



**HAL**  
open science

# Les espèces de champignons exotiques envahissants et leurs conséquences dans l'écosystème forestier : cas de la chalarose du frêne

Thomas Girard

## ► To cite this version:

Thomas Girard. Les espèces de champignons exotiques envahissants et leurs conséquences dans l'écosystème forestier : cas de la chalarose du frêne. Sciences pharmaceutiques. 2019. dumas-02499617

**HAL Id: dumas-02499617**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02499617>**

Submitted on 5 Mar 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# **UNIVERSITE DE PICARDIE JULES VERNE**

UFR PHARMACIE

Année Universitaire 2018-2019

## **THESE**

### **POUR LE DIPLOME D'ETAT DE DOCTEUR EN PHARMACIE**

Soutenue publiquement le 11 juin 2019

Par Monsieur Girard Thomas

Les espèces de champignons exotiques  
envahissants et leurs conséquences dans  
l'écosystème forestier – Cas de la chalarose du  
frêne

#### **JURY**

Président : Mme Closset-Kopp Déborah, Maître de conférence

Directeur de thèse : Mr Decocq Guillaume, Professeur Universitaire et  
Hospitalier, Docteur en Pharmacie

Membre : Mr Ducrot Julien, Docteur en Pharmacie

Thèse n°



## **Remerciements**

Je tenais à remercier en premier lieu, mon directeur de thèse, Monsieur Decocq Guillaume, pour sa patience, son soutien qu'il m'a apporté et son exigence dans cette thèse. Je tenais à le remercier également pour les connaissances mycologiques, botaniques et écologiques pendant mes études.

Je remercie également Madame Closset-Kopp pour sa participation à cette thèse en tant que présidente du jury.

À Julien alias Grand Ju qui est aussi membre du jury. Moi qui voulais plus me diriger vers l'internat, tu m'as fait aimer ce métier de pharmacien à l'officine pendant ce premier stage de 6 semaines.

À mes parents, qui m'ont tout appris et que j'aime fort.

À ma sœurette, qui m'en a fait baver pour mes examens mais toute cette galère (nous le savons tous les deux) c'était pour mon bien. Je t'aime Margot.

à Vincent, mon partenaire sportif, qui est presque un frérot.

À ma Crickette d'amour.

À mamy Yvonne et papy Jean, qui m'ont toujours encouragé, pas vrai papy Jean (tu vois tu avais raison j'en ai surpris plus d'un dans mon parcours mais grâce à, je cite « courage puissance merde », j'ai réussi...).

À mamy Roro et papy Jaco, qui m'ont toujours soutenus. Je vous aime fort.

Je remercie également les tatas, tontons, cousins, cousines.

Je remercie Jean-Baptiste, Geoffrey, Charly, Nico, Marine, Morgane, Lucien dit Balavoine et à tous les autres pour leur soutien, certes différent du soutien de la famille mais tout aussi important.

Je remercie Élisabeth pour son soutien et son amour.

« thèsez-vous ! »

De Geoffrey Delgrange, un véritable ami.

# **SOMMAIRE**

## **INTRODUCTION**

### **I] Les invasions biologiques et espèces exotiques envahissantes (EEE)**

- 1) Définitions
- 2) Caractéristiques des EEE
- 3) Processus des invasions
- 4) Lutte et réglementation
- 5) Surveillance

### **II] Les champignons et leurs interactions avec le vivant**

- 1) La fonge
- 2) Interaction avec les bio-systèmes
  1. Saprotrrophisme
    1. Généralités
    2. Cas d'un saprotrophe exotique, *Clathrus archeri*
  2. Parasitisme
  3. Symbiotisme
    1. Lichen
    2. Mycorhize
      1. Ectomycorhize
      2. Ectendomycorhize
      3. Endomycorhize

### **III] Conséquences des EEE sur les écosystèmes**

- 1) La biodiversité
- 2) Effets écologiques
  1. Altérations des habitats
  2. Prédation
  3. Concurrence
  4. Homogénéisation des écosystèmes
- 3) Effets génétiques : l'Hybridation

4) Effets pathologiques

#### **IV] La chalarose du frêne**

1) Une origine semée d'embûches

2) Un Cycle de vie mais des symptômes divers

3) Impact

4) Une certaine résistance mais...

5) ...les « meilleures » défenses sont la gestion et la prévention

1. Prévention

2. Gestion

#### **VI] Impacts**

#### **VII] Discussion**

1) La détection, la dispersion et les possibilités d'intervention

2) La population et les facteurs environnementaux impactant le développement du pathogène

3) Gestion des frênes

### **CONCLUSION**

### **ANNEXE**

### **BIBLIOGRAPHIE**



## INTRODUCTION

Dès 1875, en France, plusieurs chercheurs dont Arbois de Jubainville, Emil Rostrup, Jacob Eriksson, s'intéressaient aux maladies forestières, leur progression et les mesures à prendre. Depuis la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle et le début du XX<sup>ème</sup> siècle, les pathologies forestières apparaissent de plus en plus (voir tableau 1).

Avec l'émergence notable des pathogènes envahissants, les stratégies de gestion forestière doivent évoluer en permanence pour essayer de faire face à l'ensemble, voire une grande partie de ces maladies.

Dans les années 1970, l'apparition de la Graphiose de l'Orme, provoquée par *Ophiostoma novo-ulmi*, a entraîné la destruction de nombreux arbres. Le frêne quant à lui peu touché par cette pathologie fut alors utilisé comme espèce de remplacement à l'orme par son développement rapide.

Le frêne élevé ou commun, *Fraxinus excelsior*, est l'un des grands arbres de nos forêts (voir figure 1). Appartenant à la famille des Oléacées, son bois est clair, souple et résistant. Il est utilisé pour sa résistance à la flexion et aux chocs (manches d'outils, cannes, bâtons de hockeys...). De plus il possède des propriétés diurétiques et anti-inflammatoires.



Figure 1 : Le frêne commun, *Fraxinus excelsior* (Google 2019)

À partir des années 1990, les frênes d'Europe sont eux aussi atteints par une pathologie inconnue jusque dans les années 2000. Les différents pays de l'Europe sont touchés et en particulier la France.

Cette nouvelle pathologie induite par un champignon pathogène microscopique, *Hymenoscyphus fraxineus* ou *Chalara fraxinea*, envahit nos forêts et particulièrement les forêts picardes. L'Aisne (02), ayant sa filière forestière principale dans le bois de frêne, subit de nombreux impacts écologiques et économiques.

<b>Agents pathogènes</b>	<b>Hôtes</b>	<b>Nombres de mentions DSF</b>	<b>Nombres de mentions WOK</b>
<i>Armillaria</i> spp.	toutes espèces	3404	1454
<i>Dothistroma</i> spp.	pins	2092	203
<i>Sphaeropsis sapinea</i>	pins	1942	322
<i>Erysiphe alphitoïdes</i>	chênes	1742	89
<i>Heterobasidion</i> spp.	conifères	1674	1019
<i>Melampsora</i> spp.	peupliers	1228	402
<i>Cryphonectria parasitica</i>	chataigniers	1015	1336
<i>Phaeocryptopus gaeumannii</i>	douglas	784	60
<i>Hymenoscyphus fraxineus</i>	frênes	559	249
<i>Melampsora pinitorqua</i>	pins	378	47
<i>Nectria</i> spp.	hêtres	372	275
<i>Phytophthora cambivora</i> / <i>cinnamomi</i>	chataigniers et chênes principalements	350	1610
<i>Ophiostoma novo-ulmi</i>	ormes	341	884
<i>Collybia fusipes</i>	chênes	326	20
<i>Marssonina brunnea</i>	peupliers	318	37

Tableau 1: Principales espèces de champignons pathologiques (Base Départementale Santé des Forêts de 1989 à 2016 et Web of Knowledges de 1956 à 2017)

# I] Les invasions biologiques et espèces exotiques envahissantes

## 1) Définitions

Il est nécessaire de faire un point sur quelques rappels de vocabulaires et de définitions liées aux invasions biologiques, pour ainsi apporter une définition précise d'espèce exotique envahissante (EEE).

- Espèce autochtone : espèce vivant à l'intérieur de son écosystème naturel.
- Espèce allochtone : espèce observée en dehors de son écosystème naturel. Mais cette importation s'est faite naturellement, sans l'intervention de l'Homme.
- Espèce exotique : espèce allochtone libérée intentionnellement ou accidentellement par l'Homme en dehors de son écosystème naturel.
- Espèce acclimatée : espèce qui a réussi à s'installer de façon définitive dans une région géographique qui n'est pas la sienne à l'origine.
- Espèce naturalisée : espèce introduite rencontrant des conditions écologiques favorables à son implantation durable dans le temps et sur le territoire d'accueil. Son établissement est indépendant de l'Homme. Elle se reproduit régulièrement dans sa nouvelle aire géographique et se maintient à long terme. Le délai de naturalisation est difficile à évaluer.
- Espèce envahissante : espèce autochtone ou allochtone qui prolifère et qui étend son aire de distribution sur un territoire donné, liée à une augmentation de la densité des populations. Une espèce devient souvent envahissante lorsque le milieu est perturbé.

Ainsi, une espèce exotique envahissante se définit comme une « espèce allochtone, dont l'introduction par l'Homme, volontaire ou fortuite, l'implantation et la propagation menacent les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes avec des conséquences écologiques et, ou économiques et, ou sanitaires négatives » - définition de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (2000) (MNHN, 2018).

#### Remarque :

Les espèces exotiques envahissantes sont présentes dans tous les groupes taxonomiques principaux. Ce sont des virus, des champignons, des algues, des mousses, des fougères, des plantes supérieures, des invertébrés, des poissons, des amphibiens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères (McNeely, 2001). D'une manière générale, seules les espèces fongiques seront étudiées, ici.

## 2) Caractéristiques des EEE

Toutes les espèces envahissantes ne sont pas exotiques et toutes espèces exotiques ne sont pas envahissantes. Il est nécessaire d'utiliser certains outils pour évaluer le statut d'une espèce. On distingue deux espèces exotiques envahissantes :

- Les EEE avérées : fréquentes et fortement répandues sur une zone.
- Les EEE potentielles : non présentes ou en faible proportion dans une zone mais ayant un fort pouvoir envahissant (car l'espèce est connue pour être envahissante sur d'autres territoires) (Poggi, 2018).

## 3) Processus des invasions

Chaque espèce étant différente, c'est avec une évidence certaine que la

durée de processus d'invasion varie. Cependant, ce processus se déroule toujours de la même façon et se décompose en plusieurs étapes (voir figure 2) :

- L'introduction :

Elle correspond à l'importation, volontaire ou fortuite, de l'espèce par l'Homme, dans un écosystème que l'espèce est incapable de coloniser naturellement à cause de la distance entre son écosystème naturel et cet écosystème colonisé. C'est durant cette phase que l'espèce est la plus fragile, soit par manque d'adaptation à son nouveau milieu soit par diversité génétique trop faible.

- Phase de latence :

Cette phase, située entre l'introduction et l'établissement est, plus ou moins longue, en fonction de différents facteurs intrinsèques à l'espèce, facteurs environnementaux, facteurs humains.

- Établissement :

L'établissement est le moment où l'espèce parvient à s'adapter aux différentes conditions environnementales et se reproduit pour avoir une population viable : le nombre d'individus devient alors suffisamment important pour que l'espèce perdure.

- Prolifération :

Cette étape correspond à une croissance exponentielle de la population. C'est souvent à ce moment que l'espèce est identifiée et que les moyens de lutte sont mis en place. La population cessera de croître et se stabilisera lorsqu'elle aura atteint un seuil, celui de la limite d'invasion qui est fixé par les ressources et l'espace disponible. C'est pendant cette dernière phase que vont apparaître les impacts visibles sur l'environnement.

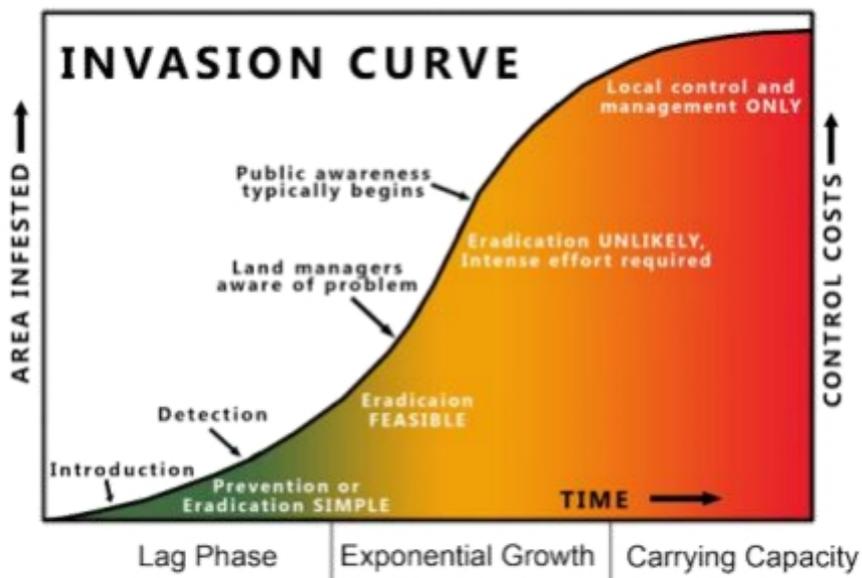


Figure 2: Graphique montrant le processus d'invasion (Monty 2019)

L'apparition d'une maladie peut être expliquée par trois causes :

- L'introduction (naturelle ou accidentelle) du pathogène dans une zone où il était absent.
- Le changement climatique, qui offre des conditions viables pour l'agent pathogène.
- La modification de la gestion des ressources naturelles par l'évolution des pratiques sylvicoles ou agricoles (Anderson, 2004).

Cependant, quelle que soit la nature du pathogène (bactérie, virus, champignon, insecte), ces événements sont dus à une introduction. Le risque d'introduction augmente proportionnellement avec l'intensification des échanges commerciaux. Si le pathogène réussit à se développer et à se disperser dans son nouvel écosystème, il devient une menace écologique, économique et, ou sociale (Desprez-Loustau et al, 2007).

Par exemple, l'oomycète *Phytophthora infestans*, originaire d'Amérique centrale ou du Sud, responsable de l'épidémie du mildiou de la pomme de terre, provoqua une grave crise alimentaire au milieu du XIXème siècle en Irlande causant la mort de plus d'un million de personnes et une migration importante de la population irlandaise vers l'Amérique du Nord (Desprez-Loustau et al, 2007).

Plus récemment, le frêne commun, peu concerné par des problèmes phytosanitaires, est menacé par un champignon d'origine exotique.

#### 4) Lutte et réglementations

Différentes méthodes ont été développées pour lutter contre les EEE que l'on peut les classer en deux catégories :

- Les méthodes curatives peuvent être utilisées une fois que l'espèce est introduite et est devenue envahissante. Ce sont des méthodes actives qui visent à éradiquer ou limiter l'effectif de l'espèce envahissante et, par conséquent, ses impacts, en utilisant une lutte mécanique, chimique ou biologique. Ces méthodes curatives nécessitent d'être très spécifiques à l'espèce visée.
- Les méthodes préventives : sont utilisées en limitant l'introduction d'une espèce potentiellement envahissante grâce à des réglementations et des traitements préventifs utilisés envers le matériel biologique des pays exportateurs.

En France, toute importation de matériel biologique :

- Un contrôle préalable par des documents certifiant leur qualité.
- Un échantillonnage aléatoire effectué pour vérifier l'absence de

symptômes typiques d'agents pathogènes connus sur la marchandise.

- Une confirmation peut être réalisée par un test en laboratoire agréé.
- Des quarantaines peuvent être mises en place par exemple avec la station de quarantaine des ligneux de Clermont-Ferrand, et différents traitements peuvent être demandés sur la marchandise avant l'importation. Cette station de quarantaine appartient au Laboratoire de la Santé des Végétaux de l'ANSES (Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail) et est encadré par les dispositions réglementaires de la directive 2008/61/CE. Cette Directive 2008/61/CE de la Commission fixant les conditions dans lesquelles certains organismes nuisibles, végétaux, produits végétaux et autres objets énumérés aux annexes I à V de la directive 2000/29/CE du Conseil peuvent être introduits ou circuler dans la Communauté ou dans certaines zones protégées de la Communauté pour des travaux à des fins d'essai ou à des fins scientifiques ou pour des travaux sur les sélections variétales (Légifrance, 2019).

Des actions sont également mises en place au sein du pays importateur avec des campagnes d'information pour maintenir la biodiversité, un état d'équilibre de l'écosystème et éviter les perturbations favorables aux espèces invasives (Goudard, 2007).

