VIE D'INGRESSO DEI PATOGENI FORESTALI ESOTICI

ALBERTO SANTINI (*) - LUISA GHELARDINI (*) - PAOLO CAPRETTI (*) (**)

(*) Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante - C.N.R. Via Madonna del Piano, 10 50019 Sesto fiorentino (FI) (**) Dipartimento di Scienze delle Produzioni Agroalimentari e dell'Ambiente DiSPAA, Università di Firenze, Piazzale delle Cascine 28, 50144 Firenze; e-mail: alberto.santini@cnr.it

Lettura tenuta durante la Tavola Rotonda "Tecniche di lotta ed eradicazione di fitofagi d'interesse forestale". Seduta pubblica dell'Accademia - Firenze - 12 giugno 2015.

Pathways of introduction of exotic forest pathogens

Human-driven species expansion has increased tremendously in the last century, as a consequence of the unprecedented growth of international travel and trade, resulting in huge disturbance to ecosystems and severe socio-economic impact. In plants, emerging infectious diseases (EIDs) are linked to biological invasions. More than half of the world plant EIDs in the last few decades have resulted from the arrival of previously unrecognized pathogens. Many studies confirm that the main pathway of entrance of pathogens was the trade of living plants. In particular, the trade of ornamental woody plants plays a role of primary concern.

These observations should serve to focus attention on the risk inherent in the trade of ornamental plants for planting in soil. This pathway is particularly insidious as invasive harmful organisms are not easily detectable in soil, and they are, in addition, almost unknown and neglected in their native ranges. Global trade has given the opportunity to pathogenic microorganisms that have remained geographically isolated to spread far beyond their natural range and to hybridize with related species. This process brought to the birth of new organisms with different/wider host range of those of the parental species. The global use of forest plantations with exotic tree species, using one or few clones of the same species planted in huge areas and intensively managed, has increased the risk of attacks by insects and pathogens, which are introduced accidentally and/or have adapted to new host trees. Lastly climate change enhances the aggressiveness of some pathogens and, on the other hand, stresses the native flora, making it more prone to attacks by pathogens.

Everyday hundreds of pathogens are at European borders ready to spread; Europe should devote more efforts to research for detecting them more accurately and improve its own legislation in order to prevent the establishment of new alien pests and pathogens.

KEY WORDS: Invasive species, exotic pathogens, climate change.

Introduzione

In medicina sono considerate malattie "emergenti" quelle che appaiono improvvisamente o che si diffondono rapidamente in nuove aree geografiche. Sebbene queste malattie insorgano in maniera improvvisa e inesplicabile, è stato tuttavia possibile individuarne la causa in tutti i casi che ad oggi sono stati studiati approfonditamente (MORSE, 2004). Negli anni novanta del secolo scorso c'è stato un considerevole dibattito sul fatto che queste nuove malattie fossero frutto dell'evoluzione di agenti causali già presenti o fossero invece dovute al trasporto di patogeni (traffico di microbi) fino ad allora confinati a un'area geografica limitata e poi messi in contatto con una nuova popolazione di ospiti, anche a seguito della globalizzazione, (LEDERBERG et al., 1992). Secondo i citati Autori (LEDERBERG et al., 1992; MORSE, 2004) la comparsa di molte nuove malattie è dovuta ai cambiamenti ambientali di origine antropica, in particolare alle nuove pratiche adottate nelle produzioni agricole e

industriali, da cui derivano le anomalie climatiche note come "riscaldamento globale" o, più in generale, "cambiamento climatico" (climate change) (DEATON, 2004).

Altre cause di minore entità sono le mutazioni demografiche e i cambiamenti nelle abitudini delle popolazioni; la maggiore possibilità di viaggiare e di commerciare a livello globale; l'adattamento dei microorganismi a nuovi ambienti e fattori limitanti e, infine, l'abbassamento generale delle misure della sanità pubblica (MORSE, 2004).

Quanto detto si può facilmente applicare, con poche modifiche, anche alle malattie delle piante. In patologia vegetale l'insorgenza di nuove malattie con effetti letali, è strettamente connessa alle "invasioni biologiche". Queste rappresentano nella maggior parte dei casi un fenomeno strettamente legato alle attività umane e ai loro progressi, al mutamento di comportamenti e abitudini, al commercio sempre più su scala globale e al cambiamento climatico.

