

**AFPP – JOURNÉE D’INFORMATIONS TECHNIQUES ET SCIENTIFIQUES SUR LE NÉMATODE DU PIN
BORDEAUX– 22 OCTOBRE 2015**

**MODÉLISATION SPATIO-TEMPORELLE DE LA DISPERSION DES INSECTES VECTEURS ET DU
NÉMATODE DU PIN – FACTEURS DÉTERMINANTS**

C. ROBINET ⁽¹⁾, H. JACTEL ⁽²⁾, D. PIOU ⁽²⁾⁽³⁾, G. DAVID ⁽²⁾, J. HARAN ⁽¹⁾, G. ROUX ⁽¹⁾⁽⁴⁾, A. ROQUES ⁽¹⁾

⁽¹⁾ INRA, UR633 Zoologie Forestière, F-45075 Orléans, France, christelle.robinet@orleans.inra.fr

⁽²⁾ INRA, UMR BIOGECO, F-33610 Cestas, France

⁽³⁾ Ministère de l’Agriculture, de l’Agroalimentaire et de la Forêt, DGAL-SDQPV,
Département de la Santé des Forêts, F-75732 Paris, France

⁽⁴⁾ Université d’Orléans, F-45100 Orléans, France

RÉSUMÉ

Le nématode du pin, *Bursaphelenchus xylophilus*, est un organisme invasif d’origine nord-américaine détecté au Portugal en 1999. Afin d’évaluer ses capacités potentielles à progresser en Europe, un modèle d’expansion a été développé. Ce modèle prend en compte les principaux facteurs intervenant dans la dynamique spatio-temporelle du nématode, et notamment les capacités de dispersion de son vecteur européen, *Monochamus galloprovincialis*. Les résultats montrent que le nématode du pin pourrait continuer sa progression à partir du Portugal malgré des mesures de coupe rase. A moins d’autres introductions accidentelles en Europe, le nématode devrait toutefois rester limité à la Péninsule Ibérique d’ici 2020. D’hypothétiques introductions ont toutefois été simulées ailleurs, montrant les risques d’expansion en Europe.

Mots-clés : *Bursaphelenchus xylophilus*, changement climatique, invasion biologique, *Monochamus galloprovincialis*, modélisation.

Le nématode du pin, *Bursaphelenchus xylophilus*, est un organisme invasif d'origine nord-américaine, actuellement présent dans plusieurs pays d'Asie, et découvert au Portugal en 1999 (Mota *et al.*, 1999 ; Zhao *et al.*, 2008). Malgré l'application de mesures de contrôle, il s'est étendu au sein du Portugal et des foyers ont été détectés en Espagne près de la frontière portugaise ainsi que sur l'île portugaise de Madère. Sous certaines conditions, il peut en quelques semaines conduire au dépérissement de l'arbre (maladie appelée « pine wilt disease »). Les modes de dispersion et de transmission de ce nématode à des arbres sains ont été étudiés. La question s'est posée d'une transmission par contact direct. Des expérimentations mises en place dans le cadre du projet européen REPHRAME ont permis de montrer une possible transmission du nématode d'une planche infestée à un arbre sain si cette planche est en contact direct avec le liber ou le bois mis à nu à l'occasion d'une blessure accidentelle par exemple. De même, la transmission à partir de copeaux de bois infestés à des racines blessées de jeunes pins a été démontrée dans le cas où les copeaux étaient mélangés au substrat de plantation. En revanche, la transmission d'un arbre infesté à un arbre sain par contacts racinaires n'a pas été observée (Evans, 2015). Si la transmission directe est possible dans certaines conditions, le principal mode de transmission du nématode d'un arbre infesté à un arbre sain se fait par l'intermédiaire d'insectes vecteurs du genre *Monochamus*. En Europe, le nématode est transmis par *M. galloprovincialis* qui est largement distribué dans les zones actuellement infestées mais également au-delà. De plus, d'autres espèces de *Monochamus* pourraient prendre potentiellement le relais dans certaines zones. L'expansion géographique de *B. xylophilus* est donc une menace importante pour les pins en Europe (Vicente *et al.*, 2012).