À l'échelle internationale, plusieurs conventions ont été signées entre différents pays pour gérer ces EEE. Elles sont le résultat d'un travail en commun réalisé par les organisations intergouvernementales chargées de la coopération dans le domaine de la protection des plantes et du suivi des organismes nuisibles dont la France fait partie. On peut citer l'Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes (OEPP, 1951 à l'origine de la Convention Internationale pour la Protection des Végétaux) qui joue plusieurs rôles importants dans le domaine forestier comme :

- Développer une stratégie internationale contre l'introduction et la dissémination des organismes nuisibles des plantes cultivées ou sauvages, dans les écosystèmes agricoles et naturels (y compris les plantes exotiques envahissantes).
- Encourager l'harmonisation des réglementations phytosanitaires ainsi que toute autre action officielle dans le domaine de la protection des plantes.
- Promouvoir l'utilisation de méthodes de lutte modernes, sûres et efficaces contre les organismes nuisibles.
- Fournir un service de documentation sur la protection des végétaux.

Les activités de l'OEPP sont donc :

- Établir des normes régionales relatives aux mesures phytosanitaires et aux produits phytosanitaires.
- Organiser les réunions des Groupes de travail et des Tables rondes, afin de réunir les experts de toute la région OEPP.
- Participer aux activités mondiales sur les mesures phytosanitaires, coordonnées par le Secrétariat de la CIPV (FAO).
- Organiser des conférences internationales et des ateliers pour les chercheurs, les responsables des Organisations Nationales de Protection des Végétaux, les inspecteurs phytosanitaires.

- Assurer la publication du Bulletin OEPP/EPPO Bulletin, du Service d'Information OEPP ainsi que le maintien de systèmes d'information électronique et de bases de données (EPPO, 2019).

On peut encore citer l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (Food and Agriculture Organization, FAO) qui apporte une assistance technique en matière de gestion de la quarantaine végétale en participant à la Convention Internationale pour la Protection des Végétaux (CIPV). Elle contribue au niveau forestier en identifiant chaque profil d'espèces nuisibles impliquées dans les maladies forestières au niveau de 25 pays (FAO, 2015).

Ces organisations ont créé des listes basées sur des connaissances scientifiques qui déterminent des priorités de conservation par les risques d'extinction des espèces végétales comme animales à l'échelle mondiale. En 2005 dans le cadre de la stratégie sur les EEE, La Commission Européenne a financé le programme DAISIE (***Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe***) ayant pour but de répertorier les espèces introduites en Europe au comportement envahissant : les ***Invasive Alien Species*** = IAS. Via son site web (DAISIE, 2018) le programme apporte des informations sur 12122 espèces exotiques envahissantes et cette liste est régulièrement mise à jour.

Ces différentes listes et programmes permettent d'orienter des décisions politiques concernant l'importance et les enjeux des problèmes de conservation (Wittenberg et al, 2001).

L'Union internationale pour la conservation de la nature, IUCN, a élaboré un organigramme de décisions à prendre en cas d'introduction d'espèces exotiques (voir figure 3).

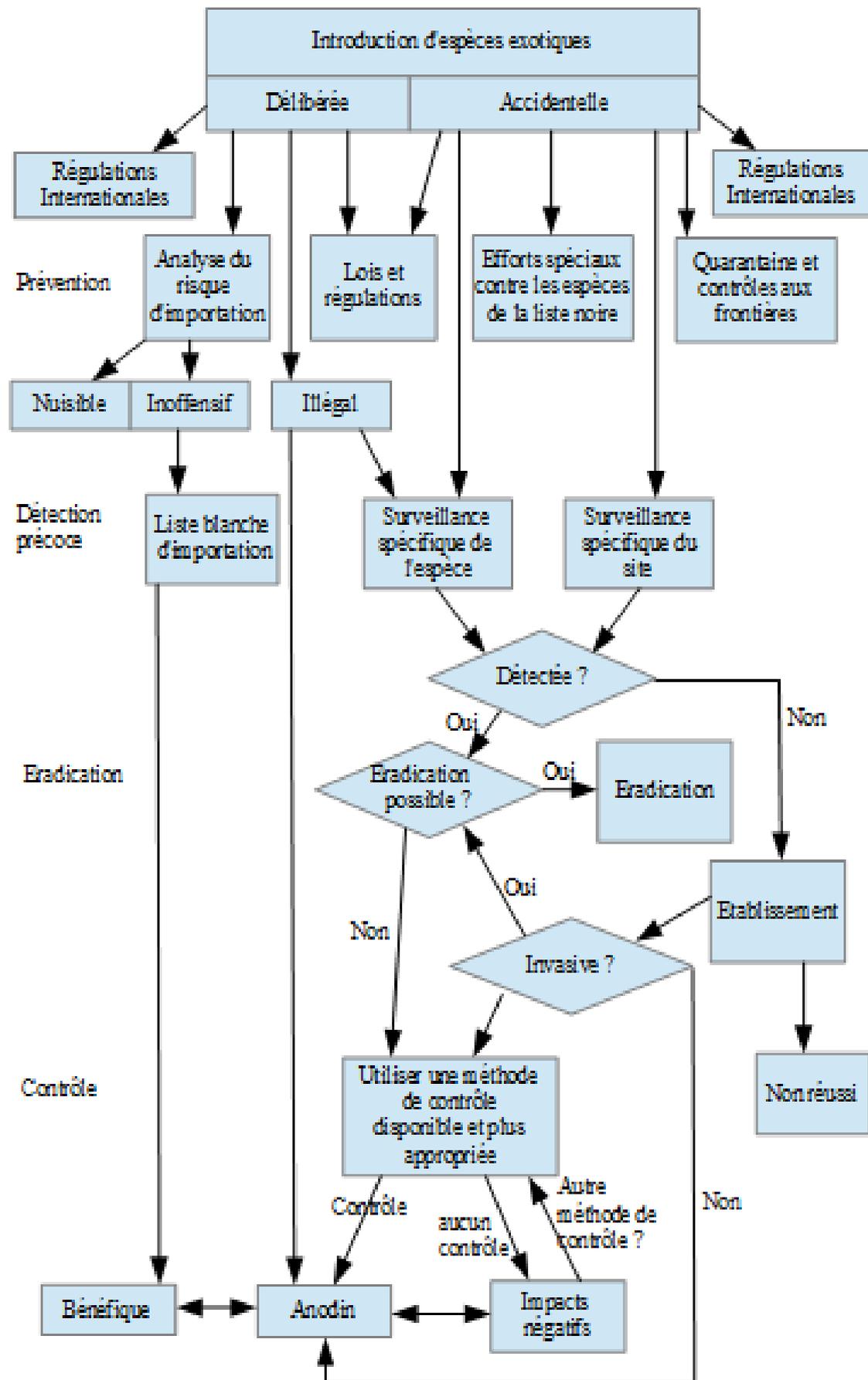


Figure 3: Schéma récapitulatif des décisions à prendre selon l'UICN (adapté de Wittenberg et al, 2001)

## 5) Surveillance

Pour répondre aux règlements internationaux concernant les EEE, un réseau de surveillance a été initié sur l'ensemble du territoire national (Grosdidier, 2017).

Cette surveillance peut être définie comme un processus systématique et continu d'analyse, d'interprétation de données descriptives permettant le suivi temporel et spatiale des événements sanitaires dans une population (Fontanet adapté de SB.Thacker, 1992) .

L'objectif de la surveillance des EEE est de gérer les espèces par une détection et un suivi rapide et approprié. Les données de surveillance sont ensuite recueillies grâce à différents réseaux :

- Le réseau national d'épidémiologie-surveillance des cultures,
- Le réseau national de biovigilance avec sa base de données nationale nommée BIOVIG s'intéressent à l'état sanitaire des cultures.
- Le Système d'Information de la Nature et des Paysages (SINP) s'intéresse à l'état de la biodiversité, et le Département de la Santé des Forêts (DSF) s'intéresse à l'état sanitaire des forêts (Barthod, 1994 ; Boutte, 2011 ; DGAL, 2017 ; Flot, 2015 ; Nageleisen et al., 2010).

Les données recueillies par ces réseaux sont traitées pour aboutir à une détermination des risques possibles (objectif principal de l'épidémiologie).

Les programmes de sciences participatives grâce au grand public, naturalistes, chercheurs... Ou les plans de gestion d'espèces invasives ("Projet d'arrêté relatif à la lutte contre *Ceratocystis platani*, agent pathogène du chancre coloré du platane - Terminée," 2015) sont des exemples de mise en place de surveillance.

Le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) a créé un référentiel taxonomique national nommé TAXREF. Ce référentiel liste les êtres vivants

recensés sur le territoire, tel un inventaire. Il gère la répartition des espèces via l'utilisation d'informations biogéographiques par territoire administratif ou national.

Cela permet d'obtenir une vision synthétique de la répartition des espèces en France. Donc permet aussi d'estimer la proportion d'espèces indigènes par rapport aux espèces introduites.

Il existe plusieurs types de sources sont utilisés pour alimenter le TAXREF dont :

- Des bases de données validées et officielles.
- Des publications scientifiques et des données de groupes d'experts tels que la Société Mycologique de France, la FCBN, le Ministère en charge de l'Écologie et le Muséum, etc.

À l'issue de ce référentiel, le MNHN a élaboré et met régulièrement à jour l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN). Cette base de données répertorie l'ensemble des taxons autochtones et allochtones de France. C'est ainsi à partir de l'INPN que des informations sur le statut des espèces envahissantes peuvent être obtenues

#### Remarque :

Un système est en cours de développement pour cataloguer et homologuer les espèces exotiques. Ce nouveau système prendra en compte trois listes pour l'ensemble des êtres vivants :

- La liste blanche : comprenant les espèces pour lesquelles l'évaluation de risque ou une longue expérience permettent de conclure à un faible risque. L'introduction de spécimens de ces espèces peut être autorisée sans restriction ou sous certaines conditions. Il faut cependant veiller à ne pas donner l'impression d'encourager les libérations incontrôlées d'espèces de la liste blanche. Le recours aux

listes blanches ne doit pas empêcher d'accorder, le cas échéant, la préférence aux espèces indigènes de provenance locale.

- La liste noire comportant les espèces strictement réglementées et qui ont fait l'objet d'une évaluation de risque avant d'y être inscrites. Sont inscrites :
  - Les espèces déjà signalées comme très envahissantes dans un ou plusieurs pays d'Europe,
  - Les espèces dont le caractère envahissant a déjà été démontré.
  - Les espèces qui sont capables de poser problème dans plusieurs États d'Europe, qui n'y sont pas encore présentes mais ont de fortes chances d'y être introduites.
- La liste grise ou liste d'attente regroupant les espèces ne figurant sur aucune liste ou pour lesquelles les données sont encore insuffisantes. Ces espèces doivent être soumises à une évaluation de risque avant que leur introduction soit ou ne soit pas autorisée. Ces espèces ont été identifiées comme à risque élevé dans d'autres régions ou pays. Il peut être utile d'inscrire sur cette liste les espèces apparentées à celles qui figurent sur les listes noire et blanche (Genovesi et al., 2003).

## III] Les champignons et leurs interactions avec le vivant

### 1) La fonge

Longtemps considérées comme des plantes par la présence d'une paroi cellulaire périphérique et de vacuoles turgescents dans le cytoplasme. L'absence de chlorophylle en fait des organismes hétérotrophes (comme les animaux). Cependant animaux et champignons possèdent un ancêtre commun, alors qu'il n'y a pas de lien de parenté avec les plantes. Il a alors fallu modifier l'arbre phylogénétique en reclassant le règne de la fonge.

Pour placer un organisme dans le règne des fungi, il doit posséder plusieurs critères :

- Eucaryote : chaque cellule doit posséder un noyau.
- Hétérotrophe : vis-à-vis du carbone.
- Absorbotrophe (contrairement aux animaux et végétaux qui pratiquent l'assimilation, respectivement) : digestion extracellulaire suivie de l'absorption des nutriments.
- Thallophyte : appareil végétatif ramifié, diffus et tubulaire = le thalle.
- Cryptogame : reproduction par des spores.
- Des spores non flagellées (exceptionnellement uni-flagellées) mais jamais bi-flagellées.
- Une paroi cellulaire chitineuse.

Comme tout être vivant, ils interagissent avec les biotopes avoisinants.

## 2) Interaction avec les bio-systèmes

### 1. Saprotrrophisme

#### 1. Généralités

Les saprophophes (du grec *sapros*, « pourriture » et *trophê*, « nourriture », « croissance » au sens « se nourrir de ») vivent libres dans l'environnement et se nourrissent de substance morte : humus, fragments végétaux, déchets organiques divers. Contrairement aux espèces symbiotiques (du grec *sun*, « avec » et *bios*, « vie ») et parasites (du grec *parasitos*, de *para*, « à côté » et *sitos*, « aliments ») qui tirent leurs nutriments d'hôtes vivants. On estime que la moitié des espèces d'eumycètes vivent de cette manière ainsi que de nombreux pseudo-mycètes. Ces derniers sont plus apparentés à des algues et ne sont plus vraiment considérés comme des champignons par certains chercheurs. Cependant ils ont développé des caractéristiques identiques à celles des eumycètes, par une évolution convergente : la plus marquante étant l'hyphe mycélienne. Les deux différences les plus marquantes sont :

- Une paroi cellulaire contenant de la cellulose, et non de la chitine, associée à des glycanes (polymères de sucre).
- Des spores nageuses ayant deux flagelles antérieures.

Ils peuvent être responsables de maladies comme les mildious (vignes, pommes de terre, tomates, etc).

Les saprotrophes jouent un rôle majeur dans la biosphère. Les Ascomycètes et les Basidiomycètes étant les seuls organismes à savoir digérer efficacement la lignine sous forme de gaz carbonique. On estime que ces champignons recyclent environ 90 % de la biomasse végétale et produisent 85 milliards de tonnes de gaz carbonique. Sans ce recyclage intense, les végétaux épuiseraient complètement le gaz carbonique de l'atmosphère en quelques années.

Ces champignons participent aussi à la formation de la couche supérieure des sols. Les principaux déchets de la dégradation des végétaux morts par les champignons sont les acides humiques. Ces acides sont capables de fixer les sels minéraux et de retenir l'eau donc leur présence permet une fertilisation du sol, c'est l'humus.

De plus les hyphes participent à la structuration du sol et permettent de retenir des particules du sol grâce à la sécrétion de composés qui les collent à leur substrat.

Par leurs activités, les saprotrophes favorisent la fertilité et la bonne santé des sols et donc de ce qui vit autour.

La majorité des champignons microscopiques, les micro-mycètes sont des saprotrophes contre 40-45% des macro-mycètes. N'ayant pas d'exigence particulière, s'adaptant sur plusieurs substrats. Cela les rend facile à cultiver en laboratoire. Certains sont utilisés comme organisme modèle car ils présentent une certaine universalité dans le fait d'exprimer leurs gènes, de produire leurs constituants cellulaires, de se diviser, etc. Pour établir qu'une espèce est un organisme modèle il faut recenser les propriétés principales partagées par la majorité d'organismes modèles. On aboutit au profil suivant :

- Il doit être un organisme de petite taille : à un volume constant nous aurons un effectif de populations d'autant plus grand. Il offre la possibilité d'utiliser des tests statistiques pour valider ou rejeter des hypothèses et aussi d'augmenter la probabilité d'apparition de phénomènes rares.
- Le temps de génération doit être court pour des raisons de réactivité et de productivité.
- Aussi plus le mode de culture est simple et les besoins en nutriments réduits plus les coûts sont faibles.

- Il doit aussi avoir une reproduction sexuée. Plus les descendants seront nombreux et plus l'analyse génétique sera efficace.

Cette adaptation facilitée est aussi due à la synthèse d'une grande variété d'exoenzymes (amylases, invertases, enzymes pectinolytiques et protéolytiques, gluco-oxydase...). Nombre de ces enzymes sont inductibles, c'est-à-dire qu'elles ne sont synthétisées qu'au moment du besoin et leur régulation se fait par des mécanismes très précis.

En exemple, nous pouvons citer :

- Les champignons telluriques : ils sont présents dans le sol et participent activement au cycle de l'azote en provoquant la dégradation de l'humus. Ce processus intervient surtout en terrain acide. Ces champignons sont les seuls (avec les bactéries) à consommer la cellulose et à utiliser la lignine. On y trouve les Basidiomycètes, polypores, armillaires... Certaines moisissures altèrent des matières organiques diverses (mal conservées et, ou exposées à l'humidité : cuir, papier plastiques, aliments...). Celles qui se développent sur les aliments peuvent sécréter des substances toxiques pour l'Homme et les animaux : l'aflatoxine par *Aspergillus flavus* qui se trouve être la substance la plus cancérigène connue.
- Les champignons levuriformes : ils sont à l'origine des processus fermentaires utilisés dans l'industrie chimique, alimentaire et pharmaceutiques avec la production de substances antibiotiques (avec la pénicilline par exemple). Ces substances sont utilisées par le champignon pour éliminer ses compétiteurs.

## 2. Cas d'un saprotrophe exotique, *Clathrus archeri*

Dans le cas des champignons exotiques invasifs, nous pouvons parler de l'Anthurus d'Archer, *Clathrus archeri*.

