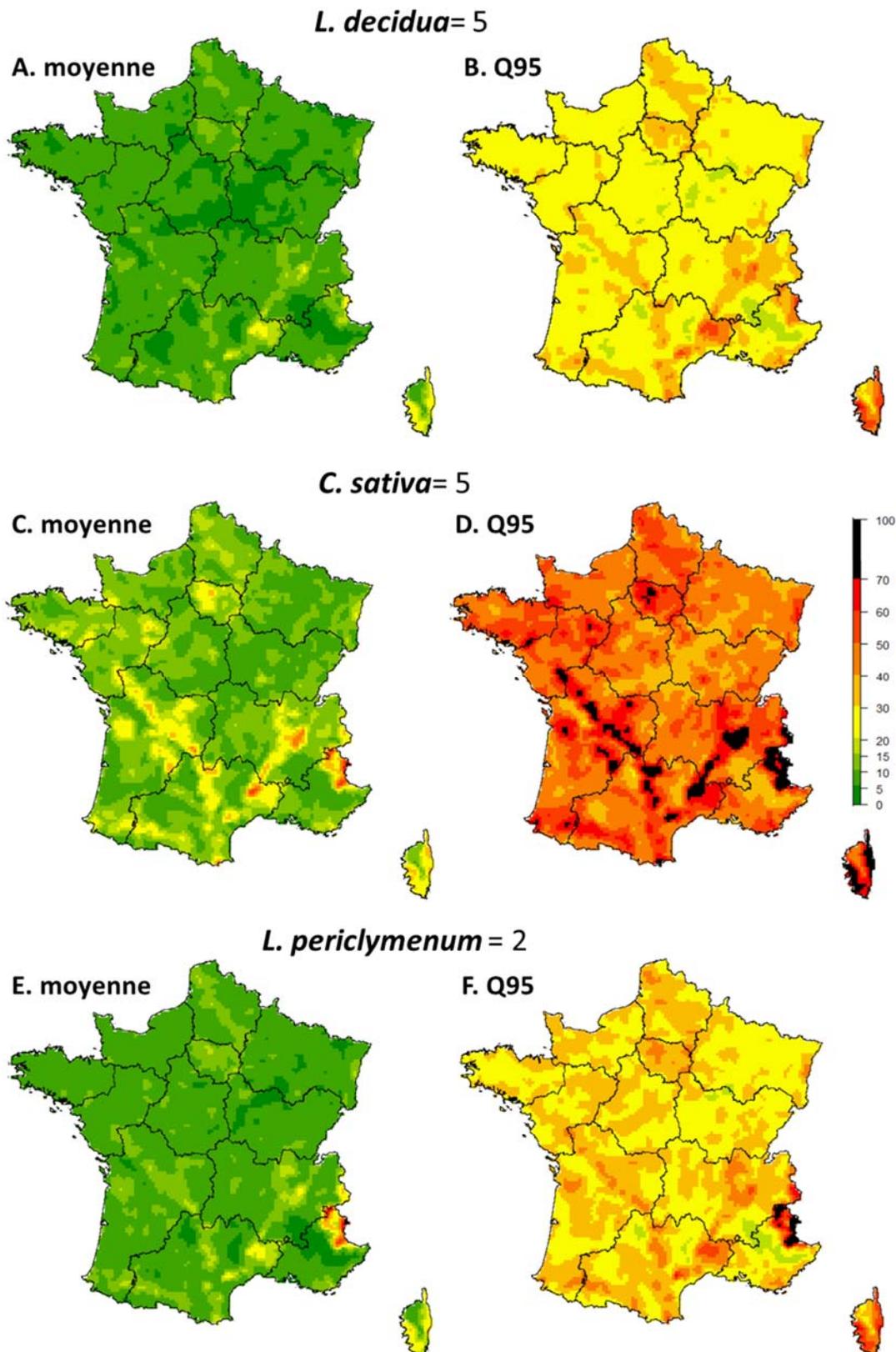


Figure 15 : Analyse de la sensibilité du score de compétence de la végétation des peuplements forestiers pour *P. ramorum* aux scores de certaines espèces. Modification des scores par rapport à la carte présentée en Figure 12 pour *L. decidua* (A et B, Co=5), *C. sativa* (C et D, Co=10) et *L. periclymenum* (E et F, Co=2). Le quantile 95% est calculé selon les paramètres de la distribution Beta qui ont été estimés (moyenne et précision).

### 4.3 Cartographie climatique : adaptation du modèle de Meentemeyer et al. (2004)

#### 4.3.1 Description du modèle

Le modèle développé par Meentemeyer *et al.* (2004) est basé sur des scores représentant à parité égale le caractère plus ou moins favorable du climat pour *P. ramorum* et la disponibilité locale en hôtes compétents.

La partie climatique consiste en un calcul de scores mensuels qui reflètent les moyennes de températures maximales et minimales journalières, les moyennes d'humidité relative de l'air et la somme des précipitations selon le barème présenté en Tableau 9. Ces scores ( $Sc_i$ ) sont moyennés pour déterminer le caractère favorable du mois  $i$  avec un poids relatif qui dépend du paramètre climatique (2 pour les précipitations  $sP_i$  et la moyenne de températures maximales journalières  $mTX_i$ , 1 pour l'humidité relative de l'air  $mHR_i$  et la moyenne de températures minimales journalières  $mTN_i$ ) :

$$Sc_i = (100/26) \cdot (2 \cdot sP_i + 2 \cdot mTX_i + mHR_i + mTN_i)$$

Ces scores sont calculés pour les mois de Décembre à Mai, qui correspondent à la période de sporulation de *P. ramorum* en Californie et le score final pour un site donné est calculé comme la moyenne des scores mensuels et dimensionné pour varier entre 0 et 100 (26 est la valeur maximale atteinte par la quantité  $2 \cdot sP_i + 2 \cdot mTX_i + mHR_i + mTN_i$ ).

Dans le projet RAPRA (Sansford *et al.*, 2009), les données climatiques utilisées pour calculer les scores sont celles de la Climate Research Unit en utilisant la base de données sur l'Europe avec une grille de 10' en longitude et latitude et la période de 1961 à 1990 (<http://www.cru.uea.ac.uk/>). Cette base de données ne comporte pas les humidités relatives de l'air et ce paramètre a donc été omis du score :

$$Sc_i = (100/21) \cdot (2 \cdot sP_i + 2 \cdot mTX_i + mTN_i)$$

(21 est la valeur maximale atteinte par la quantité  $2 \cdot sP_i + 2 \cdot mTX_i + mTN_i$ )

**Tableau 9 : Scores utilisés pour les variables climatiques dans le modèle de Meentemeyer et al. (2004)**

Score	Précipitation <sup>a</sup> (mm)	Température maximale <sup>b</sup> (°C)	Humidité relative de l'air <sup>c</sup> (%)	Température minimale <sup>b</sup> (°C)
5	>125	18–22	>80	-
4	100–125	17–18 ou 22–23	75–80	-
3	75–100	16–17 ou 23–24	70–75	-
2	50–75	15–16 ou 24–25	65–70	-
1	25–50	14–15 ou 25–26	60–65	>0
0	<25	<14 ou >26	<60	<0

<sup>a</sup> Totaux mensuels, <sup>b</sup> Moyennes des maxima-minima journaliers, <sup>c</sup> Moyenne mensuelle

Les données climatiques utilisées pour notre travail sont celles de la CRU (Climate Research Unit, 1961-2000, grille de 10' sur l'Europe) et celles de la base Chelsa (<http://chelsa-climate.org>), disponibles à haute résolution (30", c'est-à-dire environ 1 km) à l'échelle mondiale pour les moyennes mensuelles de températures (maximaux et minimaux journaliers) et les précipitations pour la période 1979 – 2013. Les humidités relatives de l'air n'étant pas disponibles pour les données de la base Chelsa, le calcul a été fait comme pour les données de la base CRU. Enfin, pour la France, nous avons utilisé les données Safran (période 1985-2015), disponibles comme données journalières sur une grille moins serrée de 8 x 8 km mais avec disponibilité des données d'humidité relative de l'air.

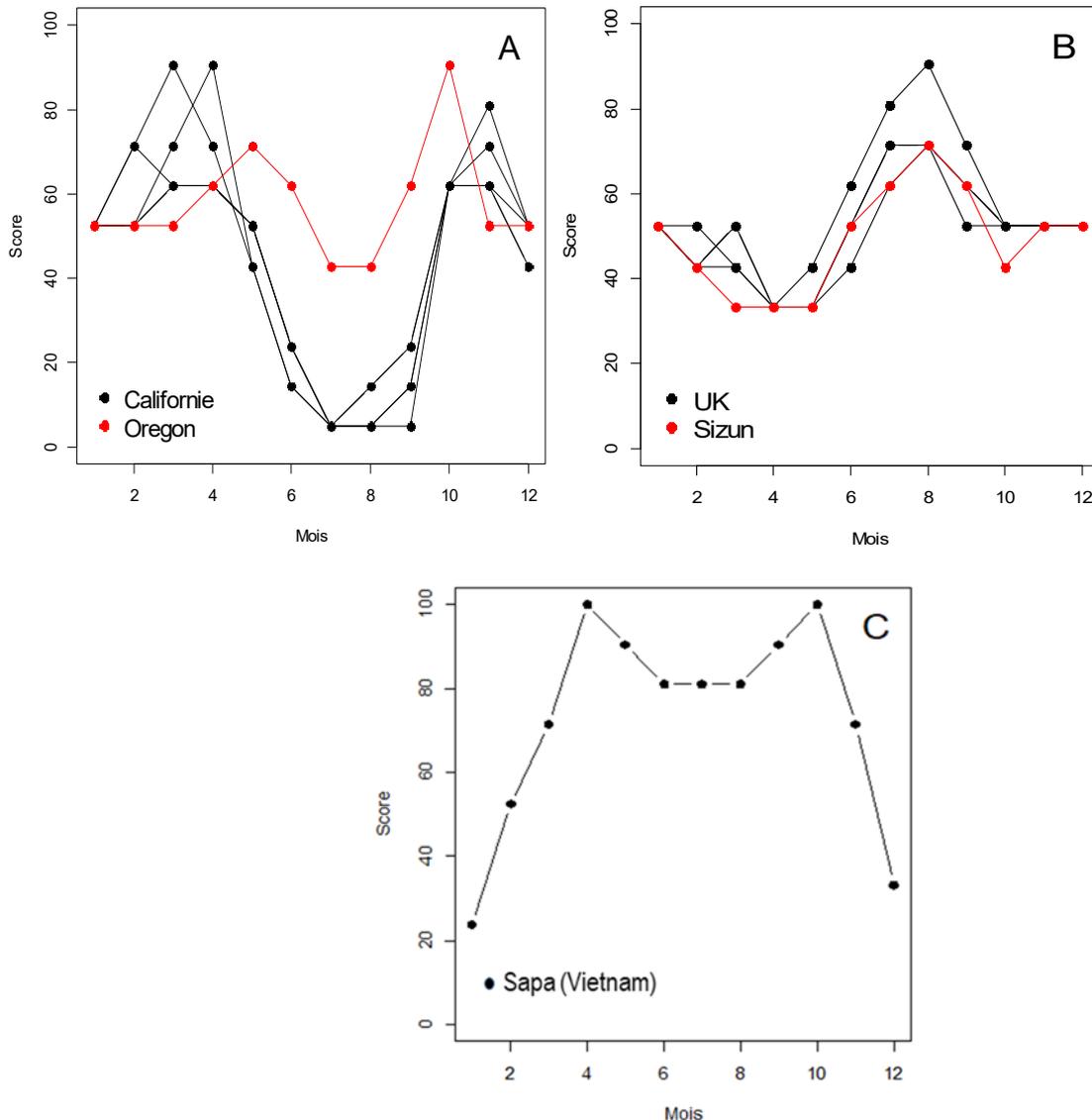
### 4.3.2 Différents climats avec présence de *P. ramorum* en écosystèmes naturels

#### *Ouest des États-Unis*

Le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) a été utilisé en Californie et en Oregon pour déterminer l'aire potentielle de présence de *P. ramorum*. Dans les 2 cas, ce modèle a donné des résultats satisfaisants, les points de présence effective de *P. ramorum* étant correctement assignés comme favorables à hautement favorables à son développement. De plus, les prédictions faites en Californie en 2004 ont pu être comparées à l'évolution de la maladie dans les 10 à 15 années suivantes. Cette évaluation du modèle montre que la probabilité d'invasion ultérieure par *P. ramorum* est prédite de façon acceptable (Meentemeyer *et al.*, 2008). Le score mensuel calculé indique une tendance saisonnière très marquée dans les sites californiens montrés en Figure 16, avec un hiver, d'Octobre à Mai favorable à la maladie (hiver méditerranéen doux et humide) et un été trop sec et trop chaud beaucoup moins favorable. Il a été montré par plusieurs auteurs que la contrainte estivale est forte, avec un arrêt de la sporulation et une survie dans les feuilles infectées de *Umbellularia californica* qui diminue notablement dans la saison (Davidson *et al.*, 2008, Fichtner *et al.*, 2007, Fichtner *et al.*, 2009). Cette période très défavorable n'empêche pas le redémarrage de l'épidémie à l'automne.

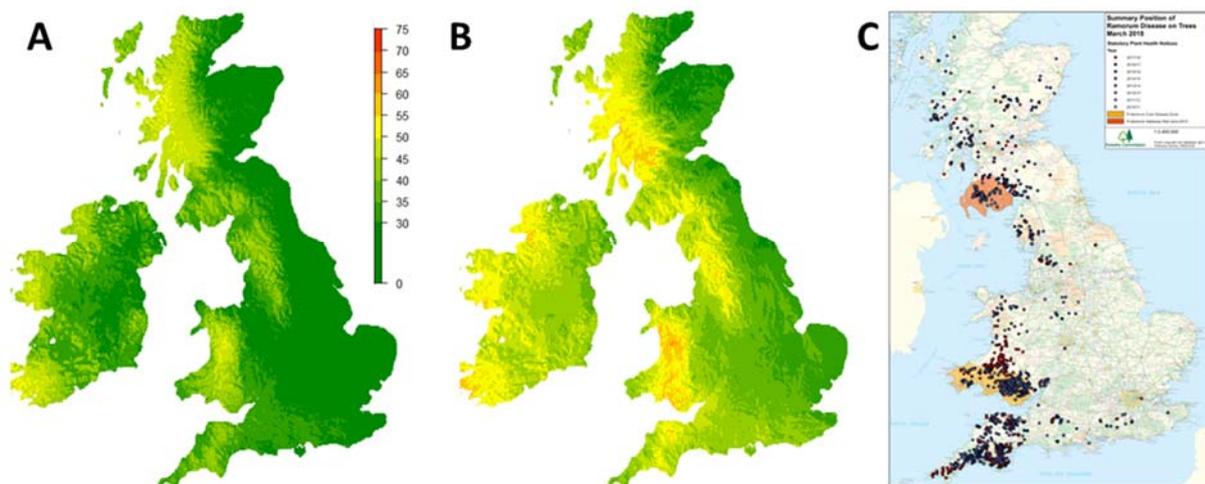
#### *Europe*

En Europe, *P. ramorum* a été trouvé en milieu naturel surtout sur la façade ouest de la Grande-Bretagne et dans des parcs et jardins de différents pays (en particulier Grande-Bretagne, Pays-Bas et Norvège). Le climat des zones européennes où *P. ramorum* provoque des épidémies en milieu naturel est très différent de celui où il est présent dans l'ouest des États-Unis. En effet, la figure 16b montre que les périodes favorables à la multiplication de l'oomycète, d'après les scores calculés avec le modèle de Meentemeyer, se situent durant l'été et le début de l'automne avec des conditions suffisamment chaudes et humides alors que l'hiver est trop frais pour être favorable, que ce soit sur la façade ouest de la Grande-Bretagne ou dans le Finistère. Les données d'observation sur la période de sporulation de *P. ramorum* en Grande-Bretagne sont fragmentaires mais vont dans ce sens (sporulation du printemps à l'automne avec un pic vers Octobre et Novembre, J. Webber, communication personnelle). Ce point reste toutefois insuffisamment documenté.



**Figure 16: Scores mensuels du modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) en utilisant les données climatiques Chelsa (1979-2013) pour 3 zones géographiques, A. Amérique du Nord-Ouest : 3 sites en Californie et un en Oregon, B. Europe de l'Ouest : 3 sites en Grande-Bretagne (Sud Ecosse, Pays de Galles et Cornouailles) et un site en France (Sizun, Finistère = foyer sur mélèzes), C. Vietnam : Sapa, localité où *P. ramorum* a été détecté.**

Dans le projet RAPRA, le modèle de Meentemeyer a été appliqué sans adaptation au climat de l'Europe atlantique, avec un calcul du score sur la période de Décembre à Mai, ce qui paraît peu pertinent au vu des résultats de la figure 16. Toutefois, la figure 17 montre que prendre en compte la période de Décembre à Mai ou l'ensemble de l'année modifie finalement assez peu la cartographie du risque, même si prendre en compte la saison de végétation conduit logiquement à des scores de risque globalement plus élevés, puisqu'il s'agit de la période la plus favorable à *P. ramorum*. L'ordre de grandeur des scores les plus élevés (60-65) correspond aux scores obtenus avec les mêmes données et calculs pour les zones de Californie et Oregon où le SOD est mentionné (résultat non montré). Les zones avec présence de foyers de *P. ramorum* correspondent globalement bien aux zones identifiées comme favorables pour la maladie (Fig 17c).