Un modèle d'expansion de ce nématode a été développé durant le projet REPHRAME dans le but de prévoir et anticiper le risque de propagation à travers l'Europe afin de pouvoir mettre en place les mesures les plus appropriées pour le contrôler. Un premier modèle avait déjà été développé pour décrire l'expansion potentielle de la maladie causée par le nématode du pin en Chine, montrant notamment l'importance du transport à longue distance de matériaux infestés (Robinet *et al.*, 2009). Ce modèle avait ensuite été appliqué à l'Europe pour identifier les ports Européens à partir desquels la maladie pourrait se propager le plus vite, pointant principalement les ports du Sud-Est de l'Europe (Robinet *et al.*, 2011). Toutefois, ce modèle ne décrivait pas de manière explicite tous les processus impliqués dans la dynamique spatio-temporelle du nématode du pin et était calibré sur l'historique d'invasion du nématode en Chine. C'est avec les données récoltées et une avancée notable dans la compréhension de ce mécanisme d'invasion en Europe au cours du projet REPHRAME qu'un nouveau modèle a pu être développé.

Ce modèle décrit tout d'abord la dispersion du vecteur européen, *M. galloprovincialis*. Les capacités de vol mesurées en manège de vol augmentent avec l'âge de l'insecte lorsqu'il est immature jusqu'à atteindre une capacité maximale pour les insectes matures (David *et al.*, 2013 ; David 2014 ; David *et al.*, 2015). La dispersion a été simulée par un modèle stochastique individu-centré qui rend compte du comportement de l'insecte à ne pas voler en ligne droite mais à s'arrêter et changer de direction. Ce modèle tient également compte de la longévité moyenne des adultes, fixée à 100 jours dans le modèle. Pour tenir compte de l'incertitude due à une mesure hebdomadaire des capacités de vol, deux scénarii de dispersion ont été considérés : une dispersion rapide (2.2 km par jour) et une dispersion lente (0.3 km par jour).

Lors de sa dispersion, un insecte porteur du nématode du pin peut le transmettre à des arbres sains lors de son repas de maturation et également pour une femelle, mais dans une moindre mesure, à des arbres affaiblis lors de la ponte. Le modèle prend en compte les taux de transmission trouvés au Portugal (Naves *et al.*, 2007a,b) et considère que les transmissions sont effectuées sur sa trajectoire de dispersion. Une fois les nématodes inoculés dans l'arbre, on considère que la maladie peut s'exprimer si la moyenne des températures de l'été (juin-juillet-août) est supérieure ou égale à 20°C (Evans, 2015). Cette température seuil est une condition simplifiée dérivée d'un modèle d'évapotranspiration de l'arbre tenant compte de l'effet du nématode du pin.

Après les processus de dispersion et d'inoculation potentielle du nématode du pin, le modèle décrit la croissance des populations de l'insecte vecteur. Cette croissance dépend du nombre d'œufs pondus par les femelles (Naves *et al.*, 2006 ; Akbulut, 2009) ainsi que du nombre d'arbres hôtes affaiblis (notamment par une inoculation précédente du nématode) et donc disponibles pour la ponte (Yoshimura *et al.*, 1999). Le modèle prend également en compte la survie larvaire du vecteur dans l'arbre (Yoshimura *et al.*, 1999 ; Naves *et al.*, 2008 ; Akbulut, 2009).

Pour appliquer le modèle à l'échelle de l'Europe, il est important de tenir compte de la variation de la durée du cycle biologique du vecteur, celui-ci faisant principalement son cycle sur un an au Portugal mais sur deux ans au Nord de l'Europe. Le modèle degré-jours développé à partir d'insectes portugais (Naves et de Sousa, 2009) a été utilisé pour estimer la proportion d'individus faisant un cycle sur un an.