Basidiomycète, originaire d'Australie ainsi que de Nouvelle-Zélande. Il a connu une expansion impressionnante étudiée par Parent et Thoen (Parent, 2000). Cette espèce est décrite dans l'Archipel Malais, en Afrique du Sud et en Europe, notamment en France et en Belgique. Au vu de son apparition en Europe, plusieurs hypothèses ont été proposées :

- La première hypothèse laissait à penser que les spores ont été introduites par les soldats australiens pendant la Première Guerre Mondiale, car le champignon aurait été signalé en Lorraine et dans les Vosges, à des emplacements où se situaient des camps militaires américains et australiens.
- Une deuxième hypothèse évoque le transport des spores par le commerce des laines venues d'Australie. Vers les années 1920, son apparition dans les Vosges se fait près d'une industrie lainière qui traitait les laines venues d'Australie (ONF, 2018).

Les travaux de Parent et de Thoen indiquent son apparition dans les Vosges puis en Lorraine pour atteindre le Grand-Duché de Luxembourg. En 1968, l'espèce est signalée pour la première en forêt de Soignes en Belgique. Ce champignon, appelé les doigts du diable, se présente sous la forme d'un œuf gélatineux qui se développe à la surface du sol. En coupe transversale on distingue les cinq tentacules du champignon. La croissance de l'œuf est très longue. Après l'éclatement de la volve, l'épanouissement se fait en quelques heures.

À maturité, il présente des bras tentaculaires (de quatre à sept), d'une longueur située entre 10 et 15 cm (voir figure 4). Sa caractéristique principale est une odeur nauséabonde, comme le *Phallus impudicus*. Les mouches sont attirées par cette odeur et serviront de moyens de dissémination des spores.



Figure 4 : Étapes de développement de *Clathrus archeri* (Google, 2019)

La France avait établi une liste des espèces de champignons exotiques, invasifs, introduits depuis 1800, comprenant 227 espèces (et quelques sous-espèces) dont 29,5 % sont des saprotrophes (voir tableau 2 dans les annexes) (Desprez-Lousteau, 2008 ; DAISIE, 2018).

Le parasitisme reprend ce principe de dégradation pour l'utiliser sur des organismes encore vivants.

## 2. Parasitisme

Ce mode de vie, qui est fréquent, est sûrement apparu lorsque certaines espèces saprophytes ont trouvé que les apports nutritifs étaient plus favorables chez les êtres vivants.

La majorité des champignons parasites sont des parasites dits obligatoires, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent plus se développer sans leur hôte. Ceux qui n'ont pas adopté l'un ou l'autre mode de vie sont nommés les parasites facultatifs ou opportunistes et s'attaquent au vivant dont les défenses immunitaires sont affaiblies.

Pour que la vie parasitaire s'établisse, il faut que le champignon crée un contact intime avec son hôte. L'action parasitaire commence donc par le contact, la fixation et la pénétration dans l'hôte.

Cette pénétration est facilitée par le très faible diamètre des hyphes qui peuvent s'insinuer dans les espaces intercellulaires. Chez les végétaux, le champignon parasite passe le plus souvent par les stomates : les cutinases permettant un passage direct à travers l'épiderme.

Une fois la pénétration réalisée, le parasite se procure eau et nutriments :

- Soit en tuant les cellules hôtes puis en prélevant dans les cellules mortes.
- Soit en établissant étroitement des liaisons avec les cellules hôtes et en absorbant les produits solubles sans causer la nécrose dans un premier temps.

Le pouvoir parasitaire du champignon est également accentué par leur dissémination : leurs minuscules, spores produites en abondance, peuvent être transportées par le vent sur de longues distances.

Ce mode de vie cause de nombreux dégâts, notamment aux plantes cultivées, par exemple avec le mildiou de la pomme de terre (voir figure 5), *Phytophthora infestans*, créant une famine au XIX siècle en Irlande et ainsi l'exode de la population vers les États-Unis. D'ailleurs, *Phytophthora infestans* est aussi un champignon exotique qui aurait pour zone d'origine : le Mexique. Son introduction se serait faite à travers l'importation des pommes de terre contaminées de l'Amérique vers l'Europe dans les années 1845 à 1851.



Figure 5 : Tubercule atteint par *Phytophthora infestans* (Google, 2019)

### 3. Symbiotisme

#### 1. Lichen

De la Toundra du Grand Nord aux déserts les plus chauds, du rocher côtier au sommet de montagnes, les lichens sont de formidables colonisateurs, même dans des milieux inhospitaliers. La structure de leurs colonies et l'originalité de leurs propriétés physiologiques en font des eucaryotes rustiques, champion de la survie dans des conditions extrêmes.

Plusieurs espèces de champignons ont adopté un style de vie débouchant sur un organisme particulier, le lichen, correspondant à l'association durable entre un champignon et une algue (ou une cyanobactérie).

Les algues sont souvent appelées gonidies ou encore phycobiontes. Ce nom leur a été donné par les premiers auteurs qui leur attribuaient un rôle essentiel dans la reproduction des lichens (du grec *gonê*, « semence »). On sait maintenant que les algues entrant dans la symbiose lichénique se multiplient toujours par voie asexuée. Ces algues appartiennent le plus souvent à des espèces banales que nous pouvons rencontrer sous forme libre dans la nature telles que : les cyanobactéries du genre *Nostoc*, des chlorophycées unicellulaire (*Trebouxia*, *Cystococcus*) ou en petites chaînettes (*Trentepohlia*).

Malgré le grand nombre de genres d'algues dites banales, seulement une vingtaine de genre participe à la formation des lichens.

Les champignons lichénisés ou mycobiontes sont quant à eux quelques milliers d'espèces, appartenant essentiellement aux Ascomycètes et sont « inconnus sous forme libre ». Ce sont eux qui donnent leurs noms au lichen correspondant.

## 2. Mycorhize

Le terme mycorhize (du grec *myko*, « champignon », et du terme *rhiza*, « racine ») décrit des associations entre les mycéliums de champignons et les racines des végétaux terrestres.

Cette symbiose, débutée il y a plusieurs milliers d'années, est aujourd'hui un grand succès évolutif ; 80-90% des plantes terrestres vivent en symbiose avec un ou plusieurs partenaires fongiques.

Schématiquement, les champignons mycorhiziens cherchent, grâce à leurs mycéliums, des ressources dans le sol tels que des acides aminés et des sels minéraux dont il en fait profiter son partenaire végétal. Réciproquement ce dernier fournit des substances carbonées au champignon. On estime que 30 à 35 % des photosynthétats produits par la forêt sont métabolisés par les mycorhizes, et une partie de cette énergie est stockée dans le champignon pour la fabrication de ses sporophores en automne : cette réserve sera inaccessible pour le végétal.

Malgré cette réserve inaccessible, la plante mycorhizée aura toujours un apport continu en eau, en sels minéraux et en acides aminés. Par le pouvoir tampon du champignon, la taille du réseau mycélien, une plante mycorhizée sera moins à même de souffrir de la sécheresse et aura un développement beaucoup plus rapide qu'une plante de la même espèce non mycorhizée.

Un champignon mycorhizien n'est pas seulement là pour apporter des nutriments à la plante, il sert aussi de « bouclier de protection » contre les bactéries, des champignons pathogènes mais aussi contre des substances toxiques tels que des ions métalliques, des molécules chimiques polluantes ou des xénobiotiques (comme les pesticides), en absorbant et en éliminant plus ou moins lentement ces « intrus » : c'est pour cela qu'il est fortement déconseillé de manger des champignons dans la zone de radiation de Tchernobyl.

Dans l'écosystème forestier, un champignon mycorhizien peut avoir plusieurs relations symbiotiques et donc relier deux espèces de plantes différentes entre elles. Ainsi, ces plantes peuvent s'entraider en échangeant des ressources nutritionnelles via le réseau mycélien. Par exemple, les conifères résistent mieux à l'automne et à l'hiver. Ils peuvent via ce réseau donner des coups de pouces à leurs voisins moins résistants à l'hiver, et permettent ainsi leurs survies (Selosse, 2017).

Les champignons mycorhiziens sont inaptes à dégrader efficacement la lignine et la cellulose. Du fait de ce pouvoir associatif, ils se nourrissent de sucres simples envoyés par la plante. Cette caractéristique protège en même temps leur partenaire végétal mais cela les contraint fortement dans un environnement essentiellement constitué de débris : mis en concurrence avec des saprophytes, les mycorhiziens sont vite éliminés.

Il existe trois types de symbiose mycorhizienne (voir figure 6). Cependant une seule chose est commune : une fois la symbiose faite, la morphologie des racines de la plante change. La plante ne présente plus de poils absorbants qui lui sont désormais inutiles vu que c'est le champignon et son réseau mycélien qui remplira ce rôle.

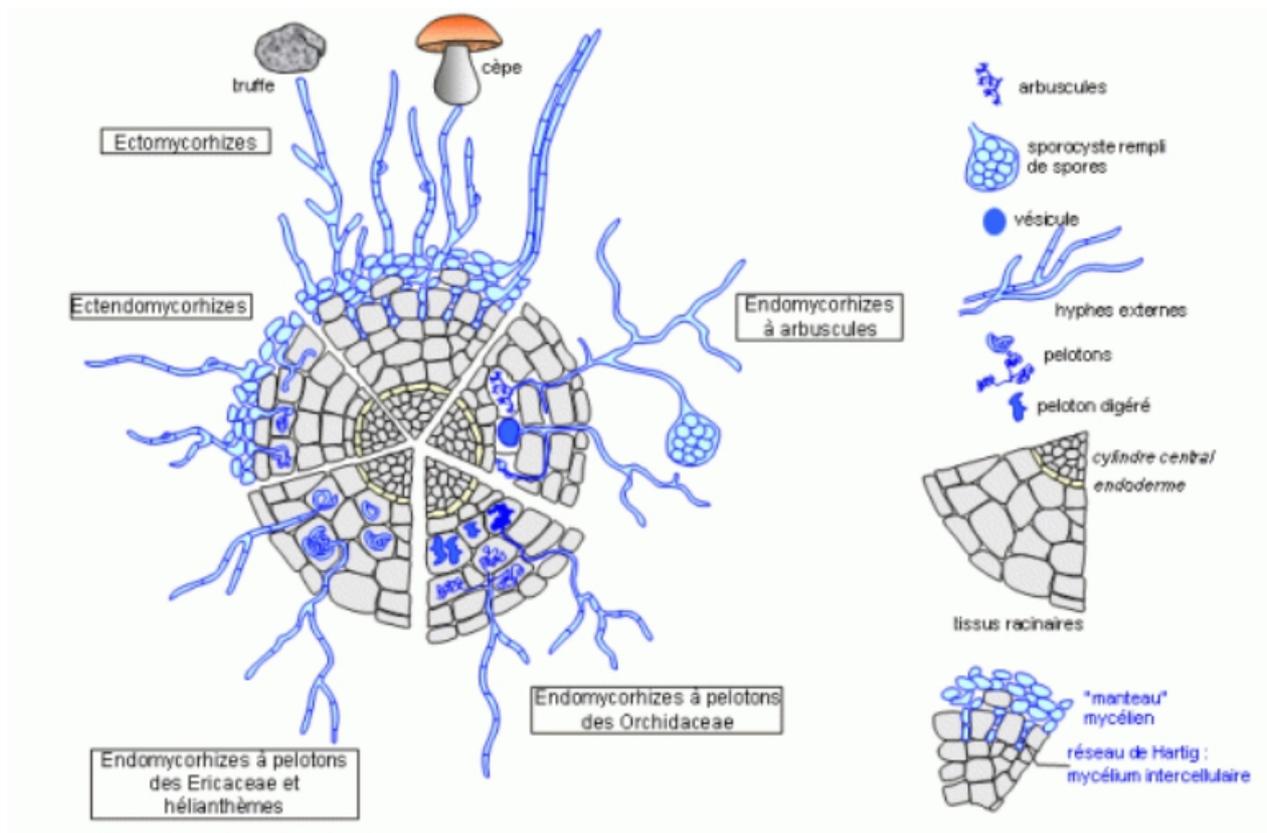


Figure 6: Principaux types mycorhiziens sur une coupe transversale de racine (Google, 2019)

## 1. Ectomycorhize

Une ectomycorhize est la symbiose dans laquelle le mycélium se développe seulement à la surface en formant un manchon et pénètre que très superficiellement la racine.

Pour former une ectomycorhize, le champignon s'associe d'abord avec les racines les plus fines en les enveloppant d'un réseau d'hyphes formant un manchon nommé manteau. Puis d'autres hyphes vont établir un contact plus étroit en pénétrant entre les cellules du cortex racinaire. Ce manteau forme un feutrage visible à l'œil nu.

Cette interface, lieu de grands échanges, est appelée réseau de Hartig.

Ce type de symbiose intéressent peu de plantes, environ 2 000 espèces sur les 250 000 connues. Cependant elle concerne des espèces telles que bouleaux, charmes, chênes, eucalyptus, etc, qui constituent l'essentiel des forêts tempérées.

Il existe environ 5 000 espèces de champignons réalisant des ectomycorhizes, majoritairement des Basidiomycètes et quelques Ascomycètes. En général, ce sont les espèces comestibles les plus recherchées qui font des ectomycorhizes (girolles, trompette-de-la-mort, pieds-de-mouton, cèpes...). C'est la raison pour laquelle leur culture est difficile et sont souvent associés à certaines espèces de végétaux. Par exemple le cèpe de Bordeaux est plus fréquemment présent dans les forêts de chênes mais peut être aussi trouvé sous d'autres arbres comme les sapins et les épicéas. Réciproquement les végétaux sont capables de réaliser une symbiose avec un grand nombre d'hôtes mycorhiziens.

Préserver et favoriser les symbioses ectomycorhiziennes est une importance écologique. Des plants d'arbres ne peuvent pousser sur des sols seulement avec leurs partenaires fongiques. Par exemple, au moment de la colonisation de l'Amérique du Sud, de l'Afrique et de l'Australie, les colons européens tentèrent l'introduction des pins pour la fabrication de matériaux pour les bateaux. Cependant les semis de graines introduites dans l'hémisphère sud se concluaient par des échecs inattendus. Les plants poussèrent et se développèrent seulement à partir du moment où les colons importèrent soit un peu de sol européen soit des petits plants déjà enracinés. À l'époque on ne se doutait pas de la présence du champignon mais les colons avaient compris que le sol européen contenait quelque(s) chose(s) nécessaire(s) à la survie et au bon développement du pin (Selosse, 2017).

Cette symbiose permet la recolonisation et la stabilisation de sols extrêmement dégradés, pollués. Elle est d'une importance écologique.

## 2. Ectendomycorhize

Ce type de symbiose présente une structure rappelant les ectomycorhizes par la présence du manteau et du réseau de Hartig mais aussi des endomycorhizes par la formation de pelotons intracellulaires ou de ramification qui augmentent la surface d'échange entre les cellules de la plante et le champignon.

Globalement, c'est une variante de l'ectomycorhize, qui fait intervenir les mêmes champignons et les mêmes caractéristiques écologiques.

On trouve les mycorhizes arbutoïdes, retrouvées chez l'Arbousier mais aussi chez les Raisins-d'ours ; et les mycorhizes monotropoïdes, typiques des monotropes mais aussi des pyroles.

### 3. Endomycorhize

Cette symbiose se diversifie en deux types :

- Endomycorhize à vésicules et arbuscules.
- Endomycorhize à pelotons.

Dans ces deux cas, les hyphes mycéliennes pénètrent dans les parois des cellules corticales, où elles entrent en contact avec la membrane plasmique végétale sans la traverser. La surface d'échange est augmentée par la formation de vésicules (renflements terminaux des hyphes entre les cellules de la racine) et d'arbuscules (hyphes diverticulées et ramifiées qui pénètrent la paroi des cellules) ou de peloton (hyphes pénétrant dans la cellule et forment une petite « pelote » en contact avec la membrane).

Les champignons symbiotiques bien qu'importants pour le développement de son hôte peuvent entraîner des invasions exotiques et peuvent avoir des conséquences néfastes pour la biodiversité locale.

Par exemple : Nous avons le cas de l'invasion du champignon du genre *Suillus* dans l'hémisphère sud pendant l'époque coloniale avec l'importation de pins, *Pinus sp.*

À cette époque, le pin était considéré comme un excellent matériel de construction pour la marine : croissance rapide, tronc droit, espèces vigoureuses, poussant dans n'importe quels sols...cependant existant en

multitude dans l'hémisphère nord, il est quasiment introuvable dans l'hémisphère sud sauf dans le Nord des Caraïbes et dans certaines parties de l'Asie tropique.

Donc les colons tentèrent de l'importer dans ces zones arides de pins, ce qui se conclut par un échec inattendu : les plantules végétaient, jaunissaient et mourraient ; celles qui résistaient ne grandissaient guère. Une question rodait donc dans la tête des colons : pourquoi ?

Au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle, une méthode donnait des résultats prévus : il suffisait soit d'exporter des petits plants déjà enracinés ou alors de ramener de la terre européenne.

Sans le savoir les colons introduisaient des micro-organismes nécessaires à la croissance des pins ; ce champignon entretenait une association vitale pour le pin : une symbiose dans nos régions mais une invasion dans les régions vierges de ce champignon.

Dans nos régions où poussent les pins, les champignons sont présents spontanément et colonisent facilement les alentours grâce aux spores et aux hyphes.