**Figure 17 : Carte du risque de *P. ramorum* en fonction du climat selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) -sans humidité relative- pour la Grande-Bretagne (Données climatiques Chelsea, 1979-2013). A. Pour les mois de Décembre à Mai. B. Pour l'année entière. C. Localisation des foyers de *P. ramorum* sur Mélèzes en Grande-Bretagne en 2018 (les zones oranges claires et foncées représentent les secteurs où une quarantaine stricte n'est plus appliquée car *P. ramorum* est trop répandu).**

Il n'existe pas, en Grande-Bretagne, de contrainte forte sur la survie durant la période défavorable qui est ici l'hiver. Il a été montré que *P. ramorum* supporte bien les périodes de gels modérés qui caractérisent le climat océanique de l'Europe. Il existe en effet des données sur sa survie à températures négatives en conditions contrôlées. Les chlamydospores de *P. ramorum* survivent bien à une exposition de 1 à 7 jours à des températures de 0 à -2°C *in vitro*, mais elles ne survivent pas après 1 jour à -10°C (Tooley *et al.*, 2008 ; Turner *et al.*, 2005). L'inoculum présent dans des tissus foliaires infectés persiste bien mieux, puisque *P. ramorum* peut être ré-isolé à partir de 100% de disques foliaires de rhododendron exposés 7 jours dans du sol à -10°C (Tooley *et al.*, 2008). L'inoculum de *P. ramorum* présent dans des feuilles de rhododendron ou de lilas a une survie d'environ 50% après une exposition dans de la litière à la surface d'un sol à 4 mois d'hiver dans les conditions Britanniques (hiver 2003-04, relativement doux, mais avec un minimum de température de l'air à -9°C, Turner *et al.*, 2005). Enfin, il a été montré que *P. ramorum* peut s'établir en conditions semi-naturelles sur les côtes de la Norvège du Sud (Sundheim *et al.*, 2009, situation de parc et jardin), dans des conditions où la moyenne des températures minimales du mois le plus froid est de l'ordre -1 à -3°C (Données CHELSA, résultat non montré). En se basant sur l'ensemble de ces données, Ireland *et al.* (2013) n'intègrent un effet délétère des températures basses sur la survie de *P. ramorum* qu'avec un seuil très faible (-8°C de température moyenne hebdomadaire). Il faut toutefois rappeler que le modèle CLIMEX développé par Ireland *et al.* (2013) n'a pas pour ambition de décrire le risque épidémique, mais la probabilité d'établissement de populations naturalisées de *P. ramorum*, ce qui est notablement différent.

#### **Asie du Sud-Est**

En Asie du Sud-Est, la présence de *P. ramorum* a été confirmée à Sapa, dans les montagnes du nord du Vietnam où il a été suggéré qu'il est indigène (Webber, 2017, <https://www.forestresearch.gov.uk/news/finding-phytophthora-ramorum-in-the-natural-environment-of-north-vietnam/>). Un rapide examen du climat de cette région nous a donc paru utile. Les conditions climatiques sont très favorables à *P. ramorum* de Mars à Novembre, avec des pics au printemps et à l'automne (Fig. 16c). Si on regarde plus en détail les composantes du score, la part de la pluviométrie reste à 5 entre Avril et Octobre alors que la part de la température maximale journalière oscille entre 3 et 5 durant cette période. La période défavorable est courte, de Décembre à Février avec des scores de pluviométrie et de température maximale journalière de 1

à 2. Il n'y a pas de périodes avec températures au-dessous de 0°C de façon durable : la moyenne des températures minimales journalières du mois le plus froid reste toujours au-dessus de 0°C.

#### 4.3.3 Utilisation du modèle pour la France

L'analyse précédente illustre la capacité de *P. ramorum* à se développer dans des climats très différents : montagne tropicale très arrosée avec une saison chaude présentant des températures modérées, climat méditerranéen à hivers doux et humides et étés très secs et chauds ou zone océanique à hivers doux et étés frais et humides. Le modèle développé par Meentemeyer *et al.* (2004) donne des résultats satisfaisants dans ces 3 climats très contrastés. Par contre, l'utiliser sans adaptation comme cela a été fait dans le projet RAPRA apparaît peu pertinent puisque les périodes favorables au développement de *P. ramorum* ne sont pas les mêmes dans les climats de l'ouest des États-Unis et en Bretagne. Il faut donc adapter la période. Il a été choisi de prendre l'ensemble de l'année car la France se caractérise par des climats très contrastés (océanique, semi-continentale, méditerranéen) et le choix d'une période restreinte comme par exemple de Mai à Novembre serait difficile à justifier pour l'ensemble de ces climats.

Une limite potentielle du modèle de Meentemeyer est l'absence de prise en compte explicite des contraintes de survie. La période défavorable que représente l'été n'est pas intégrée dans le modèle, initialement conçu pour le climat californien. L'hypothèse sous-jacente est qu'il reste toujours suffisamment d'inoculum primaire en début de saison favorable pour permettre à un agent pathogène capable d'une très forte multiplication asexuée de provoquer une épidémie si les conditions durant cette saison sont favorables. Il s'agit là d'une hypothèse fréquente en pathologie végétale, mais qui peut être irréaliste en conditions limites (limite d'aire climatique, station défavorable, faible densité d'hôtes compétents). Les contraintes liées au froid, aux températures chaudes et au stress hydrique sont par contre intégrées dans le modèle CLIMEX développé par Ireland *et al.* (2013) pour *P. ramorum* au niveau mondial. Selon les résultats de ces auteurs, ces contraintes seraient trop faibles sur le territoire Français pour empêcher un établissement de populations naturalisées de *P. ramorum* (Fig. S1, S4, S5 in Ireland *et al.*, 2013). Toutefois, comme cela a déjà été souligné, il reste possible que certaines de ces contraintes puissent limiter l'ampleur de l'épidémie qui pourrait être induite. Nous n'avons pas testé d'adaptation du modèle pour la contrainte de survie estivale en conditions sèches et caniculaires car le modèle de Meentemeyer fonctionne bien pour le climat californien de type méditerranéen (80% des mentions de maladie observée sont dans les zones prédites à risque modéré à très fort).

Il a toutefois paru intéressant de tester la sensibilité du modèle à une contrainte de survie durant les gels hivernaux. Pour cela, nous nous sommes inspirés de ce qui est fait dans le modèle CLIMEX : le score moyen annuel a été multiplié par un coefficient de survie qui dépend de la moyenne des températures minimales journalières du mois le plus froid : 1 pour des valeurs au-dessus de -1, 0.8 de -1 à -2.5, 0.6 de 2.5 à -5°C, 0.4 de -5 à -7.5°C et 0.2 au-dessous de -7.5°C. Il s'agit là d'une hypothèse haute avec un effet beaucoup plus important des températures négatives sur la survie hivernale de *P. ramorum* que celui considéré par Ireland *et al.* (2013). La figure 18 montre que ceci pourrait avoir des effets notables dans les massifs montagneux.

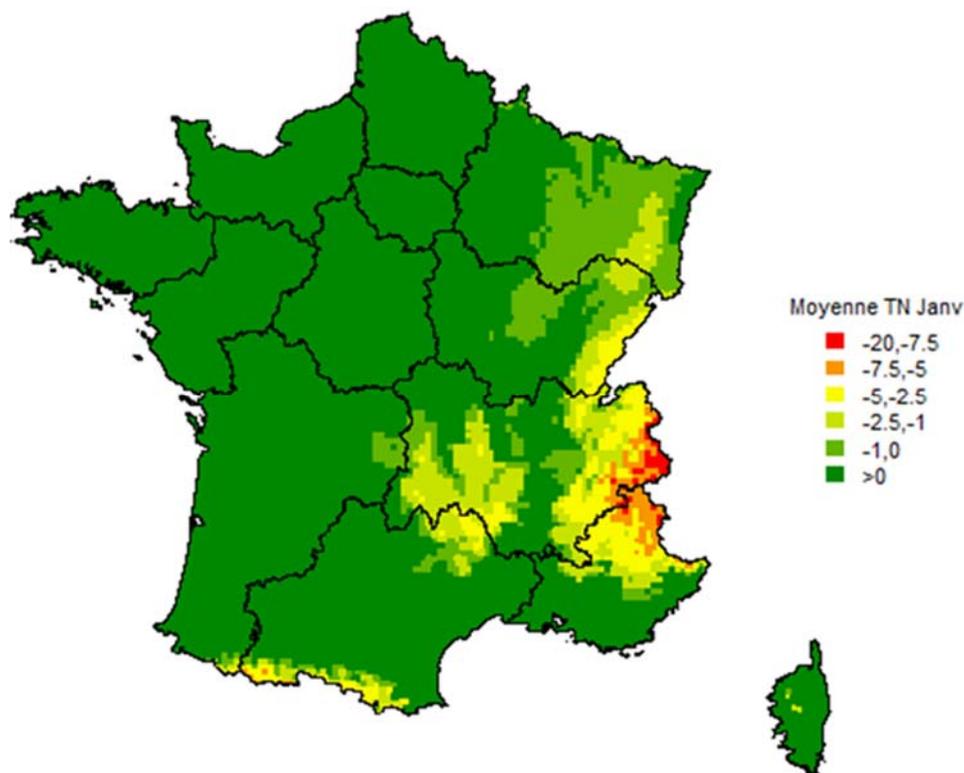


Figure 18 : Moyenne des températures minimales de Janvier (Données climatique Safran, 1985-2016).

#### 4.3.4 Résultats

##### **Comparaison des bases de données et des périodes d'évaluation**

La figure 19 montre les sorties du modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) pour 3 jeux de données météo recouvrant des périodes différentes (1960-90, 1979-2013 ou 1985-2006) et en excluant dans un premier temps l'humidité relative de l'air qui n'est disponible que pour les données SAFRAN. La carte de la figure 19a représente la sortie qui était disponible grâce au projet RAPRA, à l'échelle près. En effet, dans ce projet l'indice a été dimensionné pour varier entre les valeurs minimales et maximales observées en Europe alors que nous l'avons dimensionné pour avoir un indice théorique de 0 à 100, indépendamment des valeurs observées pour l'Europe ; ceci a été choisi afin de faciliter la comparaison entre les cartes. La figure 19a n'identifie de risque d'épidémie de *P. ramorum* que sur la façade atlantique, Aquitaine, Limousin et Bretagne. La prise en compte de l'année entière change notablement l'appréciation du risque (Fig 19d). En effet, outre le fait que le risque sur le Limousin et la Bretagne sont revus à la hausse, de nouvelles zones à risque important apparaissent (Ardennes, Jura et Pyrénées). La prise en compte d'autres données climatiques, sur une autre période (SAFRAN, 1985-2016, CHELSA, 1979-2013) modifie aussi notablement l'appréciation du risque avec une accentuation du caractère favorable à *P. ramorum* des massifs montagneux de l'est de la France et l'émergence d'un risque marqué sur la barre des Cévennes et sur la Montagne noire (Fig 19e et 19f). Une analyse supplémentaire montre que la différence ne vient pas de la période, mais d'une sous-estimation de la pluviométrie sur les massifs montagneux français dans le jeu de données du CRU (résultat non montré). Par contre, les sorties issues des données CHELSA et SAFRAN sont très cohérentes.

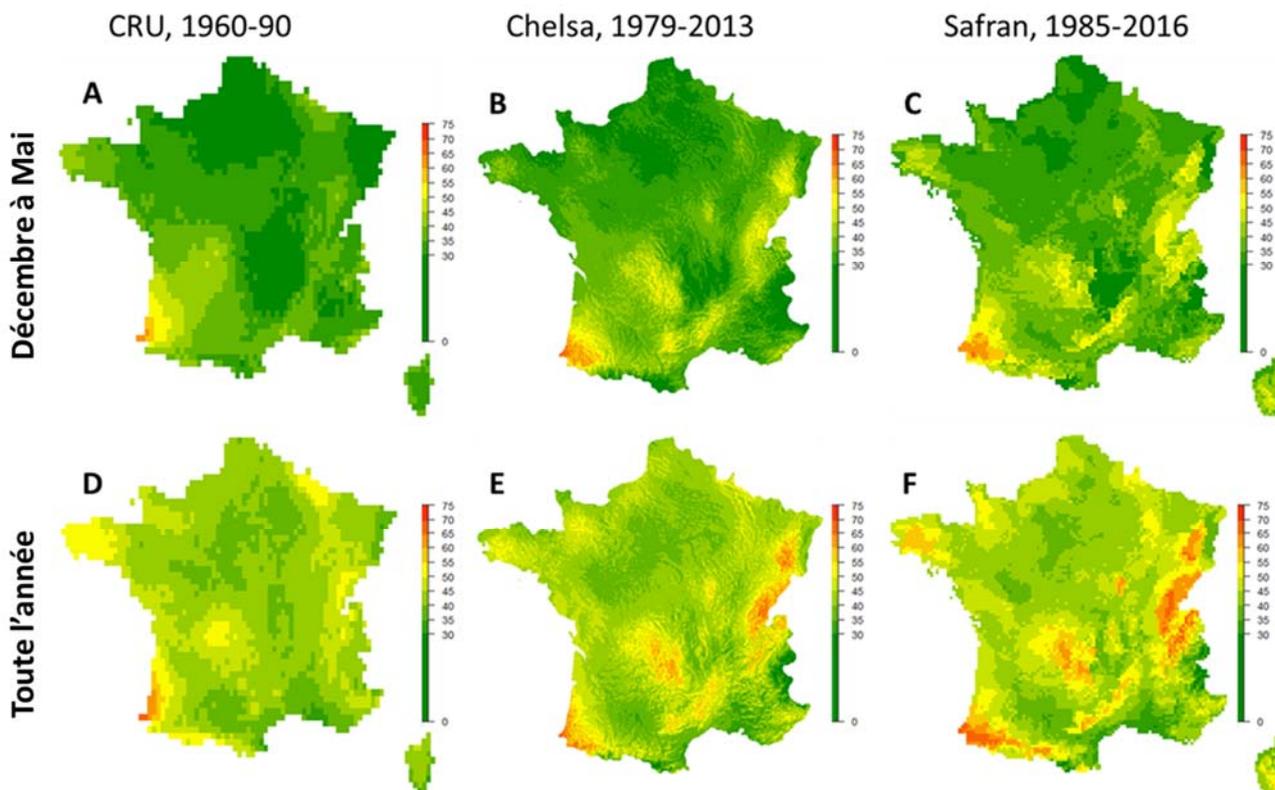
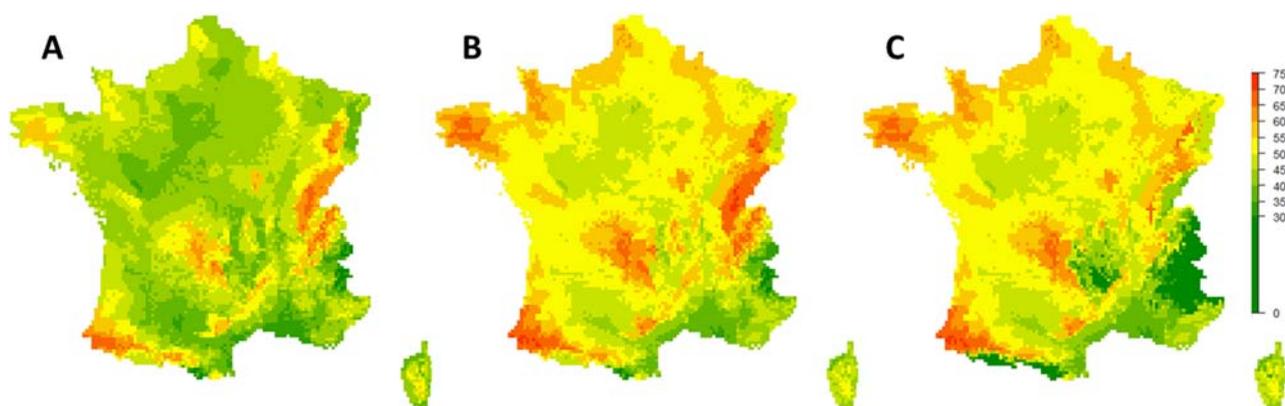


Figure 19 : Carte du risque de *P. ramorum* en fonction du climat (scores de risques  $Sc_i$ ) selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) pour la France. Les résultats du modèle sont présentés en utilisant plusieurs jeux de données climatiques (A et D, CRU Safran, 1960-90, B et E, CHELSA, 1979-2013, C et F, SAFRAN, 1979-2013) et deux périodes différentes pour le calcul (A, B et C, mois de Décembre à Mai, D, E et F, toute l'année). Pour permettre la comparaison, les calculs sont faits pour les 3 jeux de données en excluant l'humidité relative de l'air.