En plus de cette dynamique spatio-temporelle de l'insecte vecteur, le modèle permet de simuler les mesures de contrôle (coupes rases) ainsi que l'introduction du nématode à d'autres endroits en Europe pouvant résulter du transport accidentel par l'homme de matériaux infestés.

Après une phase de validation du modèle sur l'expansion observée au Portugal entre 1999 et 2011, ce modèle a été appliqué à l'ensemble de l'Europe entre 2011 et 2020. Les résultats montrent que le nématode du pin pourrait continuer sa progression à partir du Portugal malgré des mesures de coupe rase (d'un rayon de 500 – 3000 m autour d'un arbre infesté qui aurait été détecté). A moins d'autres introductions accidentelles en Europe, le nématode devrait toutefois rester limité à la Péninsule Ibérique d'ici 2020. La chaîne pyrénéenne pourrait jouer le rôle d'une barrière, mais seulement partielle, à la dispersion du nématode. L'étude des flux d'individus migrants de *M. galloprovincialis* sur l'ensemble de la chaîne montrent la présence de corridors de dispersion à l'Ouest et à l'Est des Pyrénées pouvant permettre au nématode de continuer son expansion en Europe si le Nord de l'Espagne était infesté (Haran *et al.*, 2015).

A défaut de données sur le transport accidentel du nématode par l'homme, des cartes de risque combinant à la fois la densité de population humaine, la densité des axes routiers et la densité de scieries et autres usines à bois permettent d'identifier les régions susceptibles de recevoir accidentellement le nématode. Une introduction hypothétique en 12 points situés dans ces régions à risque a été simulée, dont une à Bordeaux. Selon le scénario de dispersion (lente ou rapide), le nématode pourrait s'étendre seulement dans les environs ou bien envahir le quart Sud-Ouest de la France d'ici 2020 s'il avait été introduit en 2011 à Bordeaux. Cette expansion pourrait être amplifiée avec une hausse des températures estivales. En plus d'un effet sur l'expression de la maladie, le réchauffement climatique pourrait affecter d'autres composantes de ce système (par exemple : développement du vecteur et développement du nématode plus rapides) et accélérer l'expansion du nématode (Roques *et al.*, 2015).

Ces résultats préliminaires montrent l'expansion potentielle en Europe d'après l'état des connaissances actuelles sur le processus de dispersion, transmission du nématode, expression de la maladie mais aussi selon les conditions d'application du modèle (notamment l'échelle et la résolution spatiale considérée, maillage de 10 km x 10 km). Afin de mieux évaluer l'efficacité des coupes rases, un modèle de dispersion à plus fine échelle prenant en compte une estimation plus fine des capacités de vol (2.0 km par jour) a été développé plus récemment. Ces résultats montrent que les coupes rases, pour être efficaces, devraient se faire sur un rayon d'au moins 15 km dans un paysage similaire à celui des Landes de Gascogne (Jactel *et al.*, 2015), ce qui semble difficile à appliquer et encourage le développement d'autres méthodes de lutte.

Malgré ces avancées dans la compréhension du mécanisme d'invasion du nématode du pin en Europe, des incertitudes demeurent encore sur plusieurs points, notamment sur le taux de contamination des insectes émergeant d'un arbre infesté ainsi que sur leur charge en nématodes, sur l'efficacité de la transmission du nématode, sur le comportement de dispersion des insectes vecteurs dans différents paysages, sur les phénomènes de latence de la maladie, sur l'effet des températures sur tous ces facteurs, et sur la variabilité de différents traits du vecteur à travers l'Europe. Au regard des difficultés à contrôler le nématode une fois présent, prévenir toute autre introduction semble primordial pour limiter son invasion en Europe.