Donc l'importation de pins continuèrent entre le XIX<sup>ème</sup> siècle, dans les années 20 en Asie et en 1950-1970 en Amérique du Sud et dans le Sud des Caraïbes. Les champignons non exotiques pour les européens sont devenus un fardeau pour l'hémisphère sud. Ils se sont multipliés et ont eux aussi entraîné une colonisation coloniale végétale en s'accaparant le territoire des espèces locales.

En même temps et encore de nos jours, nous pouvons trouver des champignons européens sous les arbres tropicaux. Tout comme le pin qui, depuis son importation au XIX<sup>ème</sup> siècle, entraîne une colonisation végétale. Ces champignons et arbres importés menacent aujourd'hui la rarification voire la disparition d'espèces locales.

Il y a des nombreux champignons réalisant des ectomycorhizes et des endomycorhizes pouvant entraîner une invasion et détruire la biodiversité locale dans différentes zones géographiques. Cette invasion est le plus souvent accompagnée de l'invasion du phyto-symbiote. Il peut aussi se créer des nouvelles associations entre un champignon local et une plante exotique, un champignon exotique et une plante locale, ce sont des associations dites cosmopolites (voir tableau 3) (Nuñez, 2012).

Type invasion	Type de symbiose	Champignon, exotique ou local	Plante, exotique ou locale	Localisation de l'invasion	citation
co-invasion	ECM	<i>Laccaria fraterna</i> , exotique	<i>Eucalyptus globulus</i> , exotique	Europe	Diez, 2005
co-invasion	ECM	<i>Suillus luteus</i> , exotique	<i>Pinus contorta</i> , exotique	Nouvelle-Zélande	Dickie et al, 2010
co-invasion	ECM	<i>Suillus lakei</i> , exotique	<i>Pseudotsuga menziesii</i> , exotique	Argentine	Nuñez et al, 2009
co-invasion	ECM	<i>Suillus luteus</i> , exotique	<i>Pinus contorta</i> , et <i>P. ponderosa</i> , exotique	Argentine et nouvelle-Zélande	Nuñez et al, 2009 ; Dickie et al, 2010
co-invasion	ECM	<i>Suillus pungens</i> , exotique	<i>Pinus sp.</i> , exotique	Hawaï	Hynson et al, 2013
co-invasion	ECM	<i>Suillus subluteus</i> , exotique	<i>Pinus sp.</i> , exotique	Hawaï	Hynson et al, 2013
Nouvelle association	ECM	<i>Boletellus projetellus</i> , exotique	Non décrit	Europe	Motiejunait e et al, 2011
Nouvelle association	ECM	<i>Tuber indicum</i> , exotique	<i>Pinus taeda</i> , <i>Carya illinoensis</i> , exotiques	Europe, USA	Muratet al, 2008 ; Bonito et al, 2011

Tableau 3 : Liste de champignons symbiotiques exotiques ou non, sur des plantes exotiques ou natives. ECM = ectomycorrhize

Une étude a fait une distribution des espèces principales des principaux ordres des Fungi (Basidiomycètes, Ascomycètes, Chytridiomycètes) ainsi que des pseudomycètes tels que les Oomycètes ; pour un total de 97 861 espèces de

Fungi et 1 036 de pseudomycètes (voir figure7) (Desprez-Loustau, 2008). Ils ont ainsi démontré que cette distribution est très similaire aussi bien France qu'en Europe sauf pour les Agaricales (Basidiomycètes). Cela est expliqué que la majorité des champignons de cet ordre sont des saprotrophes ou des ectomycorhizes, qui ne sont tout simplement pas compris dans les bases de données européennes contrairement en France.

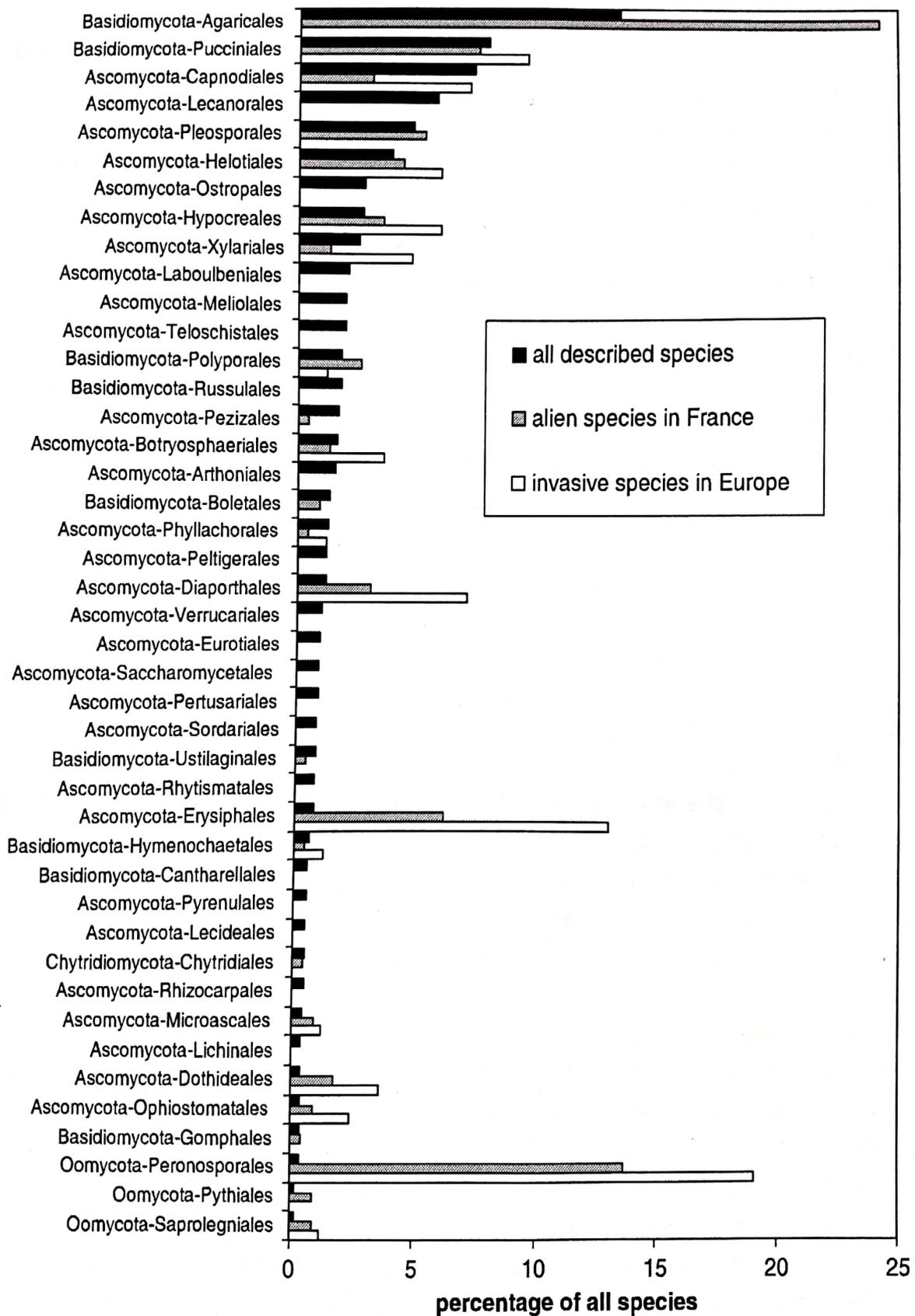


Figure 7 Répartition des espèces de champignons des principaux ordres

## **III] Conséquences des EEE sur les écosystèmes**

### 1) La biodiversité

La biodiversité est la variabilité des organismes vivants de toute origine et de tout milieu (écosystèmes marin et terrestre) : cela comprend la diversité au sein des espèces et entre les espèces ainsi que celle des écosystèmes.

Cependant il ne faut pas oublier que la biodiversité englobe toutes les interactions possibles au sein d'une espèce, mais aussi les interactions avec d'autres espèces et avec les écosystèmes.

La conservation de la biodiversité permet la conservation des espèces vivantes et de leurs milieux de vie.

En protégeant l'habitat pour une seule espèce, on protège en même temps l'habitat de plusieurs autres espèces différentes.

Comme l'introduction d'espèces exotiques envahissantes altère les écosystèmes, la lutte contre ces dernières permet une protection de la biodiversité.

Parmi les menaces pour la biodiversité, l'impact des espèces exotiques envahissantes est placé au deuxième rang, derrière les activités humaines, juste devant la pollution et la surexploitation.

### 2) Effets écologiques

#### 1. Altérations des habitats

Les espèces exotiques envahissantes peuvent changer la structure et la composition d'un habitat pour l'adapter à leurs besoins. Cela rend l'environnement non viable pour les espèces locales.

On nomme ce processus la perturbation de l'habitat.

La prolifération des espèces envahissantes peut donc modifier certaines caractéristiques du sol comme le taux d'assimilation du carbone, la teneur en éléments nutritifs.

## 2. Prédation

Quand on importe un champignon exotique, on le fait sans importer avec lui ses prédateurs. Il devient alors plus compétitif que les espèces indigènes du milieu dans lequel il y a été importé, qui, elles, ont toujours leurs ennemis naturels.

En étant plus compétitives et avec une prolifération rapide, certaines espèces envahissantes peuvent faire diminuer le nombre d'individus d'une espèce indigène, en pouvant être de nouveaux prédateurs pour une ou plusieurs espèces.

## 3. Concurrence

Les espèces exotiques envahissantes surpassent les espèces indigènes dans la compétition pour l'eau, l'espace, la lumière et les éléments nutritifs. Elles se reproduisent, généralement, de manière plus prolifique, dû à l'absence de prédateurs, dépassant ainsi les espèces indigènes en nombre. La concurrence peut ainsi être une source de conflit entre espèces.

## 4. Homogénéisation des écosystèmes

Les espèces exotiques envahissantes peuvent causer une baisse du nombre d'espèces indigènes au point d'envahir complètement un milieu. Ainsi au fil du temps, il ne restera dans le milieu que l'espèce envahissante et les espèces autochtones qui auront réussi à résister à l'invasion.

### 3) Effet génétique : l'hybridation

Dans certains cas, il y a un affaiblissement de la base génétique des espèces indigènes en se croisant avec les espèces envahissantes : ce phénomène se nomme hybridation.

Cette hybridation peut même entraîner la disparition de caractéristiques des espèces indigènes qui ont fusionnées avec les espèces exotiques.

### 4) Effets pathologiques

En important des espèces exotiques envahissantes, il y a importation de maladies, de parasites (si les espèces exotiques ne se sont pas elles-mêmes des parasites). Ces maladies peuvent avoir un effet direct ou indirect, sur les humains et, ou les espèces indigènes.

## **IV] La chalarose du frêne**

Sur le long des chemins en forêt, aux bords des routes et des rivières, les feuilles des frênes européens flétrissent, leurs tiges se nécrosent et les branches se dessèchent.

Cette maladie, appelée chalarose, est apparue soudainement et s'est étendue rapidement à travers l'Europe...mais qu'est-ce que la chalarose ?

### 1) Une origine semée d'embûches

La maladie est apparue en Pologne puis en Lituanie au début des années 1990 et les symptômes restent inexplicables pendant plus d'une décennie. En 2006, la cause de la maladie est identifiée : un champignon Ascomycète,

qui est décrit comme une nouvelle espèce du genre *Chalara* ; *Chalara fraxinea*. On émet l'hypothèse que ce champignon serait la forme anamorphe d'*Hymenoscyphus albidus*. Hypothèse contredite par des analyses moléculaires qui ont conduit à utiliser le nom de *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. Ces deux espèces ne sont distinguables que par la génétique (Husson et al, 2001 ; Queloz et al, 2011; Bengtsson et al, 2012 ; Gross et al, 2012). C'est en 2014 que le nom *Hymenoscyphus fraxineus* est proposé pour éviter les confusions.

Sachant que *H. albidus* (Ascomycètes connu comme simple décomposeur de la litière) est présent à travers toute l'Europe (Kowalski, 2009) et semble ne pas avoir été signalé sur un autre support depuis sa description par Desmazières (mycologue amateur et éditeur des revues scientifiques « Annales des sciences naturelles ») en 1851. *H. albidus*, espèce non pathogène, est le seul retrouvé en zone indemne de chalarose, alors que les échantillons prélevés sur les arbres malades correspondent à *H. fraxineus* (Hietala, 2011 ; Queloz, et al., 2011).

L'apparition soudaine et l'extension rapide de cette pathologie végétale ont donné naissance de nombreuses hypothèses sur l'origine d'*H. fraxineus*, comme une mutation d'*H. albidus* ou une hybridation (Queloz, et al., 2011). Cependant l'analyse génétique laisse à supposer qu'il n'existe pas d'ancêtre commun. Fin 2012, l'hypothèse de l'introduction est la plus probable, même si l'origine *H. fraxineus* demeurerait inconnue.

En 2013, des chercheurs japonais ont analysé des champignons isolés sur *Fraxinus mandshurica* (frêne de Mandchourie) dès 1993. Ces champignons avaient été identifiés comme appartenant à *Lambertalla albida*. Mais le recours à des technologies plus avancées, en 2013, a permis de prouver qu'il s'agissait finalement de *H. fraxineus*. Par la suite des études japonaises, chinoises ou bien coréennes, ont permis de compléter ces résultats.

Cependant pourquoi le champignon menace-t-il nos frênes européens et non ceux d'Asie ?

C'est avec une certaine évidence que ce champignon pathogène est originaire

d'Asie. Les frênes asiatiques, qui ont coévolué avec *H. fraxineus*, sont sûrement capables de le tolérer et, ou de produire des moyens de défenses efficaces contre lui. Les dégâts engendrés par le champignon sont minimes et uniquement localisés sur les feuilles, malheureusement ce n'est pas le cas de notre frêne européen *Fraxinus excelsior*.

Comme *F. excelsior* n'avait jamais rencontré un tel adversaire, *H. fraxineus* gagne au bras de fer. Il peut alors facilement se développer et proliférer sur l'ensemble des *F. excelsior* (ce qu'il lui était impossible de faire sur les *F. mandshurica* qui le cantonnaient dans les feuilles) causant de multiples dégâts jusqu'à la mort dans la majorité des cas.

## 2) Un cycle de vie mais des symptômes divers

Le cycle de vie de *H. fraxineus* (voir figure 8) est assez simple mais encore hypothétique, surtout au niveau de l'atteinte du collet.

Les ascospores produites à la période printemps-été sont transportées par un phénomène nommé anémochorie, c'est-à-dire qu'elles sont transportées par le vent.

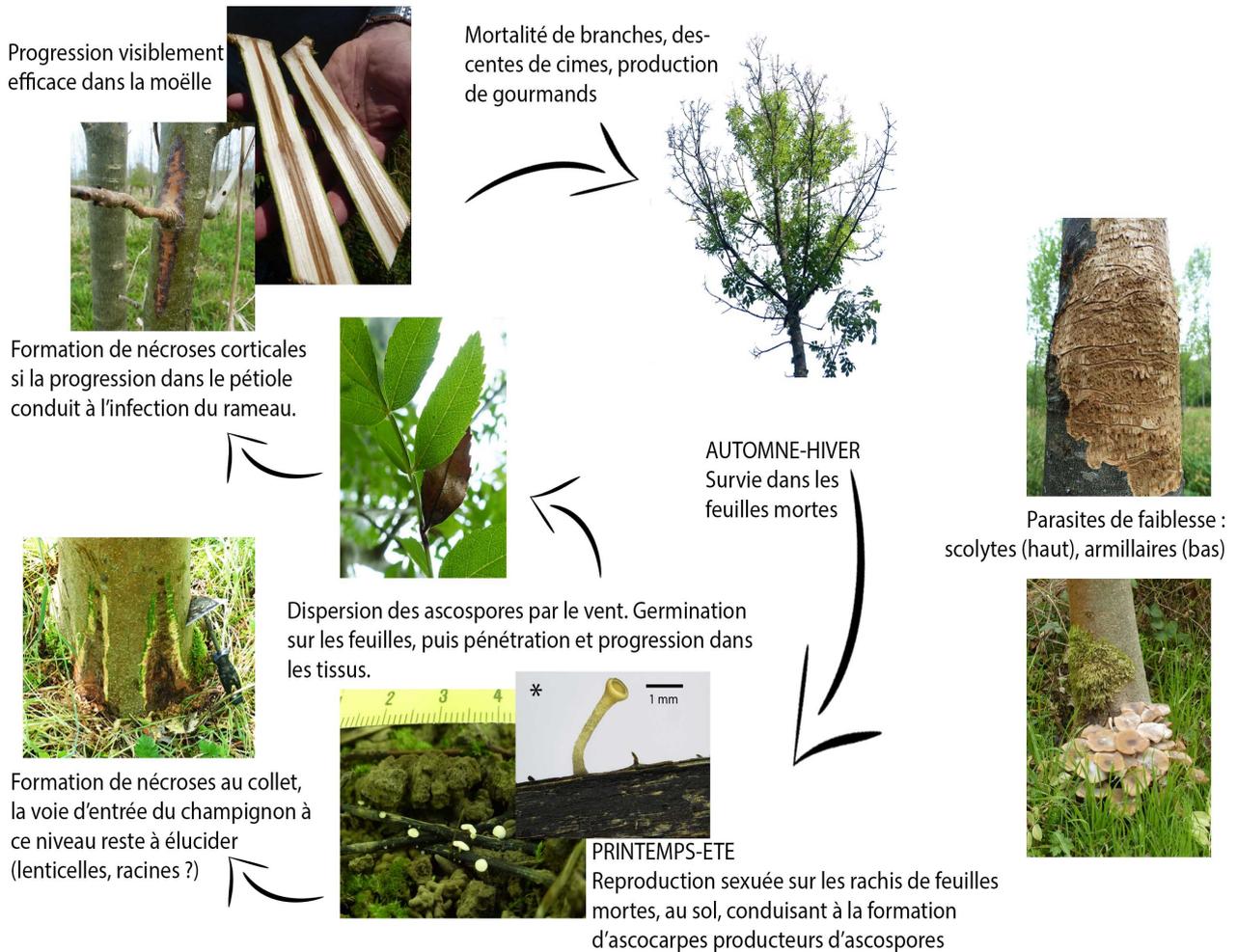


Figure 8 : Cycle de vie de *Hymenoscyphus fraxineus*, champignon responsable de la chalarose

Les ascospores sont ainsi déposées à la surface des feuilles, elles contaminent les tissus foliaires et progressent jusqu'au pétiole. Les premiers symptômes de la maladie vont apparaître sur les feuilles sous forme de nécroses foliaires et des flétrissements (voir figures 9 et 10). Si le champignon continue de se propager, il provoquera des nécroses corticales (voir figure 11), qui finiront par provoquer un étranglement du rameau et la mort d'une partie du rameau.