#### Résultat final des scores de risque

La cartographie des zones climatiquement favorables à *P. ramorum* a finalement été réalisée avec les données SAFRAN, pour la période 1985-2016 car nous disposons des données d'humidité de l'air (Fig. 20). La prise en compte de l'humidité relative de l'air dans le calcul du score ne change pas notablement la hiérarchisation des zones mais par contre accroît le score sur presque tout le territoire. Le sud des Alpes et la zone méditerranéenne restent toutefois à un niveau peu favorable. Le fait nouveau par rapport à la carte présentée dans le projet RAPRA avec le même modèle de Meentemeyer (mais sans adaptation de la période de sporulation et avec des données climatiques partielles et peu précises -cf supra) est qu'un risque significatif est identifié dans tous les massifs montagneux, notamment de l'est de la France (Vosges, Jura et nord des Alpes), dans le Morvan et sur la Montagne noire et les Cévennes, ainsi que sur toute la façade de la Manche, notamment dans le Cotentin. Le modèle est modérément sensible à la prise en compte d'une forte contrainte de survie hivernale (Fig. 20c). Le risque pourrait être réduit de ce fait sur les Alpes, le Jura et le sud de l'Auvergne. Ceci pointe sur un manque de connaissances sur l'effet de la survie hivernale qu'il sera difficile de réduire si *P. ramorum* ne s'étend pas jusqu'à des zones à hivers plus marqués.



**Figure 20 : Cartographie du caractère favorable du climat à *P. ramorum* selon le modèle adapté de Meentemeyer utilisant les données SAFRAN (1985-2016). A. En excluant l'humidité relative de l'air du calcul du score (carte F de la figure précédente), B. En incluant l'humidité relative de l'air, C. En incluant humidité relative de l'air et une contrainte de survie hivernale.**

Enfin, la Figure 21 montre la valeur du risque prenant en compte à la fois la compétence de la végétation forestière et le climat. Cet indice est calculé comme la moyenne des scores de compétence de la végétation ( $Sc_i$ ) et d'adéquation du climat aux besoins de *P. ramorum* ( $Co_i$ , Fig. 20b). La zone du mélézin alpin, avec sa végétation particulièrement compétente présente les valeurs les plus fortes, sauf si le score de compétence de *L. decidua* est diminué, malgré un climat assez peu propice. A l'inverse, le Jura présente un score de risque assez élevé avec un climat très favorable mais une végétation faiblement compétente. Au-delà, les zones en Bretagne, Limousin, Cévennes, Montagne noire, piémont pyrénéen notamment Pyrénées atlantiques, dans l'est de l'Isère et en Corse sont les zones où le risque est le plus notable, si le score de compétence du châtaignier est relevé.

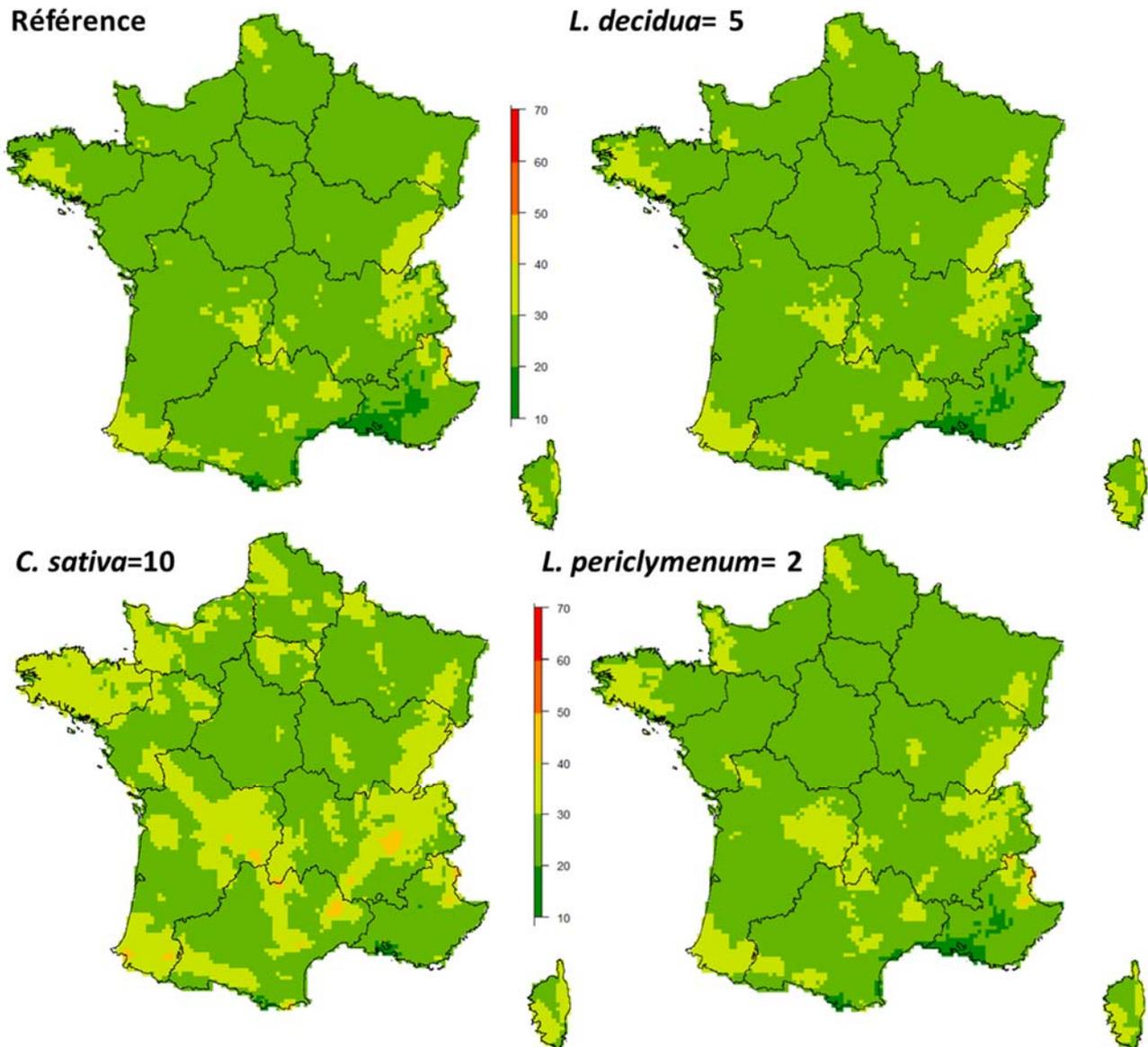
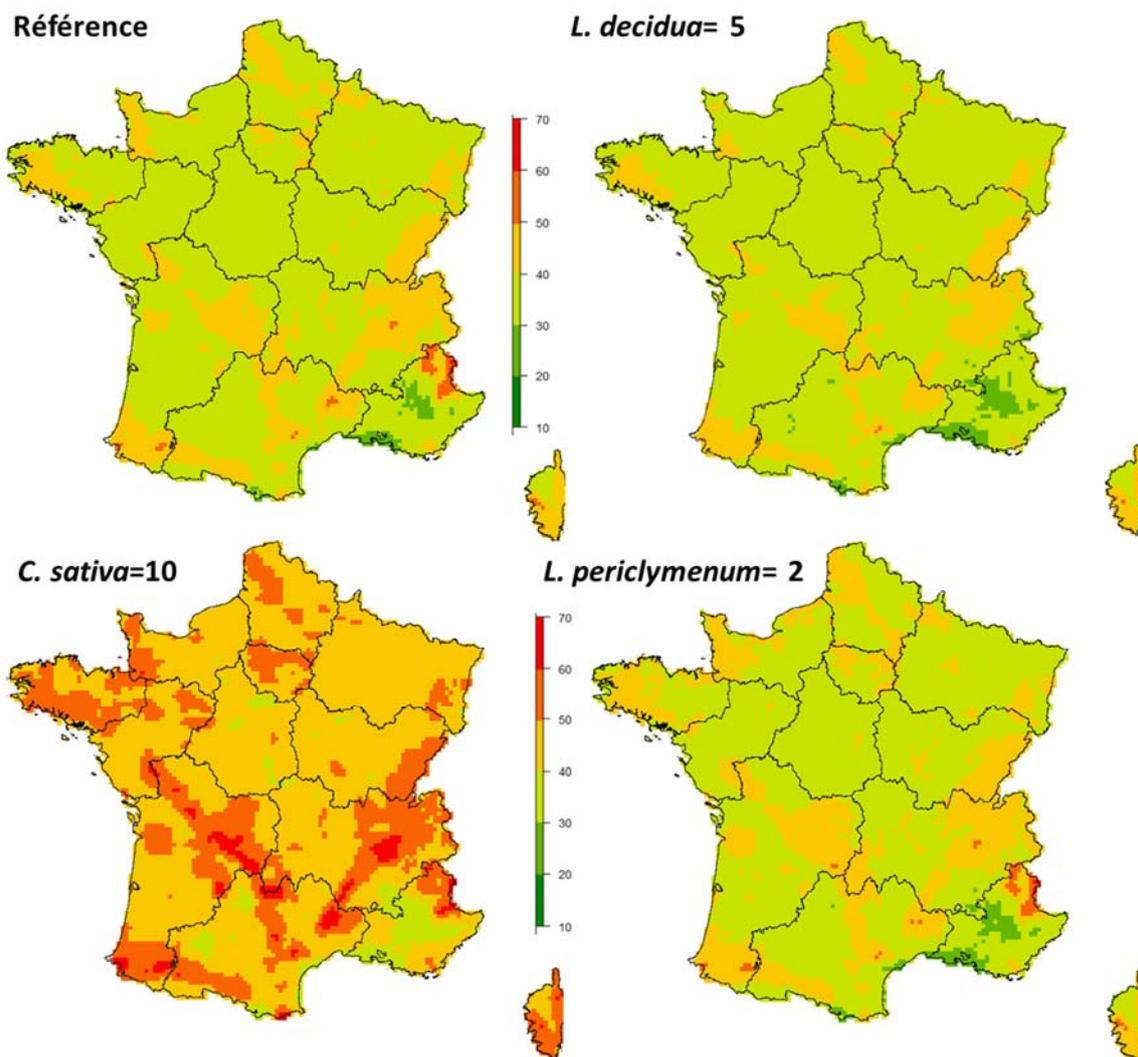


Figure 21 : Risque global (climat + compétence de la végétation) pour *P. ramorum* selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière (données SAFRAN de 1985-2016 et compétence de la végétation forestière selon données IFN 2005-16). Pour la carte de référence, les scores de compétence utilisés sont donnés dans le tableau 9. Les 3 autres cartes sont produites en modifiant le score de compétence pour l'espèce indiquée.

Ceci est particulièrement net quand les cartes construites avec le quantile 95% de la compétence sont considérées (Fig. 22).



**Figure 22 : Risque global (climat + compétence de la végétation) pour *P. ramorum* selon le modèle de Meentemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière en utilisant la carte du quantile 95 de la compétence de la végétation forestière (données SAFRAN de 1985-2016, Fig. 20b, et compétence de la végétation forestière selon données IFN 2005-16). Pour la carte de référence, les scores de compétence utilisés sont donnés dans le tableau 9. Les 3 autres cartes sont produites en modifiant le score de compétence pour l'espèce indiquée.**

La localisation des essences d'arbres identifiées comme présentant une compétence significative sur la carte du risque climatique (Fig. 20b) permet de mieux apprécier les enjeux (Fig. 23 et 24). On peut voir que les peuplements naturels de mélèzes (mélézin alpin) et le chêne vert sont très largement localisés dans des zones à faible risque, que cela soit dans les Alpes ou dans la zone méditerranéenne. Toutefois, les zones où le mélèze est le plus planté actuellement (Limousin ou Montagne noire par exemple) sont souvent des zones à climat favorable à *P. ramorum*. Pour le frêne, sa présence est assez diffuse sur tout le territoire, avec une importance particulière dans le nord et le nord-est, et il va être présent de façon significative dans toutes les zones à climat favorable à *P. ramorum*. Enfin le châtaignier est l'hôte dont la distribution est la plus en adéquation avec l'enveloppe climatique de *P. ramorum* (à l'exception des peuplements du Centre Ouest et de Dordogne). Cette adéquation entre distribution du châtaignier et climat favorable à *P. ramorum* est d'autant plus préoccupante que des symptômes sur châtaigniers indépendants de sources d'inoculum provenant des mélèzes sont actuellement signalés en Grande-Bretagne (Webber 2017).

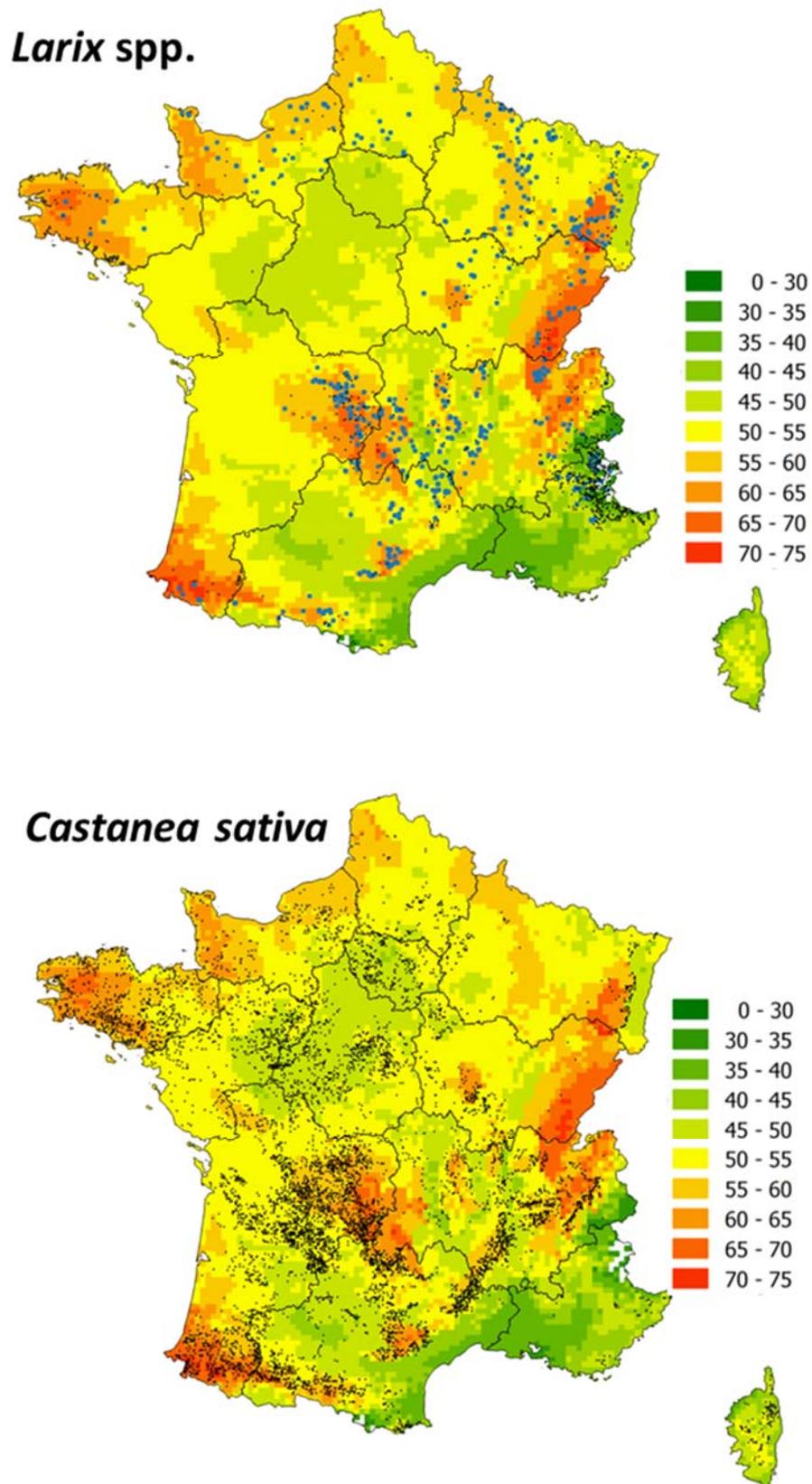


Figure 23 : Localisation de *Larix spp* et *Castanea sativa* (points noirs = données IFN, 2005-2016) sur la carte de risque climatique obtenue avec le modèle de Meetemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière utilisant les données SAFRAN (1985-2016, Fig. 19 b). Les carrés bleus pour la carte « *Larix spp.* » représentent les localisations des placettes mélèzes dans les enquêtes « plantations » DSF (2006-17).