ABSTRACT

The pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, is an invasive organism native to North America, currently present in several Asian countries and detected in Portugal in 1999 (Mota *et al.*, 1999 ; Zhao *et al.*, 2008). Despite control measures, the nematode has spread within Portugal and some isolated spots were found in Spain not far from the Portuguese border and on the Portuguese island of Madeira. In some conditions, the pine wilt disease can develop in infested trees and the tree can die within a few weeks. The dispersal and transmission modes of the nematode have been studied and direct transmission was investigated. Experiments conducted in the European project REPHRAME have shown that the nematode can be potentially transmitted directly from an infested board to a pine tree if the board comes into contact with exposed cambium or xylem of this tree (conditions possibly resulting from wounds of the tree, for instance). Transmission was also observed from infested wood chips to pine trees with damaged roots when these chips were mixed with the tree soil. However, root transmission from an infested tree to a healthy tree was not found (Evans, 2015). Although direct transmission is possible in some conditions, the main transmission mode of the nematode from an infested tree to a healthy tree is done with an insect vector of the genus *Monochamus*. In Europe, the nematode is carried by *M. galloprovincialis* which is widely distributed within the current infested area but also beyond. In addition, other *Monochamus* spp. could be potential vectors in some parts of Europe. The range expansion of *B. xylophilus* is therefore a serious threat to pines in Europe (Vicente *et al.*, 2012).

A spread model of the pine wood nematode was developed during the project REPHRAME to predict and anticipate the range expansion of the nematode across Europe and help to select the most appropriate control measures. A first spread model was previously developed to describe the range expansion of the pine wilt disease in China showing the role of human-mediated dispersal (Robinet *et al.*, 2009). This model was then applied to Europe to identify the European ports from where the disease could spread the most rapidly (Robinet *et al.*, 2011). These ports were mainly located in Southeastern Europe. However, this spread model did not explicitly take into account all the processes involved in the spatio-temporal dynamics of the pine wood nematode and was calibrated on historical invasion data in China. A spread model was therefore developed based on new findings resulting from the REPHRAME project and was calibrated on European data collected during the project.

This model first describes the dispersal of the European vector, *M. galloprovincialis*. Its flight capabilities were tested on flight mill experiments (David *et al.*, 2013; David, 2014; David *et al.*, 2015). These capabilities increase with the age of immature beetles up to a maximal value which corresponds to the flight capabilities of mature beetles. The beetle dispersal was simulated with a stochastic individual-based model taking into account the insect stops and direction changes along its trajectory. This dispersal model depends on the adult mean longevity, supposed to be 100 days. Due to the uncertainty related to the frequency of the flight mill tests (every week until the insect death), two dispersal scenarios were considered: a rapid dispersal scenario (2.2 km per day) and a slow dispersal scenario (0.3 km per day).

When dispersing, an infested beetle can transmit the pine wood nematode during maturation feeding on healthy trees and also for females, but to a lower extent, to declining trees when egg-laying. The nematode can be transmitted along its dispersal trajectory with a transmission rate supposed to be the same as in Portugal (Naves *et al.*, 2007a,b). Once inoculated, the nematode can cause the pine wilt disease. In the model, we consider a simplified condition for the development of the disease: the mean summer (June-July-August) temperature equal or above 20°C (Evans, 2015). This condition is derived from an evapotranspiration model taking into account the effects of the pine wood nematode at the tree scale.

In addition to dispersal and transmission of the pine wood nematode, the model describes the population growth of the beetle. The growth rate depends on both the female fecundity (Naves *et al.*, 2006 ; Akbulut, 2009) and the number of declining host trees (in particular, those previously infested by the nematode) (Yoshimura *et al.*, 1999). Population growth also depends on the larval survival within the tree (Yoshimura *et al.*, 1999 ; Naves *et al.*, 2008 ; Akbulut, 2009).

To apply the spread model to Europe, it was necessary to account for the duration of the insect life-cycle. The beetle mostly makes its development within one year in Portugal and two years in northern Europe. A degree-day model developed on Portuguese beetles (Naves & de Sousa, 2009) was used to estimate the proportion of the population making its development within one year.