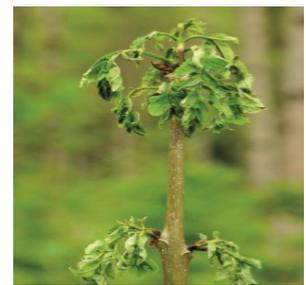


Figure 9 : Flétrissement d'une pousse



Figure 10 : Nécroses des nervures et du pétiole

Les jeunes frênes subissant des attaques répétées s'épuisent et meurent dans les deux-trois ans. Tandis que les plus âgés ayant une ramure plus importante résistent en produisant de nombreux gourmands qui permettent un regain de vigueur transitoire.

La biologie d'*H. fraxineus* a encore quelques zones d'ombres. Nous ignorons encore comment se forment les nécroses au niveau du collet (voir figure 12). La répétition de nécroses du collet peut entraîner une



Figure 11 : Nécrose corticale

ceinturation. Cependant nous pouvons considérer que l'infection du collet soit une impasse pour la dissémination du champignon. En effet, il n'a jamais été observé d'ascospores et d'ascocarpes au niveau du collet alors qu'elles sont aperçues sur les feuilles mortes. Cela permet aussi à *H. fraxineus* de survivre pendant la période automnale et hivernale. En revanche, les nécroses situées sur le collet conduisent bien plus souvent à la mort de l'arbre, dès que les symptômes apparaissent sur les branches : cela est donc primordial de rechercher ces nécroses pour évaluer l'espérance de vie et ainsi le risque de chute.



Figure 12 : Nécrose en forme de flammes au niveau du collet

Les symptômes de la chalarose du frêne sont situés dans diverses parties : feuilles, rameaux, collets... Ils prennent plusieurs formes différentes selon la localisation de l'infection. Certains symptômes sont caractéristiques de cette pathologie ; et doivent être recherchés en priorité.

La symptomatologie commence le plus souvent par le flétrissement des pousses (voir figure 9).

Avec la progression du champignon, la nécrose des nervures et du pétiole apparaissent (voir figure 10). Lorsque le rameau est atteint, lui aussi commence à se nécroser et va entraîner le dessèchement de la pousse. Il faut

savoir que les nécroses corticales (voir figure 11) sont nettement colorées et centrées tandis que celles sur les rameaux prennent plutôt une couleur orangée.

Quand le collet est atteint, les nécroses prennent la forme de « flammes » (voir figure 12), ce qui fait une belle métaphore de cette pathologie destructrice d'arbres.

Le déficit foliaire et les mortalités de pousses, rameaux et branches qui apparaissent rapidement sont en corrélation étroite avec la fréquence de nécroses de l'écorce.

La longueur de ces nécroses est aussi étroitement corrélée à la longueur de la coloration sous-jacente du bois. En général, cette coloration (voir figure 13), ne se propage pas dans l'arbre sur plus d'un mètre de longueur.



*Figure 13 : Section transversale avec coloration sous jacente des nécroses corticales*

Plusieurs signalements ont mis en évidence l'apparition de pourritures sur les racines et troncs des frênes affaiblis par la chalarose. Ces atteintes sont pour la plupart dues à la contamination de champignons opportunistes, fréquemment des espèces d'armillaire. Des études concluent au rôle secondaire de ces champignons dans le processus de mortalité (Bakys et al, 2009 ; Skovsgaard et al, 2010 ; Bakys et al, 2011 ; Timmermann et al, 2011), en amplifiant le phénomène initié par *H. fraxineus*.

Les nécroses peuvent donc être due à *H. fraxineus* même si *Armillaria* sp a pu être isolée très fréquemment sur ces nécroses. Cette observation apporte une avancée importante dans la compréhension de la chalarose.

### 3) Impact

D'abord observée en Pologne, les premiers cas de la chalarose en France ont été signalés en 2006, essentiellement situés en Haute-Saône, comme illustré sur la figure 14 ci-contre avec des localisations des premiers foyers en Franche-Comté et dans les Vosges.

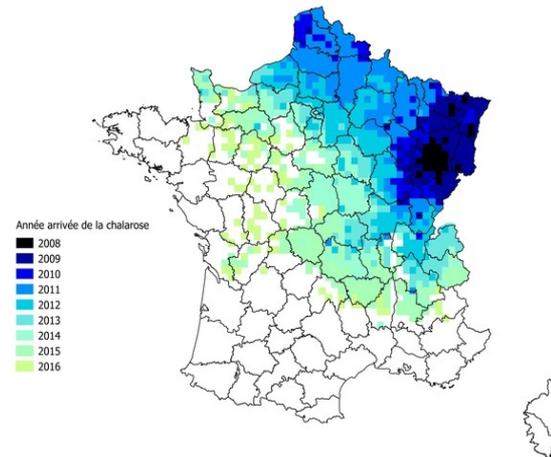


Figure 14 : Répartition de la chalarose en France

En France, la pathologie évolue vers le sud et l'ouest à une vitesse de 50 km par an.

L'anémochorie des spores a permis à la chalarose d'être implantée partout où le frêne est présent.

Les chercheurs ont remarqué que la sévérité de la chalarose est en majorité, dépendante de l'âge des frênes. En effet plus les plants sont jeunes plus il y a de dégâts, parfois catastrophiques pour les semis. Le taux de mortalité annuelle avoisine les 30 à 40 % pour les jeunes pousses (diamètre du tronc entre 0 et 5 cm, voir figure 15). En 2015, seul 1 % des semis étaient

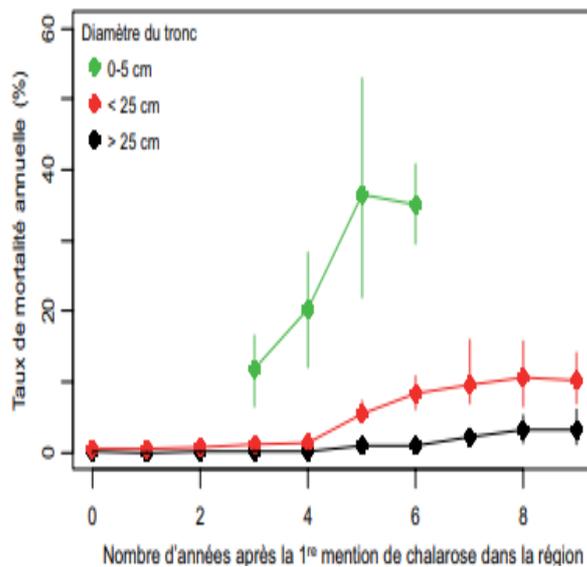


Figure 15 : Taux de mortalité des arbres selon trois catégories d'âge

asymptomatiques dans les régénérations étudiées et 5 % présentaient un dépérissement du houppier inférieur à 50 %.

Chez les arbres adultes de diamètre supérieur à 25 cm et de hauteur de 130 cm, 9 ans après l'observation des premiers symptômes, la mortalité annuelle est tout autre et reste assez faible, de l'ordre de 3 % (voir figure 14).

Ce taux de mortalité est lié à la sévérité de l'infection au niveau du collet, le degré de ceinturation (Husson, et al., 2016). Le degré de ceinturation est le pourcentage de périmètre nécrosé sur le collet. Si la nécrose à la base du collet possède un degré de ceinturation de plus de 75 %, les arbres infectés ayant un tronc de diamètre supérieur à 25 cm ont un risque de mortalité proche de 10 % l'année suivante (voir figure 16).

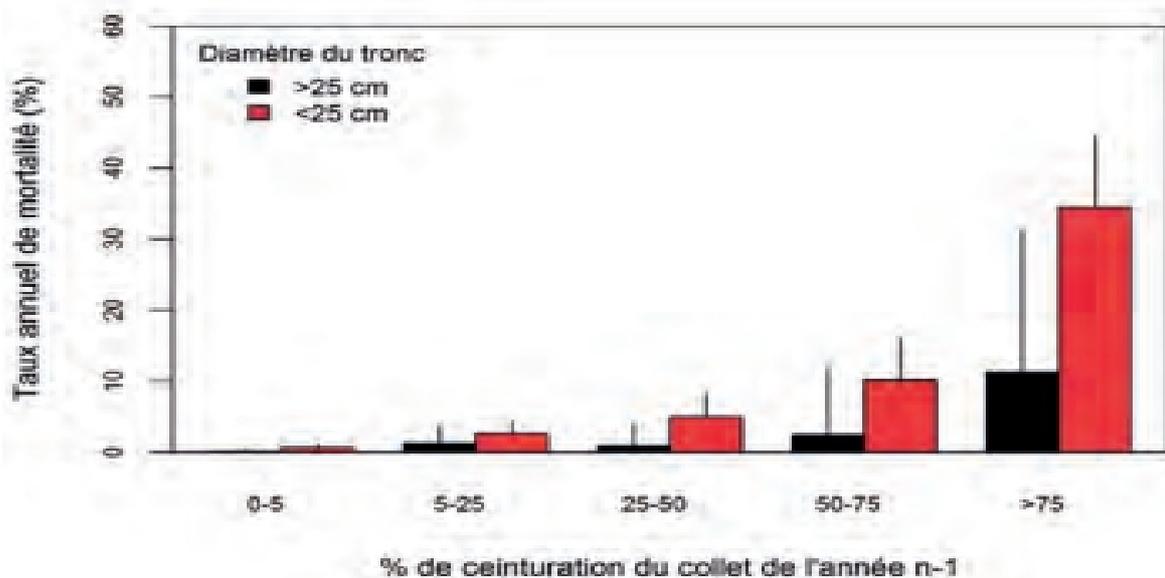


Figure 16 : Taux de mortalité des frênes selon le degré de circonférence au collet

Enfin, chez les arbres de catégorie intermédiaire (diamètre compris entre 5 et 25 cm), la mortalité annuelle globale est d'environ 10 %. Elle est très élevée (proche de 40 %) sur les arbres dont le degré de ceinturation du collet est supérieure à 75 %.

Ainsi, la gestion du frêne dans les jeunes peuplements sévèrement atteints par la chalarose est totalement remise en cause, notamment dans le Nord et l'Est

de la France. Hormis le taux de dépérissement et la mortalité, il a par ailleurs été montré récemment que l'impact de la chalarose sur la croissance des arbres est fort.

Cependant il est fréquent, sur un niveau parcellaire, que des frênes malades et sains cohabitent, ce qui explique en partie une variabilité génétique dans la résistance au champignon.

#### 4) Une certaine résistance mais...

Comme dit précédemment, certains frênes possèdent une certaine résistance à *H. fraxineus*.

Dans le test INRA étudiant les frênes localisés à Devecey (Doubs). Les arbres, qui dépérissent à plus de 10 %, voient leur croissance annuelle moyenne réduite de 35 à 60 % sur une période de 4 ans.

Cela laisse présager que dans les régions très affectées, l'évolution de la maladie est ralentie. En plus chez les semis, la fréquence d'individus peu dépérissant se stabilise.

Dans le bas et haut-perchis, la mortalité annuelle atteint un plateau et la fréquence de sujets ayant un degré de ceinturation du collet critique n'augmente plus.

Cependant une poursuite des suivis pluriannuels des frênaies est nécessaire pour confirmer cette évolution.

Il est en effet possible que l'épidémie commence à atteindre son seuil le plus élevé et que les arbres signalés aujourd'hui comme peu dépérissant soient les plus résistants et ne présentent plus d'évolution de leurs symptômes. Il semble qu'ils se rapprocheraient ainsi de leurs congénères asiatiques.

En effet, il a été montré dans plusieurs études françaises et européennes qu'il existe une grande variabilité dans la résistance à la maladie chez les frênes

communs. Certains individus montrent des niveaux de résistance au niveau du houppier, mais aussi du collet, suffisamment importants pour contenir la maladie. Par ailleurs, pour les deux types de symptômes (nécroses du collet et du houppier), la résistance présente une héritabilité relativement de bon niveau, ce qui signifie qu'elle est transmissible à sa descendance.

## 5) ...les « meilleures » défenses sont la gestion et la prévention

Le recours pour lutter contre la maladie est, comme il a été recommandé dès 2008, l'arrêt des plantations à une échelle nationale (en France), et ce pour deux raisons :

- Premièrement, une plantation est vouée à l'échec dans les zones infectées et compromise dans les zones encore saines au regard de la progression du front de la maladie, et,
- Deuxièmement, elle constitue un risque élevé d'introduction de la chalarose dans les régions non atteintes.

### 1. Prévention

Comme dit précédemment cette infection venue d'Asie est sûrement le fruit de la mondialisation avec l'exportation de semis, de bois de frênes préalablement infectés.

Cette prévention passe donc par un renforcement des contrôles de la marchandise étrangère. Aux États-Unis d'Amérique (EUA), puis au Canada, cette politique de contrôle renforcée a porté ses fruits de façon spectaculaire. Cette loi sur la quarantaine des plantes a permis aux EUA de lutter contre l'introduction d'insectes ravageurs exotiques dans le milieu du XXe siècle, contrairement en Europe (voir figure 17).

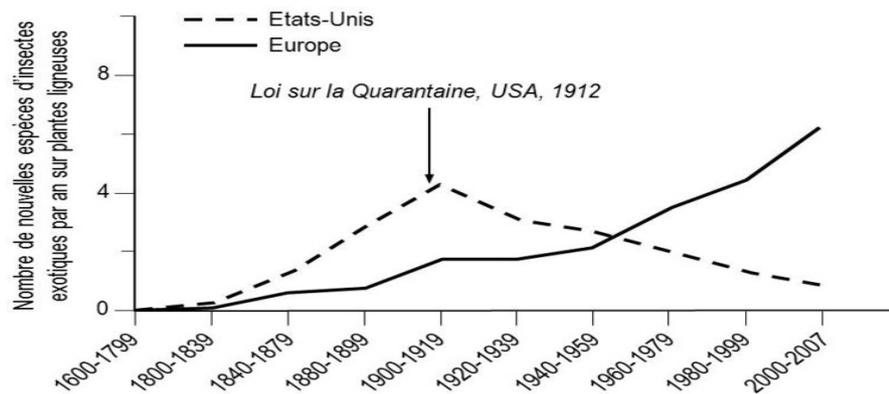


Figure 17 : Mise en place de la Loi sur la Quarantaine aux États-Unis

Quand bien même cette solution serait efficace pour restreindre les risques d'invasions, il faut être prêt à réagir avec cohérence quand une intrusion passe entre les mailles du filet. Et cette réaction ne peut être appliquée qu'au cas par cas après avoir mis les efforts nécessaires pour identifier la cause et comprendre le processus épidémiologique.

Quand la chalarose est arrivée en Europe, la cause semblait perdue pour les frênes face à l'agressivité du pathogène et l'intensité des dégâts dans les premières régions touchées. Le premier constat était alarmant. Nous pensions que les plantations de frênes étaient vouées à l'échec. En revanche, après quelques années de recherches, *F.excelsior* n'est pas en danger d'extinction pour peu que l'on décide de bien gérer l'existant.

C'est ici que nous avons un rôle crucial à jouer en repérant les individus tolérants à la maladie et en les préservant dans leur milieu naturel. Ainsi, bien que peu nombreux, ces derniers pourront sauver l'espèce et seront porteurs d'avenir pour les frênaies de demain.

## 2. Gestion

Pour les peuplements déjà en place, la gestion des frênaies sous pression de chalarose doit se raisonner à une échelle locale. La situation de certaines parcelles, particulièrement au stade semis-gaulis-perchis en Lorraine et dans

les Hauts-de-France, est assez dramatique et sans espoir de rémission. Cette situation est cependant loin d'être le cas dans toute la zone contaminée en France et des actions de coupes définitives généralisées seraient très contre-productives pour le maintien de cette espèce.