Molti macro- e micro-organismi si sono diffusi enormemente al di fuori delle aree geografiche d'origine nel corso degli ultimi decenni, in particolare dagli anni novanta del secolo scorso, in conseguenza di un aumento esponenziale del commercio a livello mondiale (HULME, 2009). Queste specie esotiche hanno causato notevoli problemi sia agli ecosistemi naturali che all'economia dei paesi che hanno subito queste vere e proprie "invasioni". Tutti i patogeni delle piante di origine esotica sono stati introdotti in modo non intenzionale e più della metà di essi non erano ritenuti patogeni o, addirittura, non erano noti alla scienza prima che causassero malattie nell'ambiente d'adozione.

I PATOGENI ALIENI INVASIVI

Anderson e collaboratori (2004), analizzando il database di Pro-Med, hanno potuto stabilire che in oltre il 50 % dei casi le nuove malattie vegetali sono state causate dall'introduzione di nuovi agenti patogeni in un ecosistema. Questo non significa solamente l'introduzione di organismi totalmente nuovi, ma anche il movimento di nuovi ceppi più virulenti, o la comparsa di ceppi più aggressivi di un agente patogeno già presente in una determinata area.

L'introduzione di patogeni vegetali esotici (o alieni, secondo la letteratura anglosassone) è dovuta principalmente al commercio di prodotti vegetali, piante o parti di esse, quali talee, marze per innesto, astoni, semi e legname (ANDERSON et al., 2004). Molti studi più recenti confermano che la via d'ingresso principale, almeno per i patogeni di ambienti naturali, è il commercio internazionale di piante vive (LIEBHOLD et al., 2012; SANTINI et al., 2013; Xu et al., 2006). Soprattutto il commercio di piante ornamentali legnose ha un ruolo piuttosto importante e sebbene l'attenzione sia molto cresciuta ed i mezzi di indagine siano molto più precisi, tuttavia il numero delle introduzioni e naturalizzazioni di nuovi patogeni continua a crescere (AUKEMA et al. 2010; ESCHEN et al. 2015). Il commercio di prodotti legnosi, in passato tradizionale via di diffusione di microrganismi, svolge invece, al giorno d'oggi, un ruolo marginale nella diffusione di patogeni di interesse forestale (SANTINI et al., 2013), forse anche grazie all'applicazione delle normativa emessa dalla FAO nel 2005 (ISPM n. 15, International Standard for Phytosanitary Measures), che ha definito le linee guida per mettere in sicurezza questa via d'accesso.

Alcuni patogeni alieni hanno causato danni ingenti ai loro ospiti e, in alcuni casi, ne hanno quasi estinto delle popolazioni, o hanno contribuito a modificare sostanzialmente l'ecosistema in cui questi vivevano (KENIS *et al.*, 2009) con conseguenze per tutti

gli altri organismi associati, ivi incluso l'essere umano. L'introduzione e la moltiplicazione di patogeni esotici hanno prodotto effetti disastrosi sugli alberi nelle foreste e negli ambienti urbani d'Europa, America e Asia. Le nuove malattie causate da questi patogeni hanno ridotto drasticamente le popolazioni di alcune delle specie arboree più importanti dal punto di vista ecologico e economico, includendo specie da legno o da frutto e specie per uso ornamentale. Ad esempio, il cancro del castagno dovuto a Cryphonectria parasitica, un fungo originario dell'Asia orientale che è stato introdotto dal Giappone in Nord America e da qui in Europa alla fine del XIX secolo, in 50 anni ha praticamente distrutto il castagno americano nel suo areale naturale. Il patogeno non attacca le radici, cosicché la pianta è in grado di ricacciare dei rami epicormici al disotto della zona infetta, ma questi nuovi getti vengono disseccati prima che possano raggiungere la maturità sessuale, impedendo la riproduzione. La conseguenza è una riduzione nella generazione di variabilità genetica e nella capacità di adattamento, e un aumento del rischio di estinzione della specie. In Europa l'epidemia è stata mitigata dalla diffusione naturale, e soprattutto artificiale, di virus endosimbionti che hanno sensibilmente ridotto la patogenicità del fungo, tuttavia, quando il virus non era stato ancora individuato e l'epidemia dilagava, molte popolazioni montane che sopravvivevano grazie ad un'economia legata alla coltivazione del castagno, hanno dovuto emigrare verso le città, incrementando l'urbanizzazione e l'abbandono della montagna (ADUA, 1998).