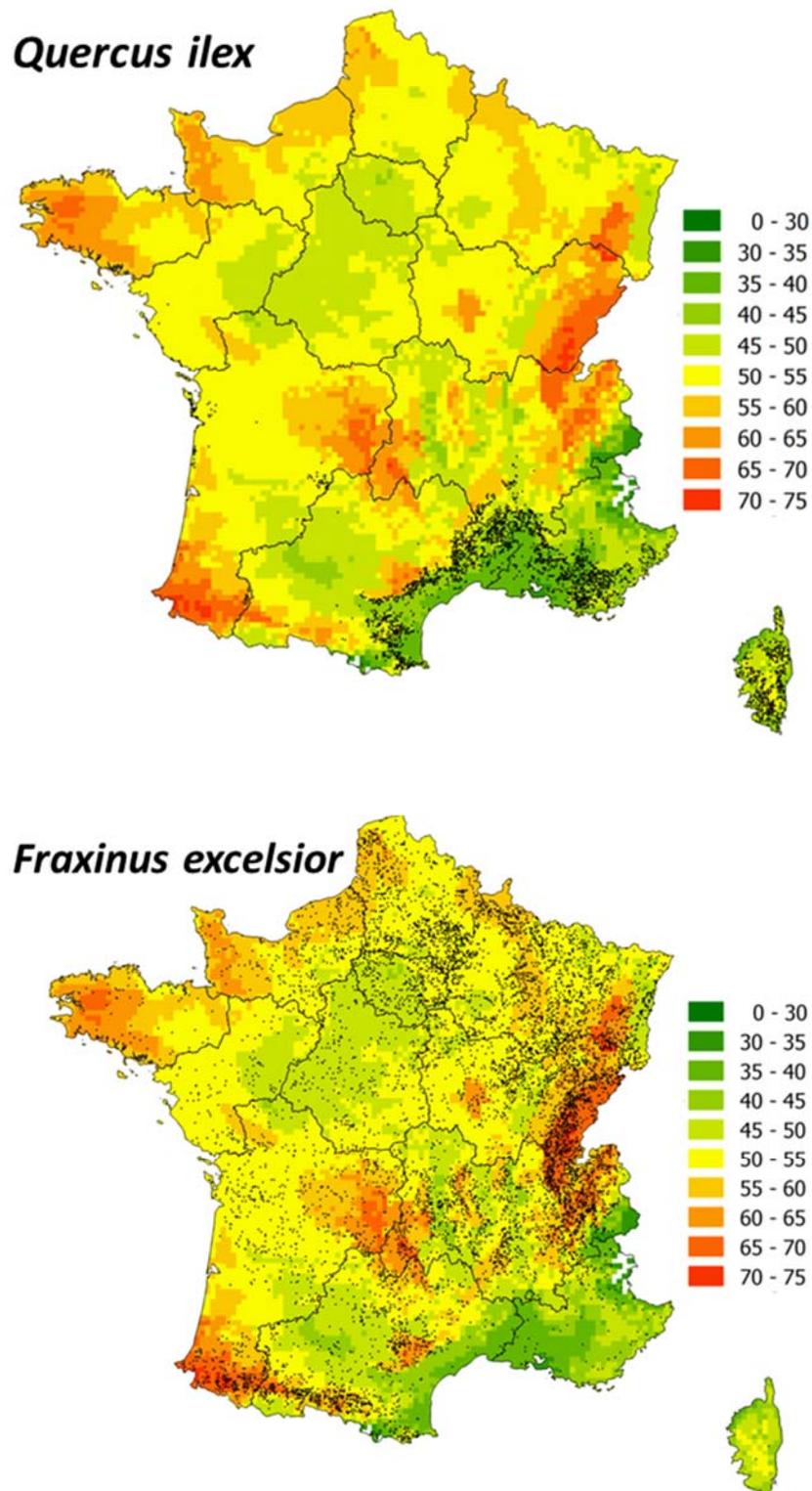


Figure 24 : Localisation de *Quercus ilex* et *Fraxinus excelsior* (points noirs = données IFN, 2005-2016) sur la carte de risque climatique obtenue avec le modèle de Meetemeyer *et al.* (2004) sur l'année entière utilisant les données SAFRAN (1985-2016, Fig. 19 b).

## 5 Facteurs anthropiques (hors effet changement climatique) favorisant l'établissement et la propagation de *Phytophthora ramorum*

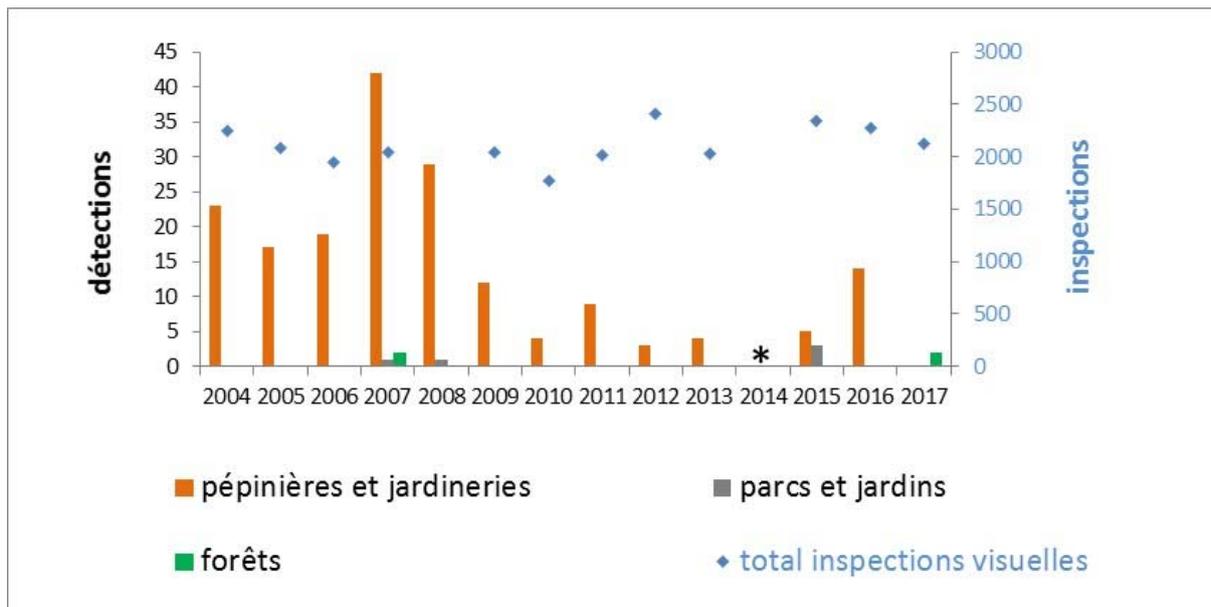
Le rôle du commerce des plants d'ornements, notamment via les **pépinières et jardinerie**s, dans l'introduction et l'établissement de *P. ramorum* aux États-Unis et en Europe a été démontré par plusieurs études épidémiologiques ou génétiques (Goss *et al.*, 2009 ; Grunwald *et al.*, 2012 ; Mascheretti *et al.*, 2008 ; Prospero *et al.*, 2009 ; Croucher *et al.*, 2013). Les pépinières constituent un environnement favorable au développement des *Phytophthora* en général et de *P. ramorum* en particulier, qui peuvent se maintenir, se multiplier et se disperser dans les substrats de culture ou les eaux d'irrigation (Parke and Lewis, 2007 ; Tjosvold *et al.*, 2009 ; Fitchner *et al.*, 2011). *P. ramorum* peut rester viable dans le substrat de culture jusqu'à 33 mois (Vercauteren *et al.*, 2012). Les possibilités de dissémination par les plants sont multiples : infections latentes ou non des feuilles, tiges ou bourgeons, infections des racines ou des fruits (Denman *et al.*, 2009 ; Migliorini *et al.*, 2015). Du fait de sa gamme d'hôtes englobant un grand nombre d'espèces ornementales et forestières, *P. ramorum* peut ainsi être disséminé à longue distance dans du matériel végétal divers et varié, échangé entre différents continents, pays ou régions. La découverte récente de la lignée EU2 (Van Poucke *et al.*, 2012) montre que ces risques d'introduction existent toujours malgré les mesures de quarantaine prises en Europe et aux États-Unis.

Une liste d'espèces réglementées a été établie par l'USDA ([https://www.aphis.usda.gov/plant\\_health/plant\\_pest\\_info/pram/downloads/pdf\\_files/usdapriolist.pdf](https://www.aphis.usda.gov/plant_health/plant_pest_info/pram/downloads/pdf_files/usdapriolist.pdf)), c'est en grande partie cette liste qui a servi pour établir la liste des végétaux nécessitant un Passeport Phytosanitaire Européen (PPE).

*P. ramorum* a ainsi fait l'objet d'assez nombreuses interceptions lors de contrôles intra-communautaires, notamment pour des plants (le plus souvent rhododendrons ou viornes) exportés depuis les Pays-Bas (EFSA, 2011). Les données de l'OEPP montrent que des interceptions sont toujours notifiées (« notifications de non-conformité ») dans les années récentes, par exemple 16 en 2016, dont une en provenance de France (sur *Camellia*, à destination du Royaume-Uni), 5 des Pays-Bas et 7 de Belgique. Le transfert de *P. ramorum* depuis l'Europe sur des plants infectés exportés au Japon a également été rapportée (Sakoda *et al.*, 2017).

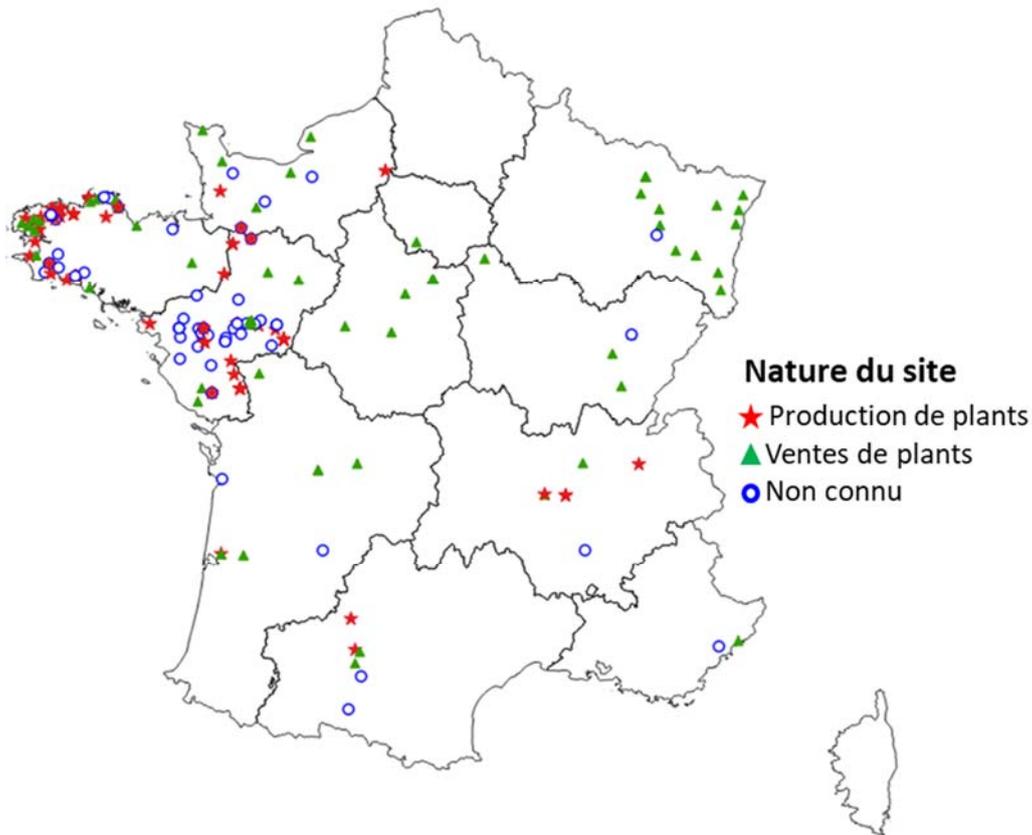
La DGAL nous a fourni les données de détection de *P. ramorum* suite aux inspections visuelles réalisées depuis 2004 en pépinières (90% de l'ensemble des inspections) ou jardinerie, parcs et jardins, ou forêts (ciblées sur *P. ramorum*) en France (données faisant l'objet de déclaration à l'UE).

Le nombre de détections a montré un pic en 2007 et 2008, avec environ 2% de cas positifs en pépinières et jardinerie par rapport au nombre d'inspections, et de l'ordre de 1% en parcs et jardins. Il est à noter que ces chiffres sous-estiment probablement la prévalence de *P. ramorum*, du fait que les contrôles ne sont pas faits à l'improviste et que les prélèvements pour analyses ne concernent que des plants symptomatiques. La détection de foyers est en très forte baisse depuis 2008 (Fig. 25). Par comparaison, en Angleterre et Pays de Galles, 321 foyers de *P. ramorum* avaient été détectés entre 2002 et 2004 au cours de 1761 inspections en pépinières et jardinerie et 60 foyers en parcs, jardins et sites naturels pour 1367 inspections (Defra, 2005).



**Figure 25 : Détections de *Phytophthora ramorum* suite aux inspections officielles (données faisant l'objet d'une déclaration communautaire, fournies par la DGAL ; \* = pas de données).**

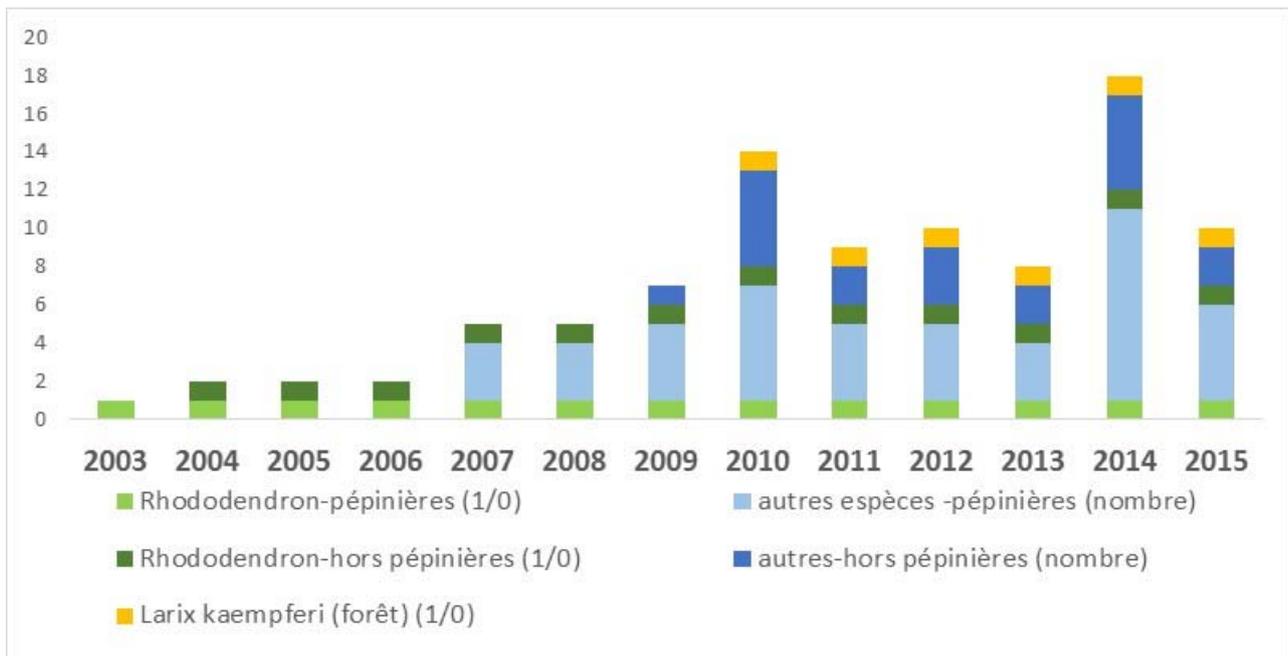
Un grand nombre des pépinières détectées contaminées en France entre 2004 et 2017 sont situées le long des côtes bretonnes et dans la région Pays de la Loire (Fig. 26). *P. ramorum* a été ainsi détecté dans 216 sites de production ou de revente, essentiellement sur rhododendrons et lauriers tins. L'origine du matériel infecté est rarement indiquée (moins d'un tiers d'identification des origines). Il est donc impossible d'étudier plus précisément l'origine du matériel infecté ; dans quelques cas le matériel avait été acheté en Belgique. L'éradication pratiquée dans les sites de production ou de revente, où une détection positive de *P. ramorum* a été obtenue en France, est rarement efficace : dans plus de 25% de ces sites, une nouvelle détection est faite quelques années suivant la première. La détection récurrente de *P. ramorum* dans plusieurs pépinières a également été rapportée en Suisse, et pourrait s'expliquer soit par de nouvelles introductions, soit par des échecs d'éradication (Prospero *et al.*, 2013).



**Figure 26 : Localisation des pépinières avec détection de *Phytophthora ramorum* entre 2004 et 2017 (données fournies par la DGAL)**

Le rôle décisif des introductions de plants contaminés dans le développement ultérieur des épidémies en milieu naturel est bien documenté pour la Californie, avec plusieurs études basées sur des analyses de génétique des populations de *P. ramorum* pour reconstruire l'histoire de l'invasion (Mascheretti *et al.*, 2008 et 2009). L'étude la plus complète (Croucher *et al.*, 2013) a utilisé un échantillonnage intensif de 832 isolats de *P. ramorum* venant de 13 pépinières et 60 sites forestiers, génotypés avec 9 loci microsatellites, et une approche de réseau de coalescence avec inférence bayésienne. Il en ressort que des « génotypes de pépinières » sont à l'origine de l'ensemble du réseau et que la distribution observée de *P. ramorum* en Californie s'explique par de multiples introductions indépendantes (et non par une diffusion à partir d'un ou deux points d'introduction), suggérant un nombre significatif d'introductions liées au mouvement de plants infectés, à plus ou moins longue distance.

La distribution spatio-temporelle des mentions de *P. ramorum* en Grande Bretagne suggère également que l'inoculum à l'origine de l'épidémie en forêt pourrait provenir de foyers initiaux en pépinières (détectés depuis le début des années 2000), relayés par les infections de *Rhododendron ponticum* en parcs et milieu naturel (Tracy, 2009), précédant les premières mentions sur Mélèzes (2009). Le même type de patron spatio-temporel semble s'appliquer pour l'Irlande, d'après l'analyse des données de détection faisant suite aux inspections officielles, avec d'abord des mentions sur rhododendrons en pépinières et presque simultanément dans l'environnement, précédant de quelques années les détections sur mélèzes en plantations (Fig. 27, avec les données de O'Hanlon, 2017).