Par conséquent, et dans la mesure du possible en fonction de l'état des parcelles et du contexte économique, il est vivement recommandé de préserver les frênes peu dépérissants qui constituent très certainement un réservoir d'individus tolérants qui assureront une nouvelle génération de frênes plus résistants à la maladie. Rappelons qu'à partir du stade haut perchis, l'état du houppier n'est pas un critère satisfaisant pour évaluer le risque de mortalité des arbres. Seuls les individus avec un degré de ceinturation au collet présentent un risque élevé. Un guide rédigé par Delahaye et al. (Forêt Nature n°136) en 2015 propose un outil d'aide à la gestion des frênes dans le contexte de la chalarose.

## **V] Impacts**

À côté des conséquences sur la biodiversité, la perte de frênes entraînera des impacts importants. Ces derniers peuvent être dus directement à la perte des arbres ou à la perte de la biodiversité.

Cependant il est difficile de mettre un nombre exact sur le coût entraîné par les impacts économiques, environnementaux et sociaux. Ce n'est que récemment que nous avons estimé cette valeur avec des études récentes.

Les impacts deviendront de plus en plus importants à mesure que le problème chalarose du frêne prendra de l'ampleur et plusieurs dizaines de milliers d'arbres seront abattus pour ralentir au maximum l'avancée du champignon. Cette partie présente plusieurs impacts qui devront faire l'objet d'actions à réaliser dans le plan d'action présenté ultérieurement, ayant pour but d'atténuer ou d'éliminer ces impacts.

Étant une essence importante de la sylviculture européenne, l'atteinte des frênes a des retombées importantes sur l'économie.

Les impacts pourront être :

- Un impact sur le coût de la gestion et donc de l'abattage des arbres : par exemple le coût de l'abattage des ormes tués par la Graphiose a été estimé dans les 100 millions de dollars us par an en Amérique du Nord.

En 2000, l'équipe de Pimentel a déterminé que la perte d'arbres causée par des agents phytopathogènes (champignons microscopiques pathogènes) représentent environ 147 milliards de dollars us par an (Pimentel, 2000). Ce montant fut ensuite révisé à 128 milliards de dollars us par an (Pimentel, 2005).

- Un impact sur les services qualitatifs que les forêts fournissent : l'introduction d'un agent pathogène peut modifier l'abondance et la diversité des essences, en altérant sur la structure de l'écosystème, leur productivité, leur qualité (défaut d'absorption de nutriments, modification des cycles de carbone et d'azote).
- Un impact sur le coût de la recherche qui est augmentée mais cette augmentation est nécessaire pour approfondir notre connaissance minime sur le processus des invasions d'agents exotiques pathogènes.

Malgré les impacts importants et mondiaux, l'étude des invasions de pathogènes exotiques est un domaine relativement jeune dans lequel il reste énormément à apprendre.

De nombreux pathogènes exotiques qui sont responsables de graves maladie d'arbres n'étaient pas considérés comme pathogènes ou étaient même encore inconnus avant leur invasion et dégâts occasionnés.

En raison de cela et de notre connaissance limitée dans le processus

d'invasion, pouvoir prédire si telle ou telle espèce pourrait devenir un agent pathogène exotique envahissant est quasiment impossible.

L'investissement dans la recherche, dans un cadre multidisciplinaire couplé à une analyse de l'écologie des invasions est une option fiable pour l'interprétation du phénomène, pour pouvoir développer des approches de prédiction fondées et ainsi mettre en place de manière préventive des mesures d'interventions pour parer aux futures attaques d'agents exotiques pathogènes envahissants.

## **VI] Discussion**

### 1) La détection, la dispersion et les possibilités d'intervention

Une étude (Grosdidier, 2017) a démontrée qu'on piégeait des spores de *H. fraxineus* à plus de 100kms du front de la pathologie. Cette technique de piégeage aérien aurait pu être bénéfique, mais nous ne connaissons pas les spores de *H. fraxineus* et les chercheurs ne recherchaient pas cette espèce.

Les symptômes engendrés par le champignon sont facilement visibles mais peu spécifiques. Mais la présence de nécroses à la base du collet visibles sur toute l'année et d'apothécies très caractéristiques représentent un diagnostic fiable. Malgré cette identification plutôt simple, *H. fraxineus* n'a pas été inscrit sur les listes de quarantaine. Cela a été causé par un manque d'identification du champignon au début de l'invasion.

De fait, les premiers symptômes de dépérissement du frêne ont été assignés au froid hivernal (Przybyl, 2002). La description de *Chalara fraxinea* n'a été réalisée qu'en 2006 (Kowalski, 2006).

Son rôle n'a été attribué officiellement qu'en 2008, c'est-à-dire 16-18 ans après son arrivée en Europe et la méthode de détection n'a été mise au point qu'en 2009 (Ioos et al, 2009). Des mesures réglementaires sont difficilement

réalisables si nous n'avons pas de méthodes fiables et spécifiques de détection et d'identification de l'agent pathogène.

Plus la détection des spores et donc du champignon est réalisée précocement, moins la destruction ou le contrôle sera coûteux et difficile. Cette détection doit avoir lieu sur les sites stratégiques, les points d'entrée et les voies d'acheminements (Dionisio, 2014). Le piégeage des spores est un moyen utile et précoce dans la détermination de l'invasion. Ce moyen n'est plus à l'ordre du jour pour la chalarose mais reste valable pour d'autres espèces dont la dissémination est aérienne.

Il serait intéressant d'utiliser le réseau national de surveillance aérobiologique, le RNSA, chargé de surveiller les pollens et spores responsables d'allergies en utilisant des pièges volumétriques à spores du type Hirst (voir figure 18 ; RNSA, 2017) . Il faut avoir de grandes connaissances sur les populations fongiques pour signaler l'arrivée d'une espèce exotique.



*Figure 18 : Localisations des détecteurs du réseau RNSA en France*

Grâce aux deux méthodes de détection que sont le piège à spores et le signalement de symptômes de la maladie, nous pouvons déduire la vitesse de dispersion de l'agent pathogène et ainsi prévoir des mesures de prévention à mettre en place pour protéger au maximum les zones saines.

La Pologne, l'Italie et la Lettonie observent une vitesse de dispersion entre 30 et 75 km/an avec une moyenne de 51 km/an (Gross, 2013 ; Laivinš et al., 2016 ; Solheim, 2017). La France se situe dans les moyennes européennes. On peut considérer cette vitesse comme rapide : en effet, nous pouvons citer l'exemple de la vitesse de dispersion du chancre du châtaignier, observé en Amérique du Nord et en Italie (Prospero, 2017), qui est deux fois plus faible que la vitesse de dispersion de la chalarose.

Cette dispersion est dépendante de l'environnement, du climat et de la végétation locale. L'environnement du lieu dans lequel les spores arrivent, est important pour le développement de l'agent pathogène.

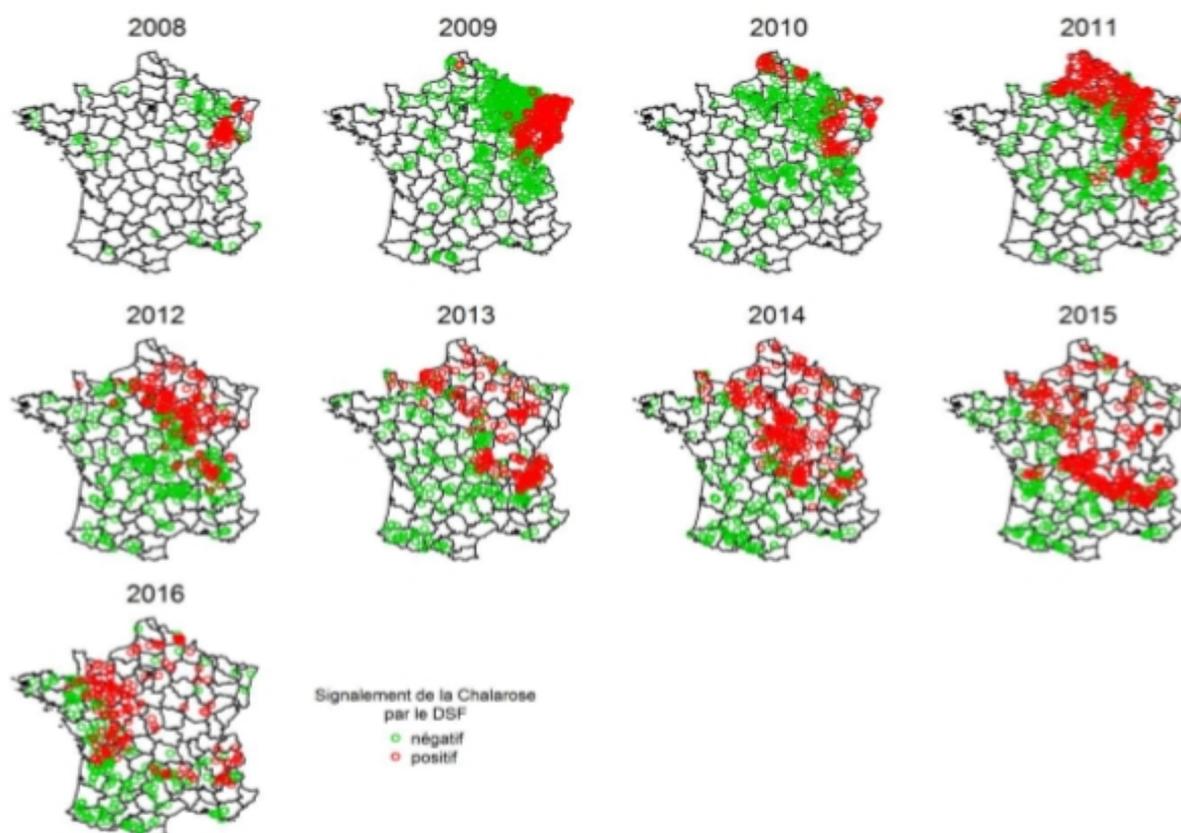
La distance de dispersion du pathogène est très importante pour la gestion des zones contaminées et permet de définir la taille de la zone à traiter autour du foyer.

Même si l'éradication reste difficile, il peut être possible de freiner la vitesse de dispersion locale de la maladie en supprimant les arbres infectés (récolte et ceux prévus à la vente). En exemple, de nombreux foyers de la maladie ont été détectés assez tôt en Irlande. Une stratégie d'éradication a été mise en place mais sans succès car la zone de soin a été considérée trop petite au vu des distances moyennes de dispersion réelles. Les spores se sont probablement disséminées plus largement que la zone traitée (McCracken et al, 2017). Des données supplémentaires auraient pu permettre de définir plus précisément la zone nécessaire à traiter et augmenter les chances d'éradiquer entièrement les foyers.

## 2) La population et les facteurs environnementaux impactant sur le développement du pathogène

Le développement et la dispersion de la chararose dépend grandement de la densité d'hôtes, des fortes températures estivales, de l'humidité. Pour modéliser la dispersion de la chararose, il est requis d'utiliser ces composants.

La connaissance de la dispersion de l'agent pathogène à l'échelle d'un pays ou de l'Europe provient essentiellement de l'observation de symptômes (voir figure 19). Plusieurs études font références à des vitesses de dispersion de la chararose allant de 30 à 75 km/an (Gross, 2013 ; Luchi et al, 2013 ; Solheim, 2017). Ces différences de vitesses pourraient provenir de la densité de frênes (hôtes), plus faible aux extrémités nord et sud de l'aire de répartition de l'hôte d'*H. Fraxineus* (Gross, 2013) ou bien des conditions environnementales.



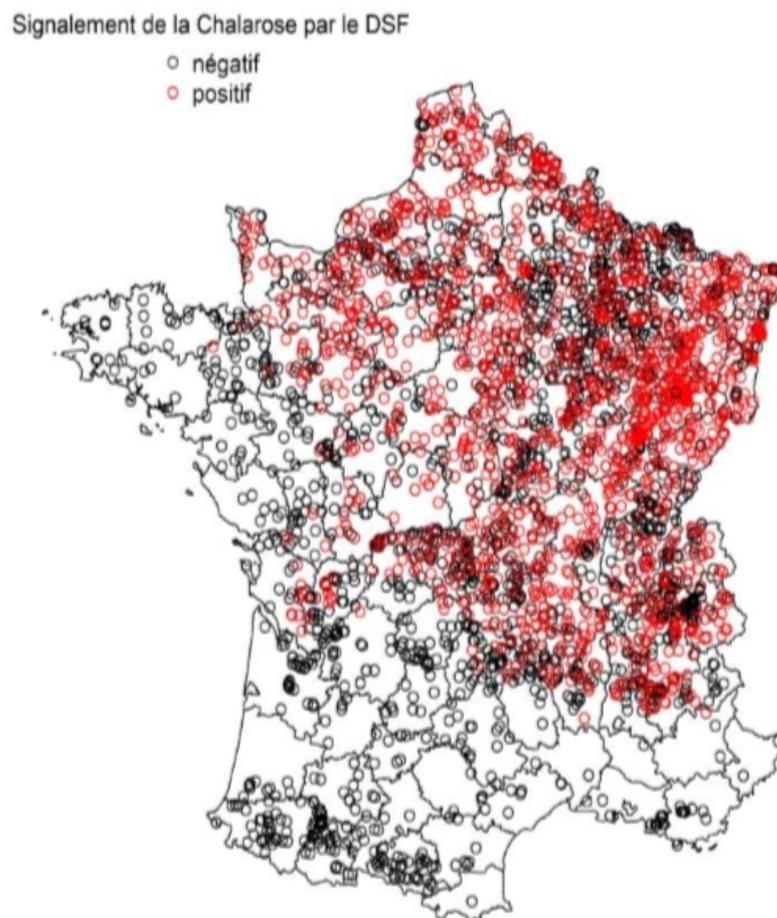
Les données de la maladie à notre disposition sont des données de signalements de symptômes issues de la base de données du Département de la Santé des forêts (DSF). Le DSF mobilise des correspondants observateurs (CO). Ce sont des gestionnaires forestiers formés au diagnostic de problèmes phytosanitaires et qui travaillent pour le DSF environ 20 % de leur temps. Les CO sont responsables d'une zone, généralement un département ou plusieurs selon l'importance locale de la forêt, et signalent les maladies présentes sur les essences forestières en forêt privée s'ils appartiennent au CRPF, ou en forêt publique s'ils appartiennent à l'ONF. Lors d'un signalement sur frênes, la présence de la chararose associée à une proportion de frênes infectés (de 0 à 100 %) est reportée, de même que la date, la localisation (coordonnées GPS) et une caractérisation sommaire du peuplement. Par ailleurs, l'absence de chararose peut être aussi recensée car cette maladie fait l'objet d'une surveillance renforcée (stratégie « observation » de la base DSF). Pour chaque signalement considéré comme douteux (symptômes peu représentatifs) ou effectué en zone encore indemne de la maladie, un prélèvement est réalisé et envoyé au laboratoire pour une analyse spécifique. Les CO observent d'autres maladies et tous les signalements sur frênes ne mentionnant pas la chararose seront considérés comme des absences de chararose. On suppose en effet que si la chararose était présente sur les frênes observés par les correspondants observateurs, la probabilité qu'ils l'aient vue et signalée est très forte. Selon les années, le nombre de signalements positifs et négatifs varie (voir tableau 4).

Année	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Signalements positifs	111	230	103	295	175	176	251	265	159
Signalements négatifs	87	531	374	299	294	226	208	213	235

Tableau 4 : Nombre de signalements DSF selon la présence ou l'absence de symptômes observés

Le correspondant observateur du DSF inspecte une trentaine d'arbres au alentour à chaque signalement réalisé. Cependant les sites ne sont observés que sur qu'une année donnée. En France les sites sont appelés quadrats. La

France est divisée en 2344 quadrats de 16 x 16 km<sup>2</sup> utilisés par le DSF et qui permet de simplifier la présentation des résultats. Plusieurs signalements peuvent avoir lieu dans un même quadrat la même année. Lorsqu'un signalement positif est observé dans un quadrat, tout le quadrat est considéré comme positif. Il peut y avoir de nouveaux signalements réalisés les années suivantes ou au contraire plus aucun sachant que le quadrat est déjà considéré comme positif (voir figure 19) (Grosdidier, 2017).



*Figure 20 : Carte de signalements positifs et négatifs de la chalarose par le DSF de 2008 à début 2017*

Les observateurs des DSF (Départements de santé des forêts) ont démontré un ralentissement de la dispersion dans les zones les plus défavorables pour le pathogène. En effet, ils ont observé un quasi-arrêt de la progression de la chalarose dans le Sud-Est depuis 2015 alors que la maladie a continué sa progression rapide dans l'Ouest pendant cette même période (voir figure 20). Il semblerait que l'arrêt de la propagation soit lié à une augmentation des

températures. Le réchauffement climatique aurait un impact très négatif sur la biodiversité (Mantyka-pringle et al, 2012 ; Schroter, 2005) mais pour le frêne ça sera bénéfique en limitant l'aire de répartition de la chalarose.