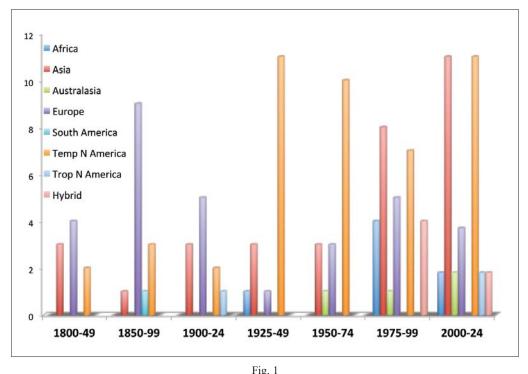
I pini a cinque aghi sono stati distrutti in Asia e Nord America e la loro coltivazione, segnatamente del pino strobo, si è ridotta in Europa a causa della diffusione della ruggine vescicolosa, una malattia dovuta al basidiomicete *Cronartium ribicola* originario della Siberia che si è diffuso in conseguenza all'uso di conifere esotiche a rapido accrescimento per la produzione di alcuni assortimenti legnosi.

Un altro caso esemplare è quello dell'olmo che durante il secolo scorso ha subito due epidemie di grafiosi, una malattia dovuta ad alcuni funghi del genere *Ophiostoma* (*O. ulmi* e *O. novo-ulmi*), probabilmente originari dell'estremo oriente e veicolati, nelle zone di introduzione, da specie diverse di insetti scolitidi, che, nel migliore dei casi, ha ridotto una pianta maestosa al rango di cespuglio in tutta Europa, Nord America e Asia occidentale (MITTEMPERGHER, 1989). Ugualmente devastante per le popolazioni naturali e per le alberature ornamentali di platano, e in relazione con vettori animali, è l'epidemia di *Ceratocystis platani*, che miete vittime in Europa meridionale (SANTINI & CAPRETTI, 2000; TSOPELAS & SOULIOTI, 2014). Più

recentemente l'introduzione di *Hymenoschyphus* fraxineus dall'Asia orientale ha portato ad una diffusa moria del frassino (Fraxinus excelsior L.) in tutto il Nord Europa. In Italia il fungo è rimasto confinato alla fascia subalpina per alcuni anni (OGRIS et al., 2010), ma recentemente è stato segnalato sugli Appennini settentrionali (LUCHI et al., 2015), ponendo il rischio concreto di una ulteriore espansione della malattia verso le zone più meridionali dell'areale naturale del frassino maggiore che si estende fino alla Sicilia con la sottospecie Fraxinus excelsior subp siciliensis Ilardi & Raimondo (GIARDINA et al., 2007).

FISHER et al. (2012) hanno osservato che negli ultimi anni i funghi hanno assunto un'importanza crescente come patogeni di animali e di piante. In particolare i casi di malattie vegetali causate da funghi sono aumentati di 13 volte negli ultimi 10 anni di osservazione. Questa tendenza è confermata anche dall'incremento esponenziale di naturalizzazioni di patogeni forestali invasivi in Europa nell'ultimo trentennio (Santini et al., 2013). Tuttavia questa tendenza non si riscontra negli Stati Uniti (Aukema et al., 2010), dove non si osservano tendenze di alcun tipo per quanto riguarda i patogeni. Questi risultati contrastanti ottenuti sulle opposte sponde dell'Atlantico possono essere dovuti a fattori storici, culturali e politici che distinguono sostanzialmente gli Stati Uniti dall'Unione Europea nella sua interezza o come singoli Stati. Se fino al diciannovesimo secolo il flusso di esportazioni di materiale vegetale e di prodotti industriali (ma anche di popolazioni umane, MAGLEN, 2012), muoveva dall'Europa verso il nord America, dai dati più recenti sulle naturalizzazioni di nuovi patogeni riportati in Fig. 1 si evince che il maggior numero di patogeni invasivi proviene dal Nord America a partire dal primo dopoguerra, quando l'Europa divenne il mercato principale per la vendita dei prodotti degli Stati Uniti, dove il processo di industrializzazione era molto più avanzato.

Con l'inizio del ventesimo secolo, a dimostrazione di una nuova consapevolezza della necessità di impedire ingressi indesiderati di organismi potenzialmente dannosi con il trasporto delle merci, furono emanate norme come il "Quarantine Act" che negli Stati Uniti vige dal 1912 (WATERWORTH & WHITE, 1982), mentre in Europa tuttora non esiste niente di simile. Un'altra differenza significativa tra le due legislazioni riguarda l'importazione di suolo, che è interdetta negli Stati Uniti in ogni forma (così come in Canada, Australia e Nuova Zelanda), mentre in Europa, se da una parte si proibisce l'importazione di suolo come tale, dall'altra si ammette l'importazione di piante in vaso con il loro pane di terra qualora siano certificate prive di agenti nocivi e non mostrino segni o sintomi di infezione (Annex IV in EU 2000). Tuttavia la presenza di suolo rende difficile diagnosticare infezioni allo stadio iniziale