**Figure 27 : Synthèse des détections de *Phytophthora ramorum* en République d'Irlande entre 2003 et 2015 sur différentes espèces et dans différents types d'environnement (données O'Hanlon *et al.*, 2016)**

Même si le passage du compartiment pépinière au compartiment rhododendron sauvage puis au compartiment forestier ne peut être formellement démontré, une forte corrélation positive a été observée pour l'Angleterre et le Pays de Galles entre localisation des foyers en pépinières et foyers en milieu semi-naturel dans un rayon de 1 km, pour la période 2003-2006 (Xu *et al.*, 2009). Chadfield and Pautasso (2012), en utilisant les données de DEFRA sur une durée plus longue (2002-2009) mettent en évidence une corrélation positive entre l'incidence de *P. ramorum* en jardins ou milieux naturels et la détection de *P. ramorum* dans les circuits commerciaux. Il apparaît donc que les pépinières et jardinerie sont des sites à risque élevé d'introduction et de dissémination de *P. ramorum* dans l'environnement naturel.

Une fois présent dans l'environnement naturel, *P. ramorum* peut être dispersé, via le sol notamment par diverses activités humaines (Davidson *et al.*, 2005). De façon générale, un lien statistique entre densité des activités humaines (promenade, randonnée, etc..) et fréquence de détection de *P. ramorum* a été mis en évidence à différentes échelles spatiales en Californie (Cushman and Meentemeyer, 2008 ; Davidson *et al.*, 2005).

## 6 Conclusions du groupe de travail

### 6.1 Typologie de la sensibilité des espèces

Nous proposons une nouvelle terminologie pour la typologie de la sensibilité des espèces, évitant les confusions entre types de symptômes et rôle épidémiologique et les ambiguïtés de termes utilisés différemment selon les communautés de pathologistes. La terminologie utilisée ici différencie deux composantes de la sensibilité : **la vulnérabilité** (liée à l'expression et la gravité des symptômes sur différents organes) et **la compétence** (liée au rôle épidémiologique de transmission du pathogène, via sa sporulation), qui peuvent interagir (Fig.8).

En nous basant sur les données disponibles, nous avons évalué ces 2 composantes pour les 136 espèces d'arbres forestiers en France (dont les 66 espèces réglementées) en utilisant 5 classes de « non significative » à « forte » (Tableaux 2,3,4,5 ; Figs. 9, 10, 11). D'autre part, la compétence a aussi été évaluée pour les 47 espèces d'arbustes forestiers les plus fréquents en forêt (Tabs. 6, 8). **Il faut toutefois insister sur le fait que ces évaluations restent souvent associées à des incertitudes modérées ou fortes.** Enfin une liste des espèces ornementales-hôtes naturels de *P. ramorum* a été produite (Tab. 7).

- En haut du classement pour la vulnérabilité et la compétence se trouvent **les 3 espèces de Larix** (*L. kaempferi*, *L. decidua*, *L. x eurolepis*) que nous n'avons pas pu distinguer entre elles au vu d'une analyse approfondie de toutes les données disponibles. Toutefois si l'incertitude est faible sur *L. kaempferi* pour laquelle l'épidémie est avérée, elle est modérée pour les 2 autres espèces pour lesquelles les données de terrain sont très partielles.
- Le cas du **châtaignier** est très préoccupant. Nous avons estimé sa vulnérabilité et sa compétence comme modérées à fortes, mais il reste des incertitudes modérées. La situation concernant cette espèce a évolué récemment en Grande-Bretagne. S'il se confirme que la sporulation de *P. ramorum* sur châtaignier est suffisante pour provoquer des auto-infections multiples conduisant au dépérissement (vulnérabilité passant à forte) et pour contribuer activement à la multiplication et transmission de l'agent pathogène (faisant passer la compétence à forte), le risque économique et environnemental posé par *P. ramorum* serait considérablement augmenté compte tenu de l'importance de *Castanea sativa* en France.
- Parmi les autres espèces forestières, certains **chênes** (*Q. ilex*, *Q. cerris* et *Q. rubra*) présentent une vulnérabilité modérée à forte et une compétence modérée ou modérée à forte (pour *Q. ilex*), et doivent donc être considérés avec précaution. Heureusement, en l'état actuel des connaissances, les chênes sessiles et pédonculés, ne sont que faiblement à modérément vulnérables et non compétents. Le **hêtre** présente une vulnérabilité plus forte (sous forme de chancres de troncs) mais qui ne peut s'exprimer qu'en présence d'un fort inoculum produit sur d'autres hôtes compétents. Parmi les résineux, **le Douglas, l'épicéa de Sitka et le sapin de Vancouver** peuvent exprimer des symptômes relativement importants (mortalité de pousses de l'année) mais les nombreuses observations en Amérique du Nord et Grande Bretagne montrent que leur compétence est non significative (exemple d'hôtes « foliaires » non sporulants). Les dégâts ne sont donc observés, comme pour le hêtre, qu'en situation de fort inoculum produit par d'autres espèces elles-mêmes compétentes.
- Enfin, il faut mentionner un certain nombre d'espèces à compétence estimée comme modérée à forte : **frêne, robinier, arbousier.**

## 6.2 Cartographie du risque

Le modèle de cartographie du risque de Meentemeyer *et al.* (2004) déjà utilisé dans Sansford *et al.* (2009) a été choisi compte-tenu du fait qu'il permet d'intégrer à la fois l'effet du climat et de la compétence de la végétation. **Plusieurs améliorations ont été apportées par rapport à RAPRA** (Sansford *et al.*, 2009) pour l'adaptation de ce modèle à la France, concernant: i) le niveau de résolution spatiale des données météorologiques utilisées, ii) l'extension de la période de calcul du score sur toute l'année pour tenir compte de la période de sporulation (différente en Europe et États-Unis), iii) la prise en compte de l'humidité relative et iv) de la compétence des communautés végétales en forêt (non prises en compte dans RAPRA par manque de données à l'échelle de l'Europe). Il faut rappeler que de grandes **sources d'incertitudes** demeurent sur les déterminants du risque que représente *P. ramorum*, qu'il s'agisse de la capacité de la végétation ligneuse à multiplier l'inoculum et permettre la persistance de l'oomycète (compétence) ou bien de certaines composantes du climat (impact des hivers rigoureux sur la survie hivernale et sur le niveau d'inoculum primaire en début de saison). On peut aussi ajouter qu'il existe de la diversité génétique et phénotypique chez *P. ramorum* (Dodd *et al.*, 2015) et de la variabilité de la sensibilité chez les espèces-hôtes (Hayden *et al.*, 2011 ; Cobb *et al.*, 2018), ce qui va inévitablement accroître l'incertitude dans les prédictions des modèles.

Malgré cela, des conclusions assez claires se dégagent de cette étude.

### **Compétence de la végétation**

**Nous n'avons pas identifié de ligneux du sous-étage ayant à la fois une compétence et fréquence régionale fortes et qui pourraient avoir le rôle épidémique que joue le laurier de Californie dans l'ouest des États-Unis ou le rhododendron (*R. ponticum*) en Grande-Bretagne (Purse *et al.*, 2013).** La présence du rhododendron en forêt française est globalement très faible. Il existe dans l'est du Languedoc (Gard) et en Corse des zones où la fréquence de chênes verts, châtaigniers, arbousiers, *Viburnum tinus* et *Rhamnus alaternus* donne à la végétation une compétence importante, mais ces zones ne possèdent pas un climat propice à *P. ramorum* (cf infra). Le mélèze alpin est une autre zone à forte compétence de la végétation. Mais notre étude confirme les conclusions de RAPRA sur ce point : le climat de cette zone est peu propice à *P. ramorum*. **Pour le reste de la France la compétence moyenne de la végétation est modérée (Fig. 12). Il faut toutefois relativiser ce résultat:**

- (i) Le châtaignier a été identifié comme une espèce forestière présentant un risque d'épidémie à *P. ramorum* (Denman *et al.*, 2005b, Webber *et al.*, 2017). En effet, des peuplements de châtaigniers éloignés d'autres sources d'inoculum telles que mélèzes ou rhododendrons sont atteints dans le sud de la Grande-Bretagne et dépérissent d'année en année, ce qui suggère que cette espèce pourrait avoir une compétence significative. Le châtaignier en Grande-Bretagne est relativement peu fréquent (moins de 20000 ha en 2000 ; Braden and Russell, 2001) en particulier dans les zones favorables à *P. ramorum*. A l'inverse, le châtaignier est la 4<sup>ème</sup> espèce feuillue en France pour le volume de bois vivant sur pied (5% du total français) avec plus de 700 000 hectares (IFN 2014 La forêt en chiffres et en cartes). Le châtaignier est fréquent dans des zones à climat favorable à *P. ramorum* telles que la Bretagne, le Limousin, la Montagne noire, le piémont pyrénéen, les Cévennes et l'est de l'Isère. Une sous-estimation de la compétence du châtaignier aurait des conséquences importantes sur nos conclusions (Fig. 21). Il s'agit probablement du risque majeur dans notre pays, mais avec un niveau d'incertitude encore élevé.
- (ii) Les cartes de compétence représentent une situation moyenne, avec des valeurs interpolées à partir des données d'échantillonnage de l'IFN. Elles ne renseignent donc pas sur un possible risque local lié à l'existence de peuplements avec forte compétence et forte vulnérabilité tels que ceux de mélèze du Japon.
- (iii) Les cartes de compétence de la végétation produites ne concernent que les peuplements forestiers. Notre connaissance de la fréquence des espèces végétales hors forêts est trop imparfaite pour pousser l'analyse plus en détail. En particulier, nous avons identifié que la connaissance est insuffisante en ce qui concerne les haies et les milieux très anthropisés tels

que les parcs et jardins, qui pourraient avoir un rôle non négligeable quand ils sont proches des forêts. Concernant le châtaignier, il faudrait également prendre en compte les données de vergers.

### **Zones à climat favorable**

**Notre étude permet d'affiner les prédictions sur les zones à climat favorable pour le développement de *P. ramorum* sur le territoire français** par rapport aux études précédentes. L'utilisation de données météorologiques avec une résolution spatiale plus fine que celle utilisée dans RAPRA permet une meilleure prise en compte des paramètres hydriques (précipitations, humidité relative) qui ont un rôle déterminant dans l'épidémiologie de *P. ramorum*. D'autre part, le modèle de Meentemeyer doit être adapté pour tenir compte de la période de sporulation de *P. ramorum*, différente en Europe par rapport à l'Amérique du Nord.

Ces modifications entraînent des différences notables pour les zones favorables à *P. ramorum* en France par rapport à ce qui était indiqué dans RAPRA avec le même modèle. **En plus de l'ouest de la France (Bretagne, Limousin, piémont pyrénéen) et la zone côtière le long de la Manche, de nombreuses zones de moyenne altitude apparaissent comme climatiquement favorables à *P. ramorum*, dans le sud (Montagne noire, Cévennes) et dans l'est (Vosges et Jura) (Fig. 20).** Si les massifs montagneux de l'Est de la France ne comportent pas de végétation à forte compétence, ce n'est pas le cas de la Montagne noire et des Cévennes où la forte présence de châtaignier rend la situation problématique (Fig. 23). Les zones où le mélèze est planté en France selon l'enquête « plantations » du DSF sont globalement des zones à climat favorable à *P. ramorum* (Fig. 23). La zone méditerranéenne apparaît comme peu favorable au développement de *P. ramorum*, contrairement à ce que pouvait laisser penser des projections grossières de « climate matching » avec la Californie (Sansford *et al.*, 2009).

### **6.3 Synthèse : quel scénario de passage à une situation épidémique ?**

L'analyse des épidémies récentes causées par *P. ramorum* aux États-Unis et en Europe (Royaume Uni et Irlande) montrent un certain niveau d'imprédictibilité, liée aux introductions accidentelles et à la faculté d'adaptation de ce pathogène à de très nombreux hôtes et environnements. Toutefois, des caractéristiques communes permettent d'élaborer un « **scénario le plus plausible** » conduisant à ces situations épidémiques, avec 3 grandes étapes :

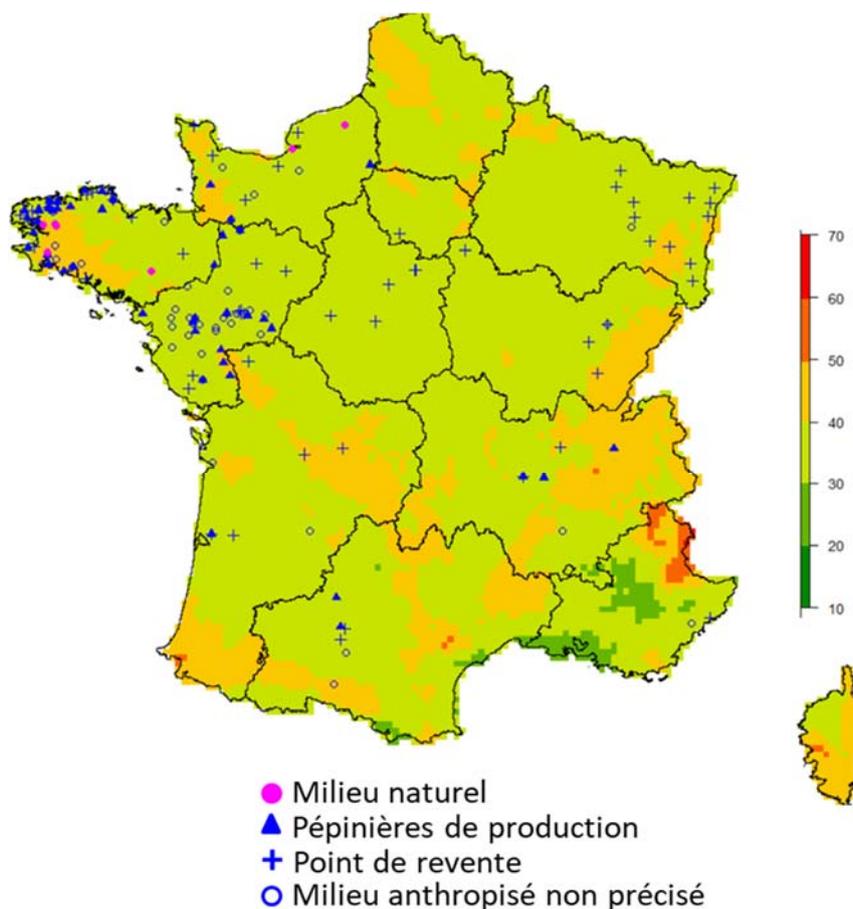
- (1) Introduction et transport accidentel de *P. ramorum* via le commerce des plants, notamment rhododendrons et autres espèces ornementales ;
- (2) Multiplication dans les environnements semi-naturels ou naturels, notamment forêts, sur des hôtes hautement compétents, comme le laurier de Californie ou *Rhododendron ponticum* ;
- (3) Épidémies sur arbres forestiers, dont l'expansion est conditionnée par la présence d'hôtes sensibles (fortes vulnérabilité et compétence) et de conditions climatiques favorables.

Ce scénario est conforté par un certain nombre d'études génétiques et épidémiologiques (Xu *et al.*, 2009 ; Chadfield and Pautasso, 2012 ; Croucher *et al.*, 2013 ; O'Hanlon, 2016).

On peut émettre l'hypothèse que l'apparition (détection) successive et de plus en plus fréquente de *P. ramorum*, d'abord sur plantes ornementales en pépinières, puis sur arbustes (apparentés à des espèces ou variétés ornementales) en forêt et enfin sur arbres forestiers, correspond à une augmentation et une diversification progressive de sa population, s'affranchissant de plus en plus d'environnements anthropisés favorables à son établissement et à sa multiplication. Cette dynamique s'accompagnant d'une phase de latence plus ou moins longue (« lag phase ») entre la présence en environnement contrôlé (jardins par exemple) et l'échappement en milieu naturel est typique de nombreuses espèces exotiques envahissantes, plantes par exemple (Sakai *et al.* 2001). Un point important de cette dynamique est que l'expansion spatiale observée en milieu naturel peut être très rapide après les premières mentions dans cet environnement, affectant fortement les chances de succès de l'éradication (Hansen *et al.*, 2008 ; Harwood *et al.*, 2009 ; Parnell *et al.*,

2010 ; Cunniffe *et al.* 2016). Plusieurs raisons expliquent la vitesse de l'épidémie: introductions multiples, conséquence de la dynamique démographique de l'espèce (démarrage exponentiel), sous-échantillonnage (pas de surveillance systématique avant les premières mentions qui ne sont que la pointe émergée de l'iceberg, d'autres petits foyers pouvant passer inaperçus) (Filipe *et al.*, 2012), augmentation des événements de dispersion à longue distance avec la taille des populations (Croucher *et al.*, 2013), phénomènes adaptatifs chez l'espèce envahissante au cours du temps (Sakai *et al.*, 2001 ; Croucher *et al.*, 2013 ; Robin *et al.*, 2017), très forte sensibilité des hôtes naïfs, c'est-à-dire jamais confrontés auparavant avec le pathogène (Garbelotto and Hayden, 2012). Pour illustrer cette rapidité d'expansion, on peut citer le cas de l'Ecosse, où un premier foyer de *P. ramorum* a été observé sur Mélèzes en Novembre 2010, lors des missions de surveillance faisant suite à la découverte en Angleterre. Après 2 automnes et hivers jugés favorables (pluvieux et doux) dans une zone où les peuplements de mélèzes sont étendus, 5000 à 6000 ha étaient infectés en 2013 (site de la Forestry Commission Scotland).