La densité d'arbres joue aussi un rôle important dans la dispersion du pathogène. Des observations ont permis de constater que des frênes éloignés de ses congénères reçoivent une quantité moindre de spores et donc un risque de contamination plus faible. Un isolement des zones infectées serait une façon de limiter la progression de la maladie.

En Forêt, c'est le mélange d'espèces qui permet la diminution de la densité d'hôtes.

Ainsi ces deux facteurs faisant intervenir la densité d'hôte ont des répercussions positives sur la sévérité de la maladie (Keesing et al, 2006 ; Mitchell et al, 2002).

L'humidité du sol semble être un facteur favorable au développement de la chalarose, en favorisant l'infection au niveau des collets des frênes (Husson et al, 2012 ; Marçais et al, 2016). Une étude a même démontré que la présence de chancres au collet est due à la forte pression du pathogène liée à la production de spores au pied de l'arbre (Skovsgaard et al, 2017).

L'humidité de la litière du sol peut provenir des nappes phréatiques parfois situées à quelques centimètres de la surface (nappes sub-affleurantes).

L'humidité du sol est aussi dépendante du type de sols : un sol poreux permettra l'évaporation de l'eau tandis qu'un sol argileux emprisonnera l'eau créant ainsi une forte humidité.

On peut supposer que la densité de population de *H. fraxineus* peut influencer sa capacité à se développer. En effet une faible densité dans la litière donnera (peut-être) une production affaiblie de spores. Par conséquent une faible productivité locale des spores devrait limiter la propagation des spores et donc la dangerosité de la chalarose.

On observe également des frênes porteurs sains qui présentent une infection

foliaire sans connaître de dépérissements. Nous savons que *H. fraxineus* se comporte comme des endophytes sur le frêne : il est présent mais ne provoque aucun symptôme (Cleary et al, 2016).

En France, seul un faible pourcentage de frênes sont très résistants à *H. fraxineus* et ne présentent que peu de symptômes même s'ils sont confrontés à une forte pression de spores (Kjaer et al, 2012).

Malheureusement le niveau de résistance n'est pas forcément uniforme sur les zones atteintes.

### 3) Gestion des frênes

Comme toutes les pathologies forestières, la chalarose affecte particulièrement les propriétaires forestiers, les utilisateurs du frêne et les gestionnaires.

Le mauvais état de santé des frênes aux bords des axes routiers et qui servent comme supports dans des parcours de parc d'aventure, augmente le risque d'accidents. De ce fait, en avril 2017, dans la forêt de Haguenau (Alsace, France) (Peyrot, 2017, l'ONF a procédé à un abattage massif des frênes du bord de la route car les arbres atteints menaçaient de tomber.

En parallèle le Centre National de la Propriété Forestière, le CNPF, a créé un programme d'étude national nommé Chalfrax ayant pour intérêt de répondre aux questions des forestiers.

Les stratégies seront spécifiques selon les parcelles, les attentes du forestier (économique, personnels), l'état sanitaire et la structure de la forêt.

Il est nécessaire de réaliser un modèle épidémiologique prédictif étant capable de considérer le rôle du changement climatique dans la dispersion de la chalarose (Goberville et al, 2016) et de l'utiliser avec un aspect dynamique de la dispersion.

Ces modèles nous pousseraient à augmenter nos connaissances sur le sujet et

notre capacité à réagir et mettre en place précocement les stratégies de gestion et de contrôles efficaces sur les différentes échelles spatiales et sur le coût (Meentemeyer et al, 2011). Un modèle économique a été réalisé dans la thèse de C. Petucco (2017) dans le but d'estimer les coûts et dommages causés par la chalarose du frêne en France et d'évaluer les différentes mesures politiques possibles.

Malheureusement en Europe, et particulièrement en France, la gestion de la chalarose est complexe car présente depuis plusieurs années.

De plus, la modélisation spatio-temporelle de *H. fraxineus* est un outil de prédiction essentiel dans la chalarose comme dans d'autres pathologies envahissantes dans les écosystèmes (Meentemeyer et al, 2011). Ce modèle de risque est un outil précieux utilisé par les chercheurs, les forestiers et les politiques pour mettre en place la détection, la surveillance précoce ainsi que la prévention et les décisions de réglementations (Kliejunas, 2010). La modélisation spatio-temporelle aura pour résultat une cartographie des risques de développement de la chalarose en Europe et en France.

Elle montrera les zones épargnées, encore saines et permettra d'établir une stratégie de gestion pour limiter les impacts sociaux, économiques et écologiques.

## **CONCLUSION**

Avec la mondialisation et les nombreux échanges commerciaux à travers le monde, nous observons une augmentation significative des invasions par EEE. Cette augmentation d'invasions est l'un des composants majeurs du changement global de la planète.

La chalarose du frêne représente un problème qui demande de l'attention. Le pathogène profite de la quasi-absence de résistance pour étendre son aire de distribution. Sans une intervention des différents pays, les impacts négatifs ne cesseront de s'accroître, notamment la perte de biodiversité.

Une perte de diversité massive entraînera obligatoirement des impacts sociaux et économiques non négligeables. La perte de nombreux arbres pourrait causer la détérioration de la qualité de l'air ainsi qu'une hausse de température.

Cependant, le brassage de différentes espèces et leur symbiose permettent la formation de nouveaux organismes tel que le lichen (végétal plus champignon). Donc un renouvellement de la biodiversité. Par contre ce changement n'est pas si simple et si idyllique. Il a fallu des millions d'années aux espèces pour évoluer à ce qu'elles sont aujourd'hui.

Il est donc important de mettre en place des procédures de gestion, de prévention, d'épidémiologie des EEE pour limiter leur champ d'action dès leur introduction et protéger notre faune locale.

## ANNEXES

**Tableau 2 : Liste de champignons exotiques en France**

Champignons supérieurs	
<i>Alternaria gaisen</i>	<i>Leucocoprinus birnbaumii</i>
<i>Amanita asteropus</i>	<i>Leucocoprinus heinemannii</i>
<i>Athelia rolfsii</i> - <i>Sclerotium rolfsii</i>	<i>Leucocoprinus ianthinus</i>
<i>Bolbitius incarnatus</i>	<i>Leucocoprinus straminellus</i>
<i>Calocera pallidospathulata</i>	<i>Lycoperdon umbrinoides</i>
<i>Calocera pallidospathulata</i>	<i>Lysurus cruciatus</i>
<i>Ceratocystis paradoxa</i>	<i>Macrophomina phaseolina</i>
<i>Ceratocystis platani</i> - <i>Chalara</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>
<i>Chlorophyllum molybdites</i>	<i>Magnaporthe salvinii</i>
<i>Ciboria americana</i>	<i>Melampsora medusae</i>
<i>Ciborinia camelliae</i>	<i>Melanotus eccentricus</i>
<i>Clathrus archeri</i>	<i>Monilinia fructicola</i>
<i>Cochliobolus heterostrophus</i>	<i>Mutinus elegans</i>
<i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	<i>Mutinus ravenelii</i>
<i>Collybia luxurians</i>	<i>Mycena alphitophora</i>
<i>Coprinus kimurae</i>	<i>Mycena alphitophora</i>
<i>Cronartium ribicola</i>	<i>Mycosphaerella dearnessii</i> - <i>Lecanosticta acicola</i>
<i>Cryphonectria parasitica</i> - <i>Endothiella parasitica</i>	<i>Mycosphaerella linicola</i>
<i>Cryptostroma corticale</i> - <i>Cryptostroma corticale</i>	<i>Mycovellosiella fulva</i>
<i>Cumminsiella mirabilissima</i>	<i>Myrothecium roridum</i>
<i>Cylindrobasidium eucalypti</i>	<i>Nectria auriger</i>
<i>Cylindrocladium buxicola</i> - <i>Cylindrocladium buxicola</i>	<i>Nematospora coryli</i>
<i>Cystolepiota cystidiosa</i>	<i>Oidium hortensiae</i>
<i>Cystolepiota luteicystidiata</i>	<i>Ophiostoma novo-ulmi</i> - <i>Pesotum ulmi</i>
<i>Dendrothele nivosa</i>	<i>Ophiostoma ulmi</i> - <i>Pesotum ulmi</i>
<i>Descolea tenuipes</i> var. <i>rheophylla</i>	<i>Panaeolus antillarum</i>
<i>Diaporthe helianthi</i>	<i>Perenniporia ochroleuca</i>
<i>Didymascella thujina</i> - <i>Keithia thujina</i>	<i>Phaeocryptopus gaeumannii</i>
<i>Didymella ligulicola</i>	<i>Phallus indusiatus</i>
<i>Drepanopeziza punctiformis</i> - <i>Marssonina brunnea</i>	<i>Phloeospora robiniae</i> - <i>Mycosphaerella robiniae</i>
<i>Entoleuca mammata</i>	<i>Phoma exigua</i> var. <i>foveata</i>
<i>Entyloma dahliae</i>	<i>Phoma tracheiphila</i>
<i>Erysiphe australiana</i>	<i>Phyllachora pomigena</i>
<i>Erysiphe begoniicola</i>	<i>Pleurotus citrinopileatus</i>

<i>Erysiphe deutziae</i>	<i>Pluteus variabilicolor</i>
<i>Erysiphe euonymi-japonici</i> - <i>Oidium euonymi-japonici</i>	<i>Podosphaera mors-uvae</i>
<i>Erysiphe flexuosa</i>	<i>Psilocybe cyanescens</i>
<i>Erysiphe necator</i>	<i>Psilocybe mexicana</i>
<i>Erysiphe platani</i>	<i>Puccinia antirrhini</i>
<i>Erysiphe vanbruntiana</i>	<i>Puccinia distincta</i>
<i>Exobasidium vaccinii</i> var. <i>japonicum</i>	<i>Puccinia helianthi</i>
<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Puccinia horiana</i>
<i>Ganoderma tsugae</i>	<i>Puccinia lagenophorae</i>
<i>Geastrum morgani</i>	<i>Puccinia malvacearum</i>
<i>Geopora sumneriana</i>	<i>Puccinia oxalidis</i>
<i>Gibberella circinata</i> - <i>Fusarium circinatum</i>	<i>Puccinia pelargonii-zonalis</i>
<i>Glomerella acutata</i> - <i>Colletotrichum acutatum</i>	<i>Puccinia sorghi</i>
<i>Glomerella cingulata</i> - <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	<i>Puccinia tasmanica</i>
<i>Graphiola phoenicis</i>	<i>Pycnoporellus fulgens</i>
<i>Guignardia aesculi</i> - <i>Leptodothiorella aesculicola</i>	<i>Pycnostysanus azaleae</i>
<i>Guignardia bidwellii</i>	<i>Ramaria murrillii</i>
<i>Gymnopilus hispidellus</i>	<i>Rhabdocline pseudotsugae</i>
<i>Gymnopilus humicola</i>	<i>Rhizopogon villosulus</i>
<i>Hydnangium carneum</i>	<i>Rhizopogon vinicolor</i>
<i>Hymenoscyphus pseudoalbidus</i> - <i>Chalara fraxinea</i>	<i>Sclerotium hydrophilum</i>
<i>Irpex browni</i>	<i>Seiridium cardinale</i> - <i>Seiridium cardinale</i>
<i>Kabatiella caulivora</i>	<i>Septotis podophyllina</i> - <i>Gloeosporium podophyllum</i>
<i>Kabatiella zae</i>	<i>Sphacelotheca reiliana</i>
<i>Kochmania oxalidis</i>	<i>Sporophagomyces chrysostomus</i>
<i>Laccaria lateritia</i>	<i>Stropharia aurantiaca</i>
<i>Laccocephalum hartmannii</i>	<i>Stropharia rugosoannulata</i>
<i>Lactocollybia cycadicola</i>	<i>Synchytrium endobioticum</i>
<i>Lactocollybia variicystis</i>	<i>Tilletia controversa</i>
<i>Lentinula edodes</i>	<i>Urocystis cepulae</i>
<i>Lepiota elaiophylla</i>	<i>Uromyces appendiculatus</i>
<i>Lepiota rubella</i>	<i>Uromyces transversalis</i>
<i>Leptocorticium utribasidiatum</i>	<i>Ustilago maydis</i>
<i>Leptosphaerulina trifolii</i>	<i>Venturia inaequalis</i> - <i>Spilocaea pyracanthae</i>
<i>Leucoagaricus bresadolae</i>	<i>Xenasma umbonatum</i>
<i>Leucoagaricus brunnescens</i>	
<i>Leucoagaricus cupresseus</i>	
<i>Leucoagaricus marginatus</i>	

## **Champignons inférieurs**

<i>Aphanomyces raphani</i>	<i>Phytophthora palmivora</i>
<i>Basidiophora entospora</i>	<i>Phytophthora ramorum</i>
<i>Peronospora grisea</i>	<i>Plasmopara halstedii</i>
<i>Peronospora hyoscyami</i> f. <i>sp.tabacina</i>	<i>Plasmopara viticola</i>
<i>Peronospora manshurica</i>	<i>Pseudoperonospora cannabina</i>
<i>Peronospora sparsa</i>	<i>Pseudoperonospora cubensis</i>
<i>Phytophthora cinnamomi</i>	<i>Pseudoperonospora humuli</i>
<i>Phytophthora infestans</i>	<i>Pythium prolatum</i>
<i>Phytophthora lateralis</i>	<i>Pythium splendens</i>
<i>Phytophthora nicotianae</i>	

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Anderson, T-L., 2004. Viewing Land Conservation through Coarse-Colored Glasses, 44 Nat. Resources J. 361
- Bakys, R., Vasaitis, R., Barklund, P., Ihrmark, K., Stenlid, J., 2009a. Investigations concerning the role of *Chalara fraxinea* in declining *Fraxinus excelsior*. Plant Pathol. 58, 284–292.
- Bakys, R., Vasaitis, R., Barklund, P., Thomsen, I.M., Stenlid, J., 2009b. Occurrence and pathogenicity of fungi in necrotic and non-symptomatic shoots of declining common ash (*Fraxinus excelsior*) in Sweden. Eur. J. For. Res. 128, 51–60.
- Bakys, R., Vasiliauskas, A., Ihrmark, K., Stenlid, J., Menkis, A., Vasaitis, R., 2011. Root rot, associated fungi and their impact on health condition of declining *Fraxinus excelsior* stands in Lithuania. Scand. J. For. Res. 26, 128–135.
- Barthod, C., 1994. Le système de surveillance de l'état sanitaire de la forêt en France. Rev. For. Fr. XLVI, 564–571.
- Bengtsson, S.B.K., Vasaitis, R., Kirisits, T., Solheim, H., Stenlid, J., 2012. Population structure of *Hymenoscyphus pseudoalbidus* and its genetic relationship to *Hymenoscyphus albidus*. Fungal Ecol. 5, 147–153. doi:10.1016/j.funeco.2011.10.004
- Boutte, B., 2011. Les réseaux d'observation du Département de la Santé des forêts. forêt méditerranéenne XXXII, 119–126.
- Cleary, M., Nguyen, D., Marčiulytė, D., Berlin, A., Vasaitis, R., Stenlid, J., 2016. Friend or foe? Biological and ecological traits of the European ash dieback pathogen *Hymenoscyphus fraxineus* in its native environment. Sci. Rep. 6. doi:10.1038/srep2189
- DAISIE, 2018. [WWW Document]. URL <http://www.europe-alien.org/regionFactsheet.do?regionId=FRA-FR>
- Delahaye, L., Herman, M., Claessens, H., Chandelier, A., Marchal, D., 2015. Note de référence pour la gestion du frêne dans le contexte de la crise liée à la chalarose. Forêt Nature n°136.
- Desprez-Loustau, M-L., Robin, C., Buée, M., Courtecuisse, R., Garbaye, J.,