Cambiamenti temporali nell'origine dei patogeni forestali naturalizzati in Europa (il numero di nuove naturalizzazioni nel periodo 2014-24 è stato calcolato mantenendo il tasso medio annuo di nuove specie registrato dal 2000 al 2014).

e inoltre permette il trasporto di forme di resistenza di microorganismi patogeni latenti nel suolo, che possono svilupparsi e dar luogo ad infezioni una volta che siano arrivati a contatto con un ospite suscettibile. MIGLIORINI et al. (2015) hanno dimostrato che molte piante in vaso commerciate diffusamente possono essere infette da numerose specie di Phytopthora pur avendo radici e foglie totalmente asintomatiche e, anche quando non siano infette, possono ospitare specie di Phytopthora nel suolo. Infatti, uno dei maggiori problemi che si incontrano quando si cerca di impedire l'introduzione di nuovi patogeni fungini è proprio nella loro natura criptica per definizione come nella generalità dei microorganismi. Inoltre la difficoltà di riconoscere le specie vanifica gli sforzi di controllarne la presenza, definirne l'origine e determinarne i possibili ospiti. Il problema si amplifica ulteriormente quando si incontrano patogeni che hanno una lunga fase di latenza, durante la quale le piante infette non mostrano alcun sintomo (SAKALIDIS et al., 2013). Inoltre, esiste la possibilità che un patogeno possa essere introdotto senza che dia luogo a malattie finché non si verifichi una seconda condizione, che ne promuova l'aggressività o ne faciliti l'invasione, come l'introduzione di un vettore efficiente o l'instaurazione di una nuova associazione con un vettore indigeno. Ad esempio, BATTISTI e collaboratori (1999) hanno descritto come l'antica associazione tra l'emittero Orsillus maculatus e il fungo Pestalotiopsis funerea, che consentiva all'insetto un più efficiente sfruttamento dei semi di cipresso, è stata scardinata dall'introduzione del Seiridium cardinale, un patogeno di origine nord americana che condivide la stessa nicchia di P. funerea ma è molto più aggressivo. Il S. cardinale ha soppiantato completamente la specie endemica nell'associazione con l'insetto e si è diffuso in maniera epidemica minacciando la sopravvivenza stessa del cipresso in alcune zone del Mediterraneo. Bursaphelenchus xylophilus, il nematode che causa l'avvizzimento del pino (PWN, Pine Wilt Disease) ed è conosciuto in molte parti del mondo, è stato segnalato per la prima volta in Europa nel 1999 (MOTA et al., 1999). Molti insetti diversi sono associati a B. xylophilus nella sua distribuzione globale. Sousa et al. (2001) hanno segnalato una nuova associazione di questo nematode con il cerambice indigeno Monochamus galloprovincialis in Portogallo Ouesta nuova associazione permette una diffusione a livello locale molto maggiore e più efficiente, anche se le possibilità di dispersione dipendono dai fattori che limitano il vettore (HARAN et al., 2015). Dendroctonus valens è uno scolitide corticicolo originario del nord America, considerato di secondaria importanza nelle zone di origine. Tuttavia, una volta introdotto in Cina negli anni '80 ha prodotto gravi danni e un alto tasso di mortalità nelle pinete, anche grazie alle associazioni che ha instaurato con diversi funghi del genere *Ophiostoma* sia indigeni che introdotti (LU *et al.*, 2009).

Leptoglossus occidentalis è una cimice dei pini che, introdotta dalle coste occidentali del Nord America in Europa alla fine del XX secolo, ha causato ingenti perdite nella produzione di seme di pino. Recentemente è stata segnalata l'associazione di questa cimice con l'ascomicete Diplodia sapinea, un patogeno diffuso a livello mondiale. L'associazione rende la diffusione del patogeno più efficiente ampliando la gamma di ospiti ad altre conifere altrimenti poco attaccate. Inoltre questa associazione permette, insieme al riscaldamento globale, la diffusione di questo patogeno in aree più settentrionali dell'Europa (LUCHI et al., 2012).