On peut constater que les foyers en plantations de mélèzes de la région de Sizun en Bretagne (Finistère) semblent bien correspondre à ce scénario général (Fig. 28). En effet, ils sont situés dans une zone à haut risque, qui combine à la fois une grosse densité de pépinières de production de Rhododendrons avec mentions anciennes de détection de *P. ramorum* (chaque année depuis 2002), la plus forte densité de Rhododendrons en forêt française (même si son abondance reste relativement faible), des détections de *P. ramorum* sur Rhododendron en milieu forestier (dès 2007, Finistère et Morbihan, base DSF, bien que cette présence n'ait pas été confirmée par prélèvements ultérieurs dans la même zone), un climat favorable et la présence de Mélèzes du Japon. La zone de fort risque dans les alpes correspond à la présence d'hôtes particulièrement compétents (mélézin, châtaigniers) et doit être fortement relativisé car le climat y est peu favorable à *P. ramorum*.



**Figure 28 : Localisation des points de présence identifiés de *P. ramorum* en France sur la carte de risque de *P. ramorum* intégrant variables climatiques et compétence (carte construite avec le quantile 95% de la carte de compétence).**

## 6.4 Recommandations

### 6.4.1 Recommandations pratiques

#### Éradication

Selon le scénario précédemment exposé, la gestion du « foyer breton » revêt une importance primordiale. Grâce à l'expérience britannique, la surveillance du DSF exercée depuis plusieurs années peut laisser espérer qu'un des premiers foyers en milieu forestier a été détecté, dans une phase de progression encore lente de la maladie. De plus, compte-tenu de l'abondance encore relativement faible du rhododendron en forêt, les relais épidémiques sont limités. On peut donc, contrairement au cas britannique, se placer dans une perspective d'éradication, avec élimination non seulement des mélèzes mais également des rhododendrons « sauvages » dans la zone affectée. Le statut d'espèce exotique envahissante de *R. ponticum* en Bretagne et son rôle épidémique pour *P. ramorum* justifient que des mesures d'élimination de cette espèce en forêt soient prises, avant qu'elle atteigne des niveaux de populations comparables à ceux du Royaume Uni. Les procédures d'éradication doivent être accompagnées de mesures d'hygiène afin de limiter la dissémination de *P. ramorum* par les outils, véhicules, personnel technique et contrôleurs. La dissémination de *P. ramorum* par grumes issues d'arbres infectés est peu probable. En effet, Davidson *et al.*, (2005, 2008) montrent que l'on n'observe pas de sporulation de *P. ramorum* à partir d'écorce intacte de *Quercus sp* et de *Notholithocarpus densiflorus*. On n'observe de sporulation pour *N. densiflorus* que sur de l'écorce de tiges de petit diamètre (<5 cm, chlamydospores et sporanges) ou de tiges de gros diamètre blessées (chlamydospores uniquement et quand le liber est exposé). Sur cette base, les Britanniques ne prennent pas de précautions particulières durant le transport de grumes de mélèzes infectées, mais traitent celles-ci séparément dans des scieries « homologuées » où les grumes sont écorcées et l'écorce compostée (site de la Forestry Commission).

En accompagnement des mesures d'éradication, il est souhaitable de développer des campagnes d'information auprès du public, propriétaires forestiers et professionnels, comme cela a été fait aux Pays-Bas par exemple (de Gruyter and Steegs, 2006). Alexander and Lee (2010) insistent également sur l'importance des campagnes d'information / mobilisation de tous les acteurs en Californie.

#### Surveillance en forêt

Au-delà du foyer, une surveillance très fine de la zone **Bretagne** sur mélèzes, rhododendrons et châtaigniers est très fortement recommandée. Par ordre de priorité, l'intensité de la surveillance devrait ensuite porter sur les régions **Normandie et Limousin**. La première combine plantations de mélèzes, climat et compétence relativement favorables (Fig. 25) et détection de *P. ramorum* en pépinières et pour la première fois en milieu naturel sur rhododendron en 2007 (Calvados) puis de nouveau en 2014 (Seine Maritime) (N. Schenck, Bilan LNPV-MAF, 2007 ; détections non confirmées par prélèvements ultérieurs dans les mêmes zones). Le Limousin est fortement concerné par les plantations de mélèzes, notamment *L. kaempferi*, et présente également un climat et une compétence plutôt favorables. Plus généralement, l'ensemble des plantations de mélèzes (quelle que soit l'espèce) dans les zones à climat favorable à *P. ramorum* doivent faire l'objet d'une attention particulière et **tout soupçon sur châtaignier** doit faire l'objet d'une recherche de *P. ramorum*. L'utilisation des tests immunologiques rapides de terrain (test « LFD » Pocket Diagnostic ® marque déposée de Abingdon Health, UK), spécifiques au niveau du genre (*Phytophthora*) et applicables sur feuilles ou rameaux est particulièrement intéressante dans cette optique car elle permet de mieux cibler les échantillons à envoyer au laboratoire pour validation et identification de l'espèce.

#### Surveillance en pépinières

Le rôle du commerce des plants depuis et entre pépinières dans la diffusion des agents pathogènes de plantes, notamment du genre *Phytophthora* et particulièrement *P. ramorum* est maintenant très bien établi (Jung *et al.*, 2016 ; Liebhold *et al.*, 2012 ; Migliorini *et al.*, 2015). Ceci concerne non seulement les plants forestiers mais également et parfois plus encore les plantes ornementales, comme l'illustre bien le cas de *P. ramorum*. La question se pose d'une évolution de la réglementation visant à interdire l'importation de certaines espèces présentant un rapport risque/bénéfice trop élevé (<https://www.iufro.org/science/divisions/division-7/70000/publications/montesclaros-declaration/>). Ainsi, *Notholithocarpus densiflorus* et *Umbellularia californica* sont au catalogue de pépinières françaises.

**Les contrôles des pépinières, jardinerie, parcs et jardins**, en particulier dans les zones à climat et environnement favorables à *P. ramorum* revêtent une importance primordiale et doivent être améliorés. En amont, de bonnes pratiques visant à limiter les risques de contamination du matériel végétal et des substrats par *P. ramorum* doivent être promues en pépinières, en évitant le recours à des traitements fongicides qui ne font que masquer les symptômes. Différents types d'approches sont possibles, soit en suivant une approche traditionnelle (méthode réactive basée sur des inspections des points de contrôle et du matériel produit) soit par une approche système (méthode proactive basée sur la mise en place de procédures et d'audits et la prévention, Parke and Grunwald, 2012).

De nombreuses études ont mis en évidence la diversité des communautés de *Phytophthora* spp. en pépinières et les principaux points de contrôle où doivent être effectués des prélèvements sont désormais connus : en fait toute la chaîne de production et tous les intrants sont concernés (Parke and Grunwald, 2012). Il semble indispensable de tester non seulement des plants présentant des nécroses foliaires mais également des plants asymptomatiques, puisque *P. ramorum* peut causer des infections latentes (Migliorini *et al.*, 2015). La liste des espèces à surveiller doit être mise à jour régulièrement en fonction des connaissances sur les espèces sensibles. Suite aux détections positives, il est impératif d'appliquer une éradication stricte des foyers dans ces sites et de vérifier l'efficacité des mesures.

**La surveillance des pépinières, jardinerie et milieux non forestiers doit être réalisée selon un plan d'échantillonnage et de collecte des données performants.** Des données de surveillance (présence et absence) de qualité (géoréférencées, validées, incorporées dans des bases de données construites dans les règles de l'art) sont nécessaires à tout travail d'épidémiologie. Une base de données répondant à ces critères existe pour les observations en forêt dépendant du DSF. Par contre, les données concernant la surveillance en pépinières ont été plus difficiles à obtenir et ne répondent pas aux critères exposés ci-dessus, alors qu'il s'agit d'un domaine crucial concernant la surveillance et donc la gestion des pathogènes forestiers. Enfin, il reste tous les espaces privés (parcs, jardins) ou hors forêts (espaces non boisés, arbres d'alignement, haies, vergers...) qui peuvent constituer des relais à l'infection des arbres forestiers pour lesquels les données sont extrêmement partielles ou inexistantes.

### **Reboisements en zones à risque**

Les plantations de mélèzes, en particulier mélèzes hybrides, sont en plein essor actuellement (Fig. 2). Même s'il n'est pas complètement démontré que la sensibilité des mélèzes européens et hybrides (en particulier pour les variétés commercialisées) soit aussi élevée que celle du mélèze du Japon, il convient d'être prudent et de prendre plus que jamais en compte le risque associé à *P. ramorum*, notamment dans les zones identifiées comme climatiquement favorables. Dans l'état des connaissances, créer dans ces zones de grandes surfaces d'hôtes dont la sensibilité est avérée, apparaît risqué.

D'une façon générale, notre typologie pour la sensibilité des espèces est cohérente avec les recommandations de la Forestry Commission en matière de plantations en zones à risque. Ainsi, parmi les 13 espèces réglementées en France que nous avons estimées à vulnérabilité et/ou compétence modérée à forte, 10 sont considérées « à risque », voire à éviter (pour les 3 espèces de Mélèzes), les 3 autres n'étant pas ou peu plantées en Grande Bretagne.

#### 6.4.2 Manques de connaissances - Questions de recherche

Le niveau de sensibilité des **mélèzes européens et hybrides**, en particulier des variétés commercialisées (Matériel Forestier de Reproduction =MFR), des parents utilisés en vergers à graines, voire d'autre matériel inclus dans le programme de création variétale, n'est pas caractérisé. Il serait hautement souhaitable que la sensibilité de ce matériel puisse être évaluée, en conditions de confinement et/ou dans le cadre d'une collaboration avec la Grande Bretagne en conditions d'inoculum naturel de *P. ramorum*.

Concernant la sensibilité des espèces, la plus grande inconnue concerne le **châtaignier** dont il reste à préciser à la fois le niveau de compétence (aptitude à favoriser la sporulation de *P. ramorum*) et la vulnérabilité (développement d'infections multiples, passage feuilles-rameaux, etc., conduisant potentiellement au dépérissement), suite aux observations en Grande Bretagne (Webber *et al.* 2017).

Enfin, plusieurs questions subsistent concernant **l'épidémiologie de *P. ramorum* en milieu naturel**. Des études complémentaires nous semblent requises pour mieux connaître la capacité de latence et de survie de l'oomycète dans l'environnement (en particulier la litière) notamment d'une saison à l'autre, l'effet des températures hivernales, les ligneux réservoirs éventuels et la dynamique spatio-temporelle de l'inoculum, y compris la propagation verticale vers les houppiers des arbres, la dispersion à « longue distance », etc... La présence de *P. ramorum* devra être recherchée dans tous les compartiments de l'écosystème dans la zone affectée en Bretagne. L'étude génétique des isolats disponibles et éventuellement d'autres qui seraient obtenus, facilitée par l'existence d'une version complète du génome (Tyler *et al.*, 2006) pourrait permettre de reconstruire l'histoire de l'invasion, en particulier de tester le scénario de passage des pépinières à des hôtes sauvages puis aux mélèzes.

**Date de validation du rapport d'expertise collective par le groupe de travail et par le comité d'experts spécialisé : 13/11/2018**

## 7 Bibliographie

### 7.1 Publications

- Alexander J. and Lee CA. (2010). Lessons learned from a decade of sudden oak death in California: evaluating local management. *Environmental Management* 46(3) : 315-328.
- Alma A., Marzachi C., d'Aquilio M. and Bosco D. (2000). Cyclamen (*Cyclamen persicum* L.): a dead - end host species for 16Sr - IB and - IC subgroup phytoplasmas. *Annals of Applied Biology* 136, 2: 173-178.
- Anacker BL., Rank NE., Huberli D., Garbelotto M., Gordon S., Harnik T., Whitkus R. and Meentemeyer R. (2008). Susceptibility to *Phytophthora ramorum* in a key infectious host: landscape variation in host genotype, host phenotype, and environmental factors. *New Phytologist*, 177, 756–766
- Anses. (2016). Évaluation du poids des preuves à l'Anses : revue critique de la littérature et recommandations à l'étape d'identification des dangers. Rapport d'expertise collective. 100p.
- Appiah AA., Jennings P. and Turner JA. (2004). *Phytophthora ramorum* : one pathogen and many diseases, an emerging threat to forest ecosystems and ornamental plant life. *Mycologist* 18(4) : 14.
- Beales PA., Schlenzig A. and Inman, AJ. (2004). First report of ramorum bud and leaf blight (*Phytophthora ramorum*) on *Syringa vulgaris* in the UK. *Plant Pathology*, 53(4), 525-525.
- Boutet X., Laurent F. and Chandelier A. (2009). Influence of the medium-solidifying agent, the nutrient, and the genotype on the production of gametangia by *Phytophthora ramorum* in vitro. *Mycological Research*, 113(1), 110-116.
- Braden N. and Russell K. (2001). Chestnut in the United Kingdom: Forest area, management and utilisation as timber. *Forest Snow and Landscape Research*, Swiss Federal Research Institute WSL, 76(3), 505-510.
- Brasier C. and Webber JF. (2012). Natural stem infection of Lawson cypress (*Chamaecyparis lawsoniana*) caused by *Phytophthora ramorum*. *New Disease Report*, 25, 26.
- Brasier C. and Webber J. (2010). Sudden Larch death. *Nature* 466, 824–825.
- Brasier CM., Kirk S., and Rose J. (2006). Differences in phenotypic stability and adaptive variation between the main European and American lineages of *Phytophthora ramorum*. In Brasier C., Jung T. and Oßwald W. (Eds.), *Progress in Research on Phytophthora Diseases of Forest Trees*. Forest Research : Frieseng, Germany.
- Brasier CM., Rose J., Kirk SA. and Webber JF. (2002). Pathogenicity of *Phytophthora ramorum* from North America and Europe to Bark of European *Fagaceae*, American *Quercus rubra*, and Other Forest Trees. Sudden Oak Death, a Science Symposium, December 17-18, 2002, Monterey, California: 30–31.
- Brown LB. and Allen-Diaz B. (2009). Forest stand dynamics and sudden oak death: mortality in mixed-evergreen forests dominated by coast live oak. *Forest Ecology and Management*, 257(4), 1271-1280.
- Bulajić A., Djekić I., Jović J., Krnjajić S., Vučurović A. and Krstić B. (2010). *Phytophthora ramorum* occurrence in ornamentals in Serbia. *Plant Disease*, 94(6), 703-708.
- Chadfield V. and Pautasso M. (2012). *Phytophthora ramorum* in England and Wales : which environmental variables predict county disease incidence? *Forest Pathology*, 42, 150–159.
- Chastagner GA., Coats K. and Elliott M. (2013). An overview of *Phytophthora ramorum* in Washington State. In : Frankel, SJ; Kliejunas, JT; Palmieri, KM; Alexander, JM tech. coords. Proceedings of the sudden oak death fifth science symposium. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-243.

- Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: 14-15. (Vol. 243, pp. 14-15).
- Chastagner G., Oak S., Omdal D., Ramsey-Kroll A., Coats K., Valachovic Y., Lee C., Hwang J., Jeffers S. and Elliott M. (2010). Spread of *P. ramorum* from nurseries into waterways - implications for pathogen establishment in new areas. In Sudden Oak Death Fourth Science Symposium, p. 22.
- Chastagner GA., Riley K. and Dart, N. (2008). Spread and development of *Phytophthora ramorum* in a California Christmas tree farm. In *In: Frankel, Susan J.; Kliejunas, John T.; Palmieri, Katharine M., tech. coords. 2008. Proceedings of the sudden oak death third science symposium. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-214. Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. pp. 199-200 (Vol. 214).*
- Cobb R., Ross N., Hayden KJ., Eyre CA., Dodd RS., Frankel S., Garbelotto M. and Rizzo DM. (2018). Promise and pitfalls of endemic resistance for cultural resources threatened by *Phytophthora ramorum*. *Phytopathology*, in press <https://apsjournals.apsnet.org/doi/abs/10.1094/PHTO-04-18-0142-R>.
- Conrad AO., McPherson BA., Wood DL., Madden LV. and Bonello P. (2017). Constitutive phenolic biomarkers identify naïve *Quercus agrifolia* resistant to *Phytophthora ramorum*, the causal agent of sudden oak death. *Tree physiology*, 37(12), 1686-1696.
- Croucher PJ., Mascheretti S. and Garbelotto M. (2013). Combining field epidemiological information and genetic data to comprehensively reconstruct the invasion history and the microevolution of the sudden oak death agent *Phytophthora ramorum* (*Stramenopila: Oomycetes*) in California. *Biological Invasions* 15(10 ): 2281-2297
- Cunniffe NJ., Cobb RC., Meentemeyer RK., Rizzo DM. and Gilligan CA. (2016). Modeling when, where, and how to manage a forest epidemic, motivated by sudden oak death in California. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(20), 5640-5645.
- Cushman JH., and Meentemeyer RK. (2008). Multi-scale patterns of human activity and the incidence of an exotic forest pathogen. *Journal of Ecology*, 96, 766–776.
- Davidson JM., Patterson HA. and Rizzo DM. (2008). Sources of inoculum for *Phytophthora ramorum* in a redwood forest. *Phytopathology*, 98(8), 860-866.
- Davidson JM., Wickland AC., Patterson HA., Falk KR. and Rizzo DM. (2005). Transmission of *Phytophthora ramorum* in mixed-evergreen forest in California. *Phytopathology*, 95, 587–596.
- DEFRA. (2004). *Phytophthora ramorum* epidemiology: sporulation potential, dispersal, infection, latency and survival. Final project report (PH0194)
- DEFRA. (2005). Non-tree host range and diagnosis of *Phytophthora ramorum* (sudden oak death) in support of pest risk assessment, management and policy. Research project final report. Sid 5.
- De Gruyter J. and Steeghs MH. (2006). Managing *Phytophthora ramorum* in the Netherlands. *EPPO Bulletin* 36(2): 399-401.
- De Gruyter H., Baayen R., Meffert J., Bonants P. and Van Kuik F. (2002). Comparison of pathogenicity of *Phytophthora ramorum* isolates from Europe and California. *In Sudden Oak Death, a Science Symposium. The State of our Knowledge. Monterey, CA December 17 (Vol. 18, p. 28).*
- Denman S., Moralejo E., Kirk SA., Orton E. and Whybrow A. (2008). Sporulation of *Phytophthora ramorum* and *P. kernoviae* on asymptomatic foliage and fruit. In : Frankel, Susan J.; Kliejunas, John T.; Palmieri, Katharine M., tech. coords. 2008. Proceedings of the sudden oak death third science symposium. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-214. Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. pp. 201-207 (Vol. 214).
- Denman S., Kirk S., Whybrow A., Orton E. and Webber JF. (2006). *Phytophthora kernoviae* and *P. ramorum* : host susceptibility and sporulation potential on foliage of susceptible trees 1. *EPPO Bulletin*, 36(2), 373-376.