In addition to the spatio-temporal dynamics of insect populations, this spread model can be used to simulate control measures (clear cut belts) and accidental introduction of the pine wood nematode at some locations.

The spread model was calibrated on historical invasion data in Portugal between 1999 and 2011 and was then applied to the whole of Europe over 2011-2020. From these simulations, the pine wood nematode could continue to spread from Portugal despite control measures (clear cut belts over 500-3000 m around a detected infested tree). Unless additional introductions occur, the pine wood nematode would however not be able to spread beyond the Iberian Peninsula by 2020. The Pyrenean chain could play the role of a partial barrier to the spread of the pine wood nematode. From the results of gene flow analysis, *M. galloprovincialis* individuals disperse on the western and eastern side of the chain resulting in potential corridors for the spread of the pine wood nematode from northern Spain to the rest of Europe if the nematode was present in northern Spain (Haran *et al.*, 2015).

Due to missing data on human-mediated dispersal of the pine wood nematode, risk maps combining human population density, road density and wood factory density were plotted to identify areas

where the pine wood nematode could be accidentally introduced. A hypothetical introduction of the pine wood nematode was simulated on 12 sites located in these risky regions. Among them, Bordeaux was selected, and the potential spread was simulated from 2011 to 2020. Following the dispersal scenario (slow or rapid), the pine wood nematode could spread either in the surroundings or over the south-western quarter of France by 2020 if introduced in 2011 in Bordeaux. This spread could be accelerated with a rise of summer temperatures. In addition of the effects of climate warming on the disease development, climate warming could affect various components of this multiplayer system (e.g., faster development rate of the vector and the nematode), making this spread faster in the future (Roques *et al.*, 2015).

These preliminary results show the potential range expansion of the pine wood nematode across Europe based on the current knowledge of the dispersal process, transmission mechanism and disease expression but also based on the model application conditions (notably the spatial scale and resolution, grid cells of 10 km x 10 km). To assess more precisely the efficiency of clear cut belts, a dispersal model at a finer spatial scale was more recently developed and took into account a refined estimate of the flight capability (2.0 km per day). These results show that clear cut belts could be effective in a landscape similar to Les Landes de Gascogne only if their radius was at least 15 km (Jactel *et al.*, 2015), which appears difficult to apply and supports the development of other pest control methods.

Despite a better understanding of the invasion mechanism of the pine wood nematode in Europe, there are still some uncertainties associated with the contamination rate of insects emerging from an infested tree and their nematode load, the efficacy of the nematode transmission, the dispersal behaviour of the vector in different landscapes, the disease latency, the temperature effects on all these factors and the variability of the vector traits across Europe. Due to the difficulty to control the pine wood nematode once arrived, preventing any other introductions is crucial to contain its invasion in Europe.

Keywords: *Bursaphelenchus xylophilus*, biological invasion, climate change, model, *Monochamus galloprovincialis*

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement toutes les personnes ayant contribué à l'avancée du modèle d'expansion du nématode du pin en Europe : Hugh Evans, Hannah Gruffudd (Forestry Commission Research Agency, Aberystwyth, UK), Manuel Mota, Paulo Pereira, João et Regina Corte-Real (Université d'Evora, Portugal), et Pedro Naves (Instituto Nacional de Investigação Agrária e Veterinária, Oeiras, Portugal). Cette étude a été financée par le projet Européen REPHRAME (FP7-KBBE-2010-4-265483) sur la période 2011-2014.