- Suffert, F., Sache, I., Rizzo, D-M., 2007. The fungal dimension of biological invasions. *Trends Ecol Evol*. Doi : 10.1016/j.tree.2007.04.005
- Desprez-Loustau, M-L., Courtecuisse, R., Robin, C., Husson, C., Moreau, P-A., Blancard, D., Selosse, M-A., Lung-Escarmant, B., Piou, D., Sache, I., 2008. Species diversity and drivers of spread of alien fungi (*sensu lato*) in Europe with a particular focus on France. Springer Science. doi : 10.1007/s10530-009-9439-y.
- DGAL, 2017. Rapport annuel de la surveillance biologique du territoire de l'année 2015. À l'attention de l'assemblée nationale et du sénat. Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt.
- Dionisio, C., 2014. Mise en place d'une stratégie relative aux espèces exotiques envahissantes en Nouvelle-Calédonie. Etat des lieux bibliographique.
- EPPO, 2018. Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes. [WWW Document]. URL <https://www.eppo.int/>
- FAO, 2015. Invasive species: impacts on forests and forestry [WWW Document]. Food Agric. Organ. U. N. World Hunger. URL <http://www.fao.org/forestry/aliens/en/> (accessed 8.17.17).
- Flot, J.-L., 2015. La santé des forêts : dispositif de surveillance et perspectives après 25 ans d'activités sanitaires (Surveillance biologique du territoire et biovigilance : outils, actions et bilans). Académie d'Agriculture de France.
- Fontanet, A., adapté de SB, 1992., 2019. La pratique de l'épidémiologie : épidémiologie descriptive. [WWW Document]. URL [https://www.fun-mooc.fr/c4x/CNAM/01001/asset/Mooc13\\_epidemiologie\\_descriptive.pdf](https://www.fun-mooc.fr/c4x/CNAM/01001/asset/Mooc13_epidemiologie_descriptive.pdf)
- Genovesi, P., Shine, C., 2003. Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes. Conseil de l'Europe. tpsv07frev\_2003.doc
- Goberville, E., Hautekète, N.-C., Kirby, R.R., Piquot, Y., Luczak, C., Beaugrand, G., 2016. Climate change and the ash dieback crisis. *Sci. Rep.* 6. doi :10.1038/srep35303
- Google, 2019. Illustration des différentes mycorhization. [WWW Document]. URL [https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF\\_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=KYMQXZ\\_XJZqX1fAPsry5-AU&q=diff%C3%A9rents+mycorhization&oq=diff%C3%A9rents+mycorhization&gs\\_l=img.3...81337.88586..88928...0.0..0.75.1549.24.....0....1..gws-wiz-](https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=KYMQXZ_XJZqX1fAPsry5-AU&q=diff%C3%A9rents+mycorhization&oq=diff%C3%A9rents+mycorhization&gs_l=img.3...81337.88586..88928...0.0..0.75.1549.24.....0....1..gws-wiz-)

- img.....35i39j0i67j0i24.cKeECWCXgXU#imgrc=\_fj1YY1InUyZuM:  
 Google, 2019. Le Clathrus archeri. [WWW Document]. URL  
[https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF\\_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=EYEQXfGYObCQlwTo0ZSADQ&q=clathrus+archeri&oq=clathrus+archeri&gs\\_l=img.3..0l2j0i30j0i5i30j0i30j0i5i30l2j0i24.525739.534353..534718...5.0..0.124.1455.20j1.....0....1..gws-wiz-img.....35i39j0i67j0i10i24.fTb-XtflU8I](https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=EYEQXfGYObCQlwTo0ZSADQ&q=clathrus+archeri&oq=clathrus+archeri&gs_l=img.3..0l2j0i30j0i5i30j0i30j0i5i30l2j0i24.525739.534353..534718...5.0..0.124.1455.20j1.....0....1..gws-wiz-img.....35i39j0i67j0i10i24.fTb-XtflU8I)
- Google, 2019. Le Frêne commun. [WWW Document]. URL  
[https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF\\_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=9IAQXajkFMzlaL7bldAL&q=frene+commun+sch%C3%A9ma&oq=frene+commun+sch%C3%A9ma&gs\\_l=img.3...2387.5536..5924...3.0..0.153.731.9j1.....0....1..gws-wiz-img.....0j0i30j0i5i30j0i24.bwyKxTY6ing#imgrc=d7\\_m80EM2uQLpM:](https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=9IAQXajkFMzlaL7bldAL&q=frene+commun+sch%C3%A9ma&oq=frene+commun+sch%C3%A9ma&gs_l=img.3...2387.5536..5924...3.0..0.153.731.9j1.....0....1..gws-wiz-img.....0j0i30j0i5i30j0i24.bwyKxTY6ing#imgrc=d7_m80EM2uQLpM:)
- Google, 2019. Mildiou de la pomme de terre. [WWW Document]. URL  
[https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF\\_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=g4MQXb-AKuSF1fAPhe2d6AY&q=mildiou+pomme+de+terre&oq=mildiou&gs\\_l=img.3.3.0l10.93829.95374..97893...0.0..0.120.539.6j1.....0....1..gws-wiz-img.....35i39j0i67.YM2slsK4zsA](https://www.google.com/search?rlz=1C1CHBF_frFR758FR758&biw=1366&bih=625&tbm=isch&sa=1&ei=g4MQXb-AKuSF1fAPhe2d6AY&q=mildiou+pomme+de+terre&oq=mildiou&gs_l=img.3.3.0l10.93829.95374..97893...0.0..0.120.539.6j1.....0....1..gws-wiz-img.....35i39j0i67.YM2slsK4zsA)
- Goudard, A., 2007. Fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques. Université Paris VI
- Grosdidier, M., 2017. Épidémiologie de la chalarose du frêne, une maladie causée par l'agent pathogène *Hymenoscyphus fraxineus*. Biologie végétale. Université de Lorraine, 2017. Français. <NNT: 2017LORR0151>. <tel-01760779>
- Gross, A., 2013. Reproduction system and population structure of *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, causal agent of ash dieback. Diss., Eidgenössische Technische Hochschule ETH Zürich, Nr. 21311, 2013.
- Gross, A., Zaffarano, P.L., Duo, A., Grünig, C.R., 2012. Reproductive mode and life cycle of the ash dieback pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. Fungal Genet. Biol. 49, 977– 986. doi:10.1016/j.fgb.2012.08.008

- Hietala, A.M., Solheim, H., 2011. Hymenoscyphus species associated with European ash. EPPO Bull. 41, 3–6.
- Husson, C., Scala, B., Caël, O., Frey, P., Feau, N., loos, R., Marçais, B., 2011. Chalara fraxinea is an invasive pathogen in France. Eur. J. Plant Pathol. 130, 311–324. doi:10.1007/s10658-011-9755-9
- Husson, C., Caël, O., Grandjean, J.P., Nageleisen, L.M., Marçais, B., 2012. Occurrence of Hymenoscyphus pseudoalbidus on infected ash logs: Occurrence of Hymenoscyphus pseudoalbidus on ash logs. Plant Pathol. 61, 889–895. doi:10.1111/j.13653059.2011.02578.x
- Husson, C., Dowkiw, A., Saintonge, F-X., Marçais, B., 2016. La chalarose du frêne en France. [WWW Document]. Fôret entreprise n°228. URL [https://www.researchgate.net/publication/306111404\\_La\\_chalarose\\_du\\_frene\\_en\\_France](https://www.researchgate.net/publication/306111404_La_chalarose_du_frene_en_France)
- loos, R., Fourrier, C., Iancu, G., Gordon, T.R., 2009a. Sensitive detection of Fusarium circinatum in pine seed by combining an enrichment procedure with a real-time polymerase chain reaction using dual-labeled probe chemistry. Phytopathology 99, 582–590.
- loos, R., Kowalski, T., Husson, C., Holdenrieder, O., 2009b. Rapid in planta detection of Chalara fraxinea by a real-time PCR assay using a dual-labelled probe. Eur. J. Plant Pathol. 125, 329–335. doi:10.1007/s10658-009-9471-x
- Keesing, F., Holt, R.D., Ostfeld, R.S., 2006. Effects of species diversity on disease risk: Effects of species diversity on disease risk. Ecol. Lett. 9, 485–498. doi:10.1111/j.14610248.2006.00885.x
- Kjaer, E.D., McKinney, L.V., Nielsen, L.R., Hansen, L.N., Hansen, J.K., 2012. Adaptive potential of ash (Fraxinus excelsior) populations against the novel emerging pathogen Hymenoscyphus pseudoalbidus: Adaptive potential of F. excelsior. Evol. Appl. 5, 219– 228. doi:10.1111/j.1752-4571.2011.00222.x
- Kliejunas, J.T., 2010. Sudden oak death and Phytophthora ramorum: a summary of the literature (General Technical Report No. PSW-GTR-234). U.S. Department of Agriculture, Portland
- Kowalski, T., 2006. Chalara fraxinea sp. nov. associated with dieback of ash

(*Fraxinus excelsior*) in Poland. *For. Pathol.* 36, 264–270.

doi:10.1111/j.1439-0329.2006.00453.x

Kowalski, T., Holdenrieder, O., 2009. The teleomorph of *Chalara fraxinea*, the causal agent of ash dieback. *For. Pathol.* 39, 304–308. doi:10.1111/j.1439-0329.2008.00589.x

Laiviņš, M., Priede, A., Pušpure, I., 2016. Spread of *Hymenoscyphus fraxineus* in Latvia: Analysis based on Dynamics of Young Ash Stands. *Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B Nat. Exact Appl. Sci.* 70. doi:10.1515/prolas-2016-0020

Legifrance, 2008. Directive 2008/61/CE de la Commission fixant les conditions dans lesquelles certains organismes nuisibles, végétaux, produits végétaux et autres objets énumérés aux annexes I à V de la directive 2000/29/CE du Conseil peuvent être introduits ou circuler dans la Communauté ou dans certaines zones protégées de la Communauté pour des travaux à des fins d'essai ou à des fins scientifiques ou pour des travaux sur les sélections variétales (version codifiée) [WWW Document]. URL <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000019027814&categorieLien=id>

Luchi, N., Ghelardini, L., Belbahri, L., Quartier, M., Santini, A., 2013. Rapid Detection of *Ceratocystis platani* Inoculum by Quantitative Real-Time PCR Assay. *Appl. Environ. Microbiol.* 79, 5394–5404. doi:10.1128/AEM.01484-13

Marçais, B., Husson, C., Godart, L., Caël, O., 2016. Influence of site and stand factors on *Hymenoscyphus fraxineus* -induced basal lesions. *Plant Pathol.* 65, 1452–1461. doi:10.1111/ppa.12542

Mantyka-pringle, C.S., Martin, T.G., Rhodes, J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Glob. Change Biol.* 18, 1239–1252. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x

McCracken, A.R., Douglas, G.C., Ryan, C., Destefanis, M., Cooke, L.R., 2017. Ash dieback on the island of Ireland, in: *Dieback of European Ash (Fraxinus Spp.)*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, p. 125.

McNeely, J.A., H.A. Mooney, L.E. Neville, P. Schei, et J.K. Waage (eds.) 2001. *A Global Strategy on Invasive Exotic Species*. UICN Gland, Suisse, et

Cambridge, UK. x + 50 pp.

- Meentemeyer, R.K., Cunniffe, N.J., Cook, A.R., Filipe, J.A.N., Hunter, R.D., Rizzo, D.M., Gilligan, C.A., 2011. Epidemiological modeling of invasion in heterogeneous landscapes: spread of sudden oak death in California (1990–2030). *Ecosphere* 2, art17. doi:10.1890/ES10-00192.1
- Mitchell, C.E., Tilman, D., Groth, J.V., 2002. Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology* 83, 1713–1726. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[1713:EOGPSD]2.0.CO;2
- Monty, A., 2019. Les invasions biologiques, concepts généraux, facteurs limitants et succès des invasions [WWW Document]. Province de Liège. URL <https://www.provincedeliege.be/sites/default/files/media/9979/Explication%20des%20esp%C3%A8ces%20invasives%2C%20des%20invasions%20biologiques%2C%20des%20facteurs%20de%20succ%C3%A8s%20et%20facteurs%20limitants.pdf>
- Muséum National d’Histoire Naturelle, 2018. Espèces Exotiques Envahissantes [WWW Document]. INPN Inventaire Natl. Patrim. Nat. URL <https://inpn.mnhn.fr/programme/especes-exotiques-envahissantes> (accessed 8.17.17).
- Nageleisen, L.-M., Piou, D., Saintonge, F.-X., 2010a. La santé des forêts : maladies, insectes, accidents climatiques : diagnostic et prévention. Département de la santé des forêts : Institut pour le développement forestier, Paris
- Nageleisen, L.-M., Saintonge, F.-X., Piou, D., 2010b. La santé des forêts: Maladies, insectes, accidents climatiques... Diagnostic et prévention. Forêt privée française.
- Nuñez, M. A., Dickie, I. A., 2012. Invasive belowground mutualists of woody plants. Springer Science. doi:10.1007/s10530-013-0612-y.
- Office National des Forêts, 2019. Fiche champignon : Anthurus d'archer. [WWW Document]. URL [http://www1.onf.fr/activites\\_nature/sommaire/decouvrir/champignons/fiches/a/20080425-160505-332512/@@index.html](http://www1.onf.fr/activites_nature/sommaire/decouvrir/champignons/fiches/a/20080425-160505-332512/@@index.html)
- Parent, G-H., Thoen, D., Calonge, F-D., 2000. Nouvelles données sur la

- répartition de *Clathrus archeri* en particulier dans l'Ouest et le Sud-Ouest de l'Europe. Bull. Soc. Myc. Fr. 116 (3), 241, 2000.
- Petucco, C., 2017. Forest health economics : Management of forest pests and pathogens in conditions of global change
- Peyrot, C., 2017. Abattage massif de frênes malades en forêt de Haguenau [WWW Document]. franceinfo: URL <http://france3-regions.francetvinfo.fr/grand-est/basrhin/haguenau/abattage-massif-frenes-malades-foret-haguenau-1235711.html>
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, et D. Morrison. 2000. "Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States". Bioscience 50(1): 53-56
- Pimentel, D., R. Zuniga, et D. Morrison. 2005. "Update on the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the U.S." Ecological Economics 52(3): 273-288.
- Poggi, J., 2018. Diagnostic des espèces exotiques envahissantes animales et végétales du territoire du PNR des préalpes d'Azur et création d'outils de sensibilisation. [WWW Document]. URL [http://www.pnr-prealpesdazur.fr/content/download/24297/338779/file/RAPPORT%20final%20avec%20fiches\\_VL.pdf](http://www.pnr-prealpesdazur.fr/content/download/24297/338779/file/RAPPORT%20final%20avec%20fiches_VL.pdf)
- Prospero, S., Cleary, M., 2017. Effects of Host Variability on the Spread of Invasive Forest Diseases. Forests 8, 80. doi:10.3390/f8030080
- Province, site
- Przybył, K., 2002. Fungi associated with necrotic apical parts of *Fraxinus excelsior* shoots. For. Pathol. 32, 387-394.
- Queloz, V., Grünig, C.R., Berndt, R., Kowalski, T., Sieber, T.N., Holdenrieder, O., 2011a. Cryptic speciation in *Hymenoscyphus albidus*: Speciation in *Hymenoscyphus albidus*. For. Pathol. 41, 133-142. doi:10.1111/j.1439-0329.2010.00645.x
- Queloz, V., Grünig, C.R., Berndt, R., Kowalski, T., Sieber, T.N., Holdenrieder, O., 2011b. Cryptic speciation in *Hymenoscyphus albidus*: Speciation in *Hymenoscyphus albidus*. For. Pathol. 41, 133-142. doi:10.1111/j.1439-0329.2010.00645.x
- RNSA, 2017. Les capteurs de pollens et moisissures atmosphériques [WWW

- Document]. Site Fr. Allerg. Aux Pollens. URL <http://www.pollens.fr/le-reseau/les-capteurs.php> (accessed 8.17.17)
- Selosse, M-A., 2017. Jamais seul. Ces microbes qui construisent les plantes et les civilisations. Actes Sud. ISBN 978-2-330-07749-5.
- Schroter, D., 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science* 310, 1333–1337.  
doi:10.1126/science.1115233
- Skovsgaard, J.P., Thomsen, I.M., Skovsgaard, I.M., Martinussen, T., 2010. Associations among symptoms of dieback in even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *For. Pathol.* 40, 7–18. doi:10.1111/j.1439-0329.2009.00599.x
- Skovsgaard, J.P., Wilhelm, G.J., Thomsen, I.M., Metzler, B., Kirisits, T., Havrdová, L., Enderle, R., Dobrowolska, D., Cleary, M., Clark, J., 2017. Silvicultural strategies for *Fraxinus excelsior* in response to dieback caused by *Hymenoscyphus fraxineus*. *For. Int. J. For. Res.* 1–18.  
doi:10.1093/forestry/cpx012
- Solheim, H., Hietala, A.M., 2017. Spread of Ash Dieback in Norway. *Balt. For.* 23, 144–149.
- Timmermann, V., Børja, I., Hietala, A.M., Kirisits, T., Solheim, H., 2011. Ash dieback: pathogen spread and diurnal patterns of ascospore dispersal, with special emphasis on Norway. *EPPO Bull.* 41, 14–20.
- Wittenberg, R., Cock, M.J.W., Global Invasive Species Programme (Eds.), 2001. *Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices*. CABI Pub, Wallingford, Oxon, UK ; New York.

**Auteur :**

Girard Thomas

**Titre :**

LES ESPÈCES DE CHAMPIGNONS EXOTIQUES ENVAHISSANTS ET LEURS  
CONSÉQUENCES DANS L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER - CAS DE LA CHALAROSE DU  
FRÊNE

Thèse pour le diplôme d'État de docteur en Pharmacie  
Université de Picardie Jules Verne

**MOTS-CLEFS :** Espèces, exotiques, envahissants, chalarose, frêne,  
conséquences, écologiques, biodiversité.

**RESUME :** Les espèces exotiques envahissantes, comme la chalarose du frêne,  
peuvent entraîner des conséquences écologiques considérables sur la  
biodiversité locale. Ce travail essayera de mettre en avant le processus des  
invasions ainsi que les réglementations visant à la surveillance et à la  
prévention de certaines espèces considérées comme envahissantes.

Année 2018/2019