- Denman S., Kirk SA., Brasier CM. and Webber JF. (2005a). *In vitro* leaf inoculation studies as an indication of tree foliage susceptibility to *Phytophthora ramorum* in the UK. *Plant Pathology*, 54, 512–521.
- Denman S., Kirk SA., Brasier CM., Hughes KJ., Griffin R., Hobdon E. and Webber JF. (2005b). Foliar infection of sweet chestnut (*Castanea sativa*) by *Phytophthora ramorum* in the UK. *Plant Pathology* 54(4) : 581.
- Dodd RS., Hüberli D., Douhovnikoff V., Harnik TY., Afzal-Rafii Z. and Garbelotto M. (2005). Is variation in susceptibility to *Phytophthora ramorum* correlated with population genetic structure in coast live oak (*Quercus agrifolia*)? *New Phytologist*. 165(1): 203-214.
- EFSA Plant Health Panel (2011). Scientific opinion on the pest risk analysis on *Phytophthora ramorum*. *EFSA Journal* 9: 2186.
- Elliott M., Sumampong G., Varga A., Shamoun SF., James D., Masri S. and Grünwald NJ. (2011). Phenotypic differences among three clonal lineages of *Phytophthora ramorum*. *Forest Pathology*, 41, 7–14.
- EPPO. (2013). Pest risk management for *Phytophthora kernoviae* and *Phytophthora ramorum*. 13-18716
- Eyre CA., Kozanitas M. and Garbelotto M. (2013). Population dynamics of aerial and terrestrial populations of *Phytophthora ramorum* in a California forest under different climatic conditions. *Phytopathology*, 103 (11), 1141-1152.
- Eyre CA. and Garbelotto M. (2015). Detection, diversity, and population dynamics of waterborne *Phytophthora ramorum* populations. *Phytopathology* 105:57-68.
- FERA. (2015) List of natural hosts for *Phytophthora ramorum* with symptoms and location (<https://planthealthportal.defra.gov.uk/assets/uploads/P-ramorum-host-list-finalupdate-NOV-20-15.pdf>)
- Fichtner EJ., Lynch SC. and Rizzo DM. (2009). Survival, dispersal, and potential soil-mediated suppression of *Phytophthora ramorum* in a California redwood-tanoak forest. *Phytopathology*, 99, 608–619.
- Fichtner EJ., Lynch SC. and Rizzo DM. (2007). Detection, distribution, sporulation, and survival of *Phytophthora ramorum* in a California redwood-tanoak forest soil. *Phytopathology*, 97, 1366–1375.
- Fichtner EJ., Rizzo DM., Kirk SA. and Webber JF. (2011). Root infections may challenge management of invasive *Phytophthora* spp. in U.K. woodlands. *Plant Disease*. 95 :13-18.
- Filipe JA., Cobb RC., Meentemeyer RK., Lee CA., Valachovic YS., Cook AR., Rizzo DM. and Gilligan CA. (2012). Landscape epidemiology and control of pathogens with cryptic and long-distance dispersal : sudden oak death in northern Californian forests. *PLoS Computational Biology* 8(1): e1002328.
- Forrestel AB., Ramage BS., Moody T., Moritz MA. and Stephens SL. (2015). Disease, fuels and potential fire behavior: impacts of sudden oak death in two coastal California forest types. *Forest Ecology and Management*, 348, 23-30.
- Forestry Commission (2011). Advices on replanting *P. ramorum* affected site. [https://www.forestry.gov.uk/pdf/FCReplantingrecommendations.pdf/\\$FILE/FCReplantingrecommendations.pdf](https://www.forestry.gov.uk/pdf/FCReplantingrecommendations.pdf/$FILE/FCReplantingrecommendations.pdf).
- Franceschini S., Webber J.F., Sancisi, Frey S., Brasier, CM. and Belbahri L. (2014), Gene × environment tests discriminate the new EU2 evolutionary lineage of *Phytophthora ramorum* and indicate that it is adaptively different. *Forest Pathology*, 44: 219-232.
- Garbelotto M., Schmidt D., Swain S., Hayden K. and Lione G. (2017). The ecology of infection between a transmissible and a dead - end host provides clues for the treatment of a plant disease. *Ecosphere*, 8(5), e01815.
- Garbelotto M., Svihra P. and Rizzo DM. (2001). Sudden oak death syndrome falls three oak species. *California Agriculture*, 55 : 9–195-150.

- Goss EM., Larsen M., Chastagner GA., Givens DR. and Grünwald NJ. (2009). Population genetic analysis infers migration pathways of *Phytophthora ramorum* in US nurseries. *PLoS pathogens*, 5(9), e1000583.
- Grünwald NJ., Larsen MM., Kamvar ZN., Reeser PW., Kanaskie A., Laine J. and Wiese R. (2016). First Report of the EU1 Clonal Lineage of *Phytophthora ramorum* on Tanoak in an Oregon Forest. *Plant Disease*, 100(5) : 1024-1024.
- Grünwald NJ., Garbelotto M., Goss EM., Heungens K. and Prospero S. (2012). Emergence of the sudden oak death pathogen *Phytophthora ramorum*. *Trends in microbiology*, 20(3), 131-138.
- Grünwald NJ., Goss EM. and Press CM. (2008). *Phytophthora ramorum*: a pathogen with a remarkably wide host range causing sudden oak death on oaks and ramorum blight on woody ornamentals. *Molecular Plant Pathology*, 9(6), 729-740.
- Guo Q., Kelly M. and Graham CH. (2005). Support vector machines for predicting distribution of Sudden Oak Death in California. *Ecological Modelling*, 182, 75–90.
- Haas SE., Hooten MB., Rizzo DM. and Meentemeyer RK. (2011). Forest species diversity reduces disease risk in a generalist plant pathogen invasion. *Ecology letters*, 14(11), 1108-1116.
- Hansen EM., Parke JL. and Sutton W. (2005). Susceptibility of Oregon forest trees and shrubs to *Phytophthora ramorum* : a comparison of artificial inoculation and natural infection. *Plant Disease*, 89(1), 63-70.
- Hansen EM., Kanaskie A., Prospero S., McWilliams M., Goheen EM., Osterbauer N., Reeser P. and Sutton W. (2008). Epidemiology of *Phytophthora ramorum* in Oregon tanoak forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 1133–1143.
- Hansen EM., Sutton W., Parke J. and Linderman R. (2002). *Phytophthora ramorum* and Oregon forest trees-one pathogen, three diseases. Sudden oak death science symposium, Monterey, California, 15-18 December 2002.
- Harris AR., Mullett MS. and Webber JF. (2018). Changes in the population structure and sporulation behaviour of *Phytophthora ramorum* associated with the epidemic on *Larix* (larch) in Britain. *Biological Invasions*, in press.
- Harris AR. and Webber JF. (2016). Sporulation potential, symptom expression and detection of *Phytophthora ramorum* on larch needles and other foliar hosts. *Plant Pathology*. 65 :1441–1451.
- Harris, AR. (2015). The epidemiology of *Phytophthora ramorum* associated with *Larix* in the UK. PhD.
- Harwood TD., Xu X., Pautasso M., Jeger MJ. and Shaw MW. (2009). Epidemiological risk assessment using linked network and grid based modelling : *Phytophthora ramorum* and *Phytophthora kernoviae* in the UK. *Ecological Modelling*, 220(23), 3353-3361.
- Hayden KJ., Nettel A., Dodd RS. and Garbelotto M. (2011). Will all the trees fall? Variable resistance to an introduced forest disease in a highly susceptible host. *Forest Ecology and Management*. 261(11) : 1781-1791.
- Hüberli D. and Garbelotto M. (2012). *Phytophthora ramorum* is a generalist plant pathogen with differences in virulence between isolates from infectious and dead - end hosts. *Forest Pathology*, 42: 8-13.
- Inman AJ., Townend VC., Barnes AV., Lane CR., Hughes KJD., Griffin RL., Eales SJ. (2003). First report of ramorum dieback (*Phytophthora ramorum*) on Pieris in England. *Plant pathology* 52(6), 785.
- Ireland KB., Hardy GESJ. and Kriticos DJ. (2013). Combining Inferential and Deductive Approaches to Estimate the Potential Geographical Range of the Invasive Plant Pathogen, *Phytophthora ramorum*. *PLOS ONE*, 8, e63508.
- Ivors K., Garbelotto M., Vries IDE., Ruyter - Spira C., Hekkert BT., Rosenzweig N. and Bonants P. (2006). Microsatellite markers identify three lineages of *Phytophthora ramorum* in US nurseries, yet

- single lineages in US forest and European nursery populations. *Molecular Ecology*, 15(6), 1493-1505.
- Jansen S. and Geburek T. (2016). Historic translocations of European larch (*Larix decidua* Mill.) genetic resources across Europe—A review from the 17th until the mid-20th century. *Forest ecology and management*, 379, 114-123.
- Jinek A., Simard M., Briere SC., Watson AK., Tweddell RJ. and Rioux D. (2011). Foliage susceptibility of six eastern Canadian forest tree species to *Phytophthora ramorum*. *Canadian journal of plant pathology*, 33(1), 26-37.
- Johnson PT., Preston DL., Hoverman JT., and Richgels KL. (2013). Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence. *Nature*, 494(7436), 230.
- Jung T., Orlikowski L., Henricot B., Abad - Campos P., Aday AG., Aguin Casal O., ... and Corcobado T. (2016). Widespread *Phytophthora* infestations in European nurseries put forest, semi - natural and horticultural ecosystems at high risk of *Phytophthora* diseases. *Forest Pathology*, 46(2), 134-163.
- Kaminski K. and Wagner S. (2008). In vitro inoculation studies for estimating the susceptibility of ornamental plants to *Phytophthora ramorum*. *Journal of phytopathology*, 156(7 - 8), 480-486.
- Kasuga T., Kozanitas M., Bui M., Hüberli D., Rizzo DM. and Garbelotto M. (2012). Phenotypic diversification is associated with host-induced transposon derepression in the sudden oak death pathogen *Phytophthora ramorum*. *PLoS One*, 7(4), e34728.
- King KM., Harris AR. and Webber JF. (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) : 1168-1175.
- Kluza DA., Vieglais DA., Andreasen JK. and Peterson AT. (2007). Sudden oak death : geographic risk estimates and predictions of origins. *Plant Pathology*, 56, 580–587.
- Lelu-Walter MA. and Pâques LE. (2009). Simplified and improved somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix eurolepis* and *Larix marschlinii*). *Perspectives for breeding. Annals of Forest Science* 66 : 104.
- Liebhold AM., Brockerhoff EG., Garrett LJ., Parke JL. and Britton KO. (2012). Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(3), 135-143.
- Linderman RG., de Sá PB. and Davis EA. (2007). Comparative susceptibility of plants native to the Appalachian range of the United States to inoculation with *Phytophthora ramorum*. *Plant Health Progress*, 8(1) : 12.
- Linderman RG., Davis EA. and Marlow JL. (2006). Response of selected nursery crop plants to inoculation with isolates of *Phytophthora ramorum* and other *Phytophthora* species. *HortTechnology*, 16(2), 216-224.
- Lines R. (1987). Choice of Seed Origins for the Main Forest Species in Britain. Forestry Commission. Bulletin No. 66. HMSO.
- Liu D., Kelly M., Gong P. and Guo Q. (2007). Characterizing spatial-temporal tree mortality patterns associated with a new forest disease. *Forest Ecology and Management*, 253(1-3), 220-231.
- Manter DK., Kolodny EH., Hansen EM. and Parke JL. (2010). Virulence, sporulation, and elicitor production in three clonal lineages of *Phytophthora ramorum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 74(5-6), 317-322.
- Mascheretti S., Croucher PJP., Kozanitas M. Baker L. and Garbelotto M. (2009). Genetic epidemiology of the sudden oak death pathogen *Phytophthora ramorum* in California. *Molecular ecology*, 18(22), 4577-4590.

- Mascheretti S., Croucher PJ., Vettriano A., Prospero S. and Garbelotto M. (2008). Reconstruction of the sudden oak death epidemic in California through microsatellite analysis of the pathogen *Phytophthora ramorum*. *Molecular Ecology* 17(11), 2755-2768.
- McPherson BA., Mori SR., Wood DL., Kelly M., Storer AJ., Svihra P. and Standiford RB. (2010). Responses of oaks and tanoaks to the sudden oak death pathogen after 8 y of monitoring in two coastal California forests. *Forest Ecology and Management*, 259(12), 2248-2255.
- Meentemeyer RK., Anacker BL., Mark W., Rizzo DM. (2008). Early detection of emerging forest disease using dispersal estimation and ecological niche modeling. *Ecological Applications*, 18, 377–390.
- Meentemeyer R., Rizzo D., Mark W., Lotz E. (2004). Mapping the risk of establishment and spread of sudden oak death in California. *Forest Ecology and Management*, 200, 195–214.
- Mehlhorn H. (Ed.). (2008). *Encyclopedia of parasitology : AM (Vol. 1)*. Springer Science and Business Media.
- Migliorini D., Ghelardini L., Tondini E., Luchi N., and Santini A. (2015). The potential of symptomless potted plants for carrying invasive soilborne plant pathogens. *Diversity and Distributions* n/a-n/a.
- Moralejo E., García-Muñoz JA. and Descals E. (2009). Susceptibility of Iberian trees to *Phytophthora ramorum* and *P. cinnamomi*. *Plant Pathology*, 58, 271–283.
- Moralejo E., Muñoz JG. and Descals E. (2006). Insights into *Phytophthora ramorum* sporulation: epidemiological and evolutionary implications 1. *EPPO Bulletin*, 36(2), 383-388.
- Moralejo E. and Hernandez L. (2002) Inoculation trials of *Phytophthora ramorum* on detached Mediterranean sclerophyll leaves. Sudden Oak Death Science Symposium, Monterey, California, December 2002.
- Morilla G., Janssen D., García-Andrés S., Moriones E., Cuadrado IM. and Bejarano ER. (2005). Pepper (*Capsicum annuum*) is a dead-end host for Tomato yellow leaf curl virus. *Phytopathology*, 95(9), 1089-1097.
- Odening K. (1976). Conception and terminology of hosts in parasitology. In *Advances in parasitology (Vol. 14, pp. 1-93)*. Academic Press.
- O'Hanlon R., Choiseul J., Grogan H. and Brennan J. (2017). In-vitro characterisation of the four lineages of *Phytophthora ramorum*. *European journal of plant pathology*, 147, 517-525. doi: 10.1007/s10658-016-1019-2.
- Orlikowski LB. and Szkuta G. (2002). First record of *Phytophthora ramorum* in Poland. *Phytopathologia Polonica*, (25), 69-79.
- Palmieri K., Alexander J. and Frankel SJ. (2011). Sudden Oak Death and *Phytophthora ramorum* 2010-2011 summary report - a compendium of 2011 monthly newsletters. California Oak Mortality Task Force
- Parke JL. and Grünwald NJ. (2012). A systems approach for management of pests and pathogens of nursery crops. *Plant Disease*, 96(9), 1236-1244.
- Parke JL. and Lucas S. (2008). Sudden oak death and ramorum blight. *The Plant Health Instructor*. DOI: 10.1094/PHI-I-2008-0227-01.
- Parke JL. and Lewis C. (2007). Root and stem infection of *Rhododendron* from potting medium infested with *Phytophthora ramorum*. *Plant Disease*.91:1265-1270.
- Parke JL, Hansen EM and Linderman RG. (2002). Sporulation potential of *Phytophthora ramorum* on leaf disks from selected hosts. in :Proceedings of sudden oak death, a Science Symposium, The State of Our Knowledge, December 17 - 18, 2002, Monterey, California.
- Parnell S., Gottwald TR., Gilligan CA., Cunniffe NJ. and Van Den Bosch F. (2010). The effect of landscape pattern on the optimal eradication zone of an invading epidemic. *Phytopathology*, 100(7), 638-644.