BIBLIOGRAPHIE

- Akbulut S., 2009 - Comparison of the reproductive potential of *Monochamus galloprovincialis* on two pine species under laboratory conditions. *Phytoparasitica*, 37, 125-135.
- David G., Giffard B., Piou D., Jactel H., 2013 - Dispersal capacity of *Monochamus galloprovincialis*, the European vector of the pine wood nematode, on flight mills. *Journal of Applied entomology*, 138, 566-576.
- David G., 2014. Etude des capacités de dispersion de *Monochamus galloprovincialis* vecteur du nematode du pin *Bursaphelenchus xylophilus*. PhD dissertation, Université de Bordeaux (France). 173 pp.
- David G., Giffard B., van Halder I., Piou D., Jactel H., 2015 – Energy allocation during the maturation of adults in a long-lived insect: implications for dispersal and reproduction. *Bulletin of Entomological Research*, doi:10.1017/S0007485315000553
- Evans H., 2015. Final report of REPHRAME “Development of improved methods for detection, control and eradication of pine wood nematode in support of EU Plant Health policy”, pp. 57. Available at: <http://www.rephrame.eu/pwn.php>

- Haran J.M., Roques A., Bernard A., Robinet C., Roux G., 2015 - Altitudinal barrier to the spread of an invasive species: Could the Pyrenean chain slow the natural spread of the pine wood nematode? *PLoS ONE*, 10(7), e0134126, doi:10.1371/journal.pone.0134126
- Jactel H., Castagnone P., Mota M., Piou D., Robinet C., Roux G., Sarniguet C., 2015. Rapport d'expertise collective de l'ANSES, Comité d'expert spécialisé risques biologiques pour la santé des plantes, Groupe de travail nématode du pin (en préparation).
- Mota M., Braasch H., Bravo M.A., Penas A.C., Burgermeister W., et al. 1999 - First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. *Nematology*, 1, 727-734.
- Naves P., de Sousa E., Quartau J.A., 2006 - Reproductive traits of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera : Cerambycidae) under laboratory conditions. *Bulletin of Entomological Research*, 96, 289-294.
- Naves P.M., Camacho S., de Sousa E.M., Quartau J.A., 2007a - Transmission of the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* through feeding activity of *Monochamus galloprovincialis* (Col.: Cerambycidae). *Journal of Applied entomology*, 131, 21-25.
- Naves P.M., Camacho S., de Sousa E.M., Quartau J.A., 2007b - Transmission of the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* through oviposition activity of *Monochamus galloprovincialis* (Col.: Cerambycidae). *Entomologica Fennica*, 18, 193-198.
- Naves P., Sousa E., Rodrigues J.M., 2008 - Biology of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) in the pine wilt disease affected zone, southern Portugal. *Silva Lusitana*, 16, 133-148.
- Naves P., de Sousa E., 2009 - Threshold temperatures and degree-day estimates for development of post-dormancy larvae of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Pest Science*, 82, 1-6.
- Robinet C., Roques A., Pan H., Fang G., Ye J., Zhang Y., Sun J., 2009 - Role of human-mediated dispersal in the spread of the pinewood nematode in China. *PLoS ONE* 4(2): e4646. doi:10.1371/journal.pone.0004646.
- Robinet C., Van Opstal N., Baker R., Roques A., 2011 - Applying a spread model to identify the entry points from which the pine wood nematode, the vector of pine wilt disease, would spread most rapidly across Europe. *Biological Invasions*, 13, 2981-2995.
- Roques A., Zhao L., Sun J., Robinet C., 2015. Pine wood nematode, pine wilt disease, vector beetle and pine tree: how a multiplayer system could reply to climate change. Chapter 12 in: Björkman C. & Niemelä P. (Eds), *Climate Change and Insect Pests*. CABI Editions, in press.
- Vincente C., Espada M., Vieira P., Mota M., 2012 – Pine wilt disease: a threat to European forestry. *Eur J Plant Pathol*, 133, 89-99.
- Yoshimura A., Kawasaki K., Takasu F., Togashi K., Futai K., Shigesada N., 1999 - Modeling the spread of pine wilt disease caused by nematodes with pine sawyers as vector. *Ecology*, 80, 1691-1702.
- Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y., 2008. Pine wilt disease. Springer, pp. 459.