- Perez-Sierra A., Alvarez L., Vercauteren A., Heungens K. and Abad-Campos P. (2011). Genetic diversity, sensitivity to phenylamide fungicides and aggressiveness of *Phytophthora ramorum* on camellia, rhododendron and viburnum plants in Spain. *Plant Pathology*, 60, 1069–1076.
- Peterson EK., Hansen EM. and Kanaskie A. (2015). Temporal Epidemiology of Sudden Oak Death in Oregon. *Phytopathology*, 105, 937–946.
- Peterson EK., Hansen EM. and Kanaskie A. (2014a). Spatial relationship between *Phytophthora ramorum* and roads or streams in Oregon tanoak forests. *Forest Ecology and Management*, 312, 216–224.
- Peterson EK., Hansen EM. and Hulbert J. (2014b). Source or sink? The role of soil and water borne inoculum in the dispersal of *Phytophthora ramorum* in Oregon tanoak forests. *Forest Ecology and Management*. 322, 48–57.
- Preuett JA., Collins DJ., Luster D., and Widmer TL. 2013. Screening selected Gulf Coast and southeastern forest species for susceptibility to *Phytophthora ramorum*. Online. *Plant Health Progress*.
- Prospero S., Vercauteren A., Heungens K., Belbahri L., and Rigling D. (2013). *Phytophthora* diversity and the population structure of *Phytophthora ramorum* in Swiss ornamental nurseries. *Plant Pathology*, 62(5), 1063-1071.
- Prospero S., Grünwald NJ., Winton LM. and Hansen EM. (2009). Migration patterns of the emerging plant pathogen *Phytophthora ramorum* on the west coast of the United States of America. *Phytopathology*, 99(6), 739-749.
- Purse BV., Graeser P., Searle K., Edwards C. and Harris C. (2013). Challenges in predicting invasive reservoir hosts of emerging pathogens: mapping *Rhododendron ponticum* as a foliar host for *Phytophthora ramorum* and *Phytophthora kernoviae* in the UK. *Biological invasions* 15(3) : 529-545
- Ramage BS., Forrestel AB., Moritz MA. and O'hara KL. (2012). Sudden oak death disease progression across two forest types and spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 23(1), 151-163.
- Rizzo DM., Garbelotto M. and Hansen EM. (2005). *Phytophthora ramorum* : Integrative Research and Management of an Emerging Pathogen in California and Oregon Forests. *Annual Review of Phytopathology*, 43, 309–335.
- Rizzo DM., Garbelotto M., Davidson JM., Slaughter GW., Koike ST. (2002). *Phytophthora ramorum* as the cause of extensive mortality of *Quercus* spp. and *Lithocarpus densiflorus* in California. *Plant Disease*, 86 : 205–214.
- Robin C., Andanson A., Saint-Jean G., Fabreguettes O. and Dutech C. (2017). What was old is new again: Thermal adaptation within clonal lineages during range expansion in a fungal pathogen. *Molecular ecology*, 26(7), 1952-1963.
- Robin C., Piou D., Feau N., Douzon G., Schenck N. and Hansen EM. (2011). Root and aerial infections of *Chamaecyparis lawsoniana* by *Phytophthora lateralis* : a new threat for European countries. *Forest Pathology*, 41(5), 417-424.
- Rytkönen A., Lilja A., Vercauteren A., Sirkiä S., Parikka P., Soukainen M. and Hantula J. (2012). Identity and potential pathogenicity of *Phytophthora* species found on symptomatic Rhododendron plants in a Finnish nursery. *Canadian journal of plant pathology*, 34(2), 255-267.
- Sansford CE., Inman AJ., Baker R., Brasier C., Frankel S., de Gruyter J., Husson C., Kehlenbeck H., Kessel G., Moralejo E., Steeghs M., Webber J. and Werres S. (2009). Report on the risk of entry, establishment, spread and socio-economic loss and environmental impact and the appropriate level of management for *Phytophthora ramorum* for the EU. Deliverable Report 28. EU Sixth Framework Project RAPRA.
- Sakai AK, Allendorf FW., Holt JS., Lodge DM., Molofsky J., Baughman S., Cabin RJ., Cohen JE., Ellstrand NC., McCauley DE., O'Neil P., Parker IM., Thompson JN. and Weller SG. (2001). The population bi-ology of invasive species. *Annual Review of Ecological Systematics*, 32 : 305–332

- Sakoda T., Goto H., Kanno T., Hiyama T., Hirakawa T., Nakanishi Y. and Hirata T. (2017). Ramorum blight of *Rhododendron* sp. caused by *Phytophthora ramorum* intercepted in plant quarantine inspection in Japan. *Research Bulletin Plant Protection Japan* 53: 75-81.
- Schenck N., Saurat C., Guinet C., Fourrier-Jeandel C., Roche L., Bouvet A., Husson C, Saintonge F-X., Contal C. and Ios R. (2018). First Report of *Phytophthora ramorum* causing Japanese Larch dieback in France. *Plant Disease*, 102(10), 2045.
- Scherm H. (1996). On the velocity of epidemic waves in model plant disease epidemics. *Ecological Modelling*, 87, 217–222.
- Seidl R., Klonner G., Rammer W., Essl F., Moreno A., Neumann M. and Dullinger S. (2018). Invasive alien pests threaten the carbon stored in Europe's forests. *Nature Communications*, 9(1) : 1626.
- Shishkoff N. (2007). Persistence of *Phytophthora ramorum* in soil mix and roots of nursery ornamentals. *Plant Disease*, 91(10), 1245-1249.
- Spaulding HL. and Rieske LK. (2011). A glimpse at future forests : predicting the effects of *Phytophthora ramorum* on oak forests of southern Appalachia. *Biological Invasions*, 13(6) : 1367-1375.
- Sundheim L., Herrero ML., Rafoss T. and Toppe B. (2009). Pest risk assessment of *Phytophthora ramorum* in Norway. Opinion of the Panel on Plant Health of the Norwegian Scientific Committee for Food Safety.
- Sutton W., Hansen EM., Reeser PW. and Kanaskie A. (2009). Stream monitoring for detection of *Phytophthora ramorum* in Oregon tanoak forests. *Plant Disease*, 93, 1182–1186.
- Swiecki TJ. and Bernhardt EA. (2013). A reference manual for managing sudden oak death in California. General Technical Report. PSW-GTR-242. Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. 129 p, 242.
- Tjosvold SA., Chambers DL., Koike ST., Mori SR. (2008). Disease on nursery stock as affected by environmental factors and seasonal inoculum levels of *Phytophthora ramorum* in stream water used for irrigation. *Plant Disease*. 92, 1566–1573.
- Tooley PW. and Carras MM. (2011). Enhanced recovery of *Phytophthora ramorum* from soil following 30 days of storage at 4 C. *Journal of Phytopathology*, 159(9), 641-643.
- Tooley PW. and Browning M. (2009). Susceptibility to *Phytophthora ramorum* and inoculum production potential of some common eastern forest understory plant species. *Plant Disease*, 93(3), 249-256.
- Tooley PW., Browning M. and Berner D. (2008). Recovery of *Phytophthora ramorum* following exposure to temperature extremes. *Plant Disease*, 92, 431–437.
- Tooley PW. and Kyde KL. (2007). Susceptibility of some eastern forest species to *Phytophthora ramorum*. *Plant Disease*, 91(4), 435-438.
- Tooley PW. and Englander L. (2002). Infectivity of *Phytophthora ramorum* on selected Ericaceous host species. *Phytopathology*, 92(6).
- Tracy DR. (2009). *Phytophthora ramorum* and *Phytophthora kernoviae* : the woodland perspective. *EPPO bulletin*, 39(2), 161-167.
- Turner J., Jennings P. and Humphries G. (2005). *Phytophthora ramorum* epidemiology : sporulation potential, dispersal, infection, latency and survival. Defra Project Report PH0194. Department for Environment, Food and Rural Affairs. Available the 18 July 2018 at: [http://randd.defra.gov.uk/Document.aspx?Document=PH0194\\_2004\\_FRP.pdf](http://randd.defra.gov.uk/Document.aspx?Document=PH0194_2004_FRP.pdf)
- Tyler BM., Tripathy S., Zhang X., Dehal P., Jiang RH., Aerts A., ... and Chapman, J. (2006). *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science*, 313(5791), 1261-1266.

- Van Poucke K., Franceschini S., Webber JF., Vercauteren A., Turner JA., McCracken AR., Heungens K., Brasier CM. (2012) Discovery of a fourth evolutionary lineage of *Phytophthora ramorum* : EU2, Fungal Biology, 116(11), 1178-1191.
- Václavík T., Kanaskie A., Hansen EM., Ohmann JL. and Meentemeyer RK. (2010). Predicting potential and actual distribution of sudden oak death in Oregon : Prioritizing landscape contexts for early detection and eradication of disease outbreaks. Forest Ecology and Management, 260, 1026–1035.
- Vannini A., Bruni N., Tomassini A., Franceschini S. and Vettraino AM. (2013). Pyrosequencing of environmental soil samples reveals biodiversity of the *Phytophthora* resident community in chestnut forests. FEMS microbiology ecology, 85(3), 433-442.
- Venette RC. and Cohen SD. (2006). Potential climatic suitability for establishment of *Phytophthora ramorum* within the contiguous United States. Forest Ecology and Management 231, 18–26.
- Vettraino AM., Sukno S., Vannini A. and Garbelotto M. (2010). Diagnostic sensitivity and specificity of different methods used by two laboratories for the detection of *Phytophthora ramorum* on multiple natural hosts. Plant Pathology, 59(2), 289-300.
- Vettraino AM., Hüberli D. and Garbelotto M. (2008). *Phytophthora ramorum* infection of coast live oak leaves in Californian forests and its capacity to sporulate in vitro. Australasian Plant Pathology, 37(1), 72-73.
- Vercauteren A., De Dobbelaere I., Van Bockstaele E., Maes M., and Heungens K. (2011). Genotypic and phenotypic characterization of the European A2 isolates of *Phytophthora ramorum*. European Journal of Plant Pathology. 129 : 621.
- Vercauteren A., De Dobbelaere I., Grünwald NJ., Bonants P., Van Bockstaele E., Maes M. and Heungens K. (2010). Clonal expansion of the Belgian *Phytophthora ramorum* populations based on new microsatellite markers. Molecular Ecology, 19(1) : 92-107.
- Wagner S., Litt T., Sánchez-Gofñi MF. and Petit RJ. (2015a). History of *Larix decidua* Mill.(European larch) since 130 ka. Quaternary Science Reviews, 124, 224-247.
- Wagner S., Liepelt S., Gerber S. and Petit RJ. (2015b). Within-range translocations and their consequences in European larch. PLoS One, 10(5), e0127516.
- Webber J., Harris A. and Brasier C. (2017) Shifting disease dynamic of *Phytophthora ramorum* causing localized epidemics on sweet chestnut (*Castanea sativa*). *Phytophthora in Forests and Natural Ecosystems*, Proceedings of the 8th Meeting of the International Union of Forest Research Organizations (IUFRO). Working Party S07-02-09.
- Webber JF., Mullett M. and Brasier CM. (2010). Dieback and mortality of plantation Japanese larch (*Larix kaempferi*) associated with infection by *Phytophthora ramorum*. New Disease Reports, 22 : 19.
- Werres S. and Kaminski K. (2005). Characterisation of European and North American *Phytophthora ramorum* isolates due to their morphology and mating behaviour in vitro with heterothallic *Phytophthora* species. Mycological Research, 109(8), 860-871.
- Werres S., Marwitz R., Man In't Veld WA., De Cock AWAM. , Bonants PJM., De Weerd M., Themann K., Ilieva E. and Baayen RP. (2001). *Phytophthora ramorum* sp. nov., a new pathogen on *Rhododendron* and *Viburnum*. Mycological Research, 105(10), 1155-1165.
- Yang X., Tyler BM. and Hong C. (2017) An expanded phylogeny for the genus *Phytophthora*. *IMA Fungus*, 8(2) :355-384.
- Xu. XM., Harwood TD., Pautasso M., Jeger MJ. (2009). Spatio-temporal analysis of an invasive plant pathogen (*Phytophthora ramorum*) in England and Wales. Ecography 32 (3), 504–516.

## 7.2 Législation et réglementation

**Arrêté du 15 décembre 2014 relatif à la liste des dangers sanitaires de première et deuxième catégorie pour les espèces végétales.** Journal Officiel de la République Française n°0298 du 26 décembre 2014 page 22318, texte n° 121

---

## ANNEXES

---

## Annexe 1 : Lettre de saisine

COURRIER ARRIVE

28 DEC. 2017

DIRECTION GENERALE

2017 -SA- 0 2 5 9



Direction générale de l'alimentation  
Service des actions sanitaires en production  
primaire  
Sous direction de la qualité, de la santé et de la  
protection des végétaux  
Bureau de la santé des végétaux et Bureau des  
intrants et du biocontrôle  
251 rue de Vaugirard  
75352 Paris cedex 15

Monsieur le Directeur Général  
de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de  
l'alimentation, de l'environnement et du travail  
14 rue Pierre et Marie Curie  
94701 Maisons-Alfort cedex

Dossier suivi par : Odile Colnard  
Mél : bsv.sdqspv.dgal@agriculture.gouv.fr  
Tel : 01 49 55 84 57

Réf. interne : BSV/2017- 12 / 0 0 8

Paris, le 26 DEC. 2017

**Objet : Saisine relative aux espèces hôtes dans le cadre de la lutte contre *Phytophthora ramorum***

Conformément à l'article L.1313-3 du code de la santé publique, j'ai l'honneur de solliciter l'avis de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation de l'environnement et du travail concernant les espèces hôtes et les mécanismes de propagation de *Phytophthora ramorum*.

### Éléments de contexte et données utiles

Suite à la confirmation officielle de la contamination par *Phytophthora ramorum* de mélèzes du Japon (*Larix kaempferi*), dans le Finistère, le 22 mai 2017, des mesures de lutte ont été planifiées par instruction technique DGAL/SDQSPV/2017-469 du 24 mai 2017. Danger sanitaire de première catégorie dans la réglementation française, *Phytophthora ramorum* fait l'objet de la décision européenne 2002/575/CE. Dans cette décision, le mélèze du Japon n'est pas cité comme végétal sensible. Découvert au Royaume-Uni en 2002 sur *Viburnum*, puis sur *Larix kaempferi* en 2009, il s'est répandu depuis sur une grande partie du territoire, les mélèzes succombant rapidement et offrant un terrain très fertile à la sporulation. En 2017, l'Angleterre signale des dégâts s'intensifiant sur châtaignier.

### Questions posées

Aussi, dans la perspective d'améliorer les stratégies de lutte contre *Phytophthora ramorum*, je vous saurais gré de bien vouloir effectuer une étude bibliographique portant sur les espèces sensibles à cet oomycète, en Europe et sous des climats similaires à ceux de la France, sans négliger les végétaux de sous-étage et notamment les espèces du genre *Rhododendron*, *Viburnum*, ou *Vaccinium* ni les autres espèces de mélèzes et mélèzes hybrides.

.../...

Cette étude visera à identifier les facteurs climatiques ou anthropiques et les cortèges floristiques propices d'une part à l'établissement et d'autre part à la propagation du pseudo-champignon. Ensuite, une typologie des espèces selon leur degré de sensibilité sera établie et le type d'hôte identifié : foliaire, terminal ou les deux. Les mécanismes biologiques ou de dynamique des populations seront succinctement évoqués ainsi que les pistes exploratoires pour la recherche. Une cartographie des zones à risque pour les essences forestières hautement et moyennement sensibles et des corridors de propagation permettra aux gestionnaires de mieux anticiper et adapter les méthodes de lutte.

**Délai justifié**

Je souhaiterais pouvoir disposer de votre avis dans un délai de 7 mois à compter de la date de réception de ce courrier, ainsi que d'un rapport intermédiaire pour le mois de mars.

**Destinataires pour la réponse mail**

- 0 [bsv.sdqspv.dgal@agriculture.gouv.fr](mailto:bsv.sdqspv.dgal@agriculture.gouv.fr)
- 1 [dsf.sdqspv.dgal@agriculture.gouv.fr](mailto:dsf.sdqspv.dgal@agriculture.gouv.fr)
- 2 [berl.sdpal.dgal@agriculture.gouv.fr](mailto:berl.sdpal.dgal@agriculture.gouv.fr)

Mes services se tiennent à votre disposition pour vous apporter toute information complémentaire.

Je vous remercie de bien vouloir m'accuser réception de la présente demande.

Le sous-directeur de la qualité, de la santé  
et de la protection des végétaux

Alain TRIDON

Copie : SDPAL/BERL





Agence nationale de sécurité sanitaire  
de l'alimentation, de l'environnement et du travail  
14 rue Pierre et Marie Curie  
F94701 Maisons-Alfort cedex  
[www.anses.fr](http://www.anses.fr)  
[@Anses\\_fr](https://twitter.com/Anses_fr)