PIANTAGIONI FORESTALI

Un altro fattore che ha influito notevolmente sulla diffusione di patogeni invasivi e sull'emergenza di patogeni nativi considerati secondari, è stata la piantagione su larga scala di specie forestali per la produzione di legname. Queste piantagioni, costituite soprattutto da pini ed eucalipti, coprono aree piuttosto vaste (attualmente il 7% della superficie forestale mondiale), sono tipicamente monocolture costituite da uno solo o pochi cloni, spesso di specie esotiche, sottoposte a regimi di coltivazione intensiva. Tali piantagioni sono ecosistemi artificiali molto semplificati, paragonabili a colture agrarie, caratterizzati da variabilità genetica ridotta o assente su vaste estensioni e gestiti con una meccanizzazione particolarmente spinta. In queste condizioni l'introduzione di nuovi patogeni o la differenziazione di patogeni esistenti possono produrre danni molto gravi da un punto di vista economico (WINGFIELD et al., 2015). L'epidemia di Sudden larch death che sta flagellando le piantagioni di larice giapponese (Larix kaempferi) nel Regno Unito e in Irlanda è dovuta alla diffusione di Phytophthora ramorum, un patogeno di origine sconosciuta noto per aver causato una grave moria di querce sulla costa occidentale degli Stati Uniti (Brasier & Webber, 2010). Le piantagioni di eucalipto sono funestate da molti patogeni, tra i quali Teratosphaeria nubilosa, un patogeno di origine australiana di gravità limitata nella regione di indigenato, mostra un'aggressività particolarmente spiccata nelle regioni in cui l'ospite è stato introdotto (Hunter et al., 2009).

IBRIDAZIONE

La fine del secolo scorso e gli inizi dell'attuale sono stati caratterizzati dall'identificazione di un numero crescente di patogeni originati per ibridazione. Ancora una volta il commercio globale di piante è il più probabile indiziato per questo fenomeno. Infatti quando un patogeno si naturalizza in una nuova area, entra in contatto con i patogeni endemici, alcuni dei quali possono essere filogeneticamente vicini, soprattutto quando la specie aliena e quella indigena hanno in comune vettori e ospiti. L'ibridazione intraspecifica può avvenire fra specie, generalmente si tratta di una endemica e di una immigrata, che in precedenza erano rimaste geograficamente isolate (BRASIER, 2000) e non avevano sviluppato forme di incompatibilità. Numerosi fattori sia genetici che fisici influenzano la possibilità che un evento di ibridazione si verifichi e abbia successo. Fra questi la presenza di barriere genetiche alla fusione di cellule somatiche e/o di gameti, la probabilità di entrare in contatto nell'ambiente, nonché la fitness della progenie ibrida (Brasier, 1995; Brasier, 2000). Qualora queste condizioni siano soddisfatte, si ottiene una progenie ibrida, inizialmente molto variabile e instabile, che può presentare caratteristiche peculiari quali una gamma di ospiti allargata o, addirittura, ospiti completamente diversi rispetto alle specie parentali (Brasier, 2000). Casi di ibridazione sono stati descritti in Melampsora (SPIERS & HOPCROFT, 1994; Newcombe et al., 2000), Phytophthora (ÉRESK et al., 1995; MAN IN'T VELD et al., 1998; Brasier et al., 1999), Ophiostoma (Brasier et al., 1998) and Heterobasidion (GARBELOTTO et al., 1996; Korhonen & Stenlid, 1998; Gonthier et al., 2007).

CAMBIAMENTO CLIMATICO

Sempre secondo Anderson *et al.* (2004), il cambiamento climatico è la seconda maggiore causa di comparsa di nuove malattie. Chakraborty (2013) avanza l'ipotesi che il cambiamento climatico abbia impatto sul comportamento dei patogeni, come forza evolutiva che impone un adattamento accelerato, o, qualora questo non entri nelle possibilità del microrganismo, alla migrazione verso aree con un clima più adatto. Bebber *et al.* (2013) hanno dimostrato un generale movimento dei patogeni vegetali, e anche di alcune classi di artropodi, verso i poli, confermando l'ipotesi di Chakraborty. Ad esempio l'aumento delle temperature invernali ha permesso a *D. sapinea* di stabilirsi e di causare danni alle foreste di conifere del nord Europa

(Hanso & Drenkhan, 2009; Oliva et al., 2013). Phytophthora cinnamomi, uno dei patogeni più distruttivi che si conoscano in contesti forestali, è molto sensibile alle gelate (Bergot et al., 2014). Questo microorganismo probabilmente beneficerà dell'aumento delle temperature espandendo il proprio areale da uno a qualche centinaio di chilometri più a nord, andando a colonizzare popolazioni di specie ospite che, finora, erano sfuggite (Bergot et al., 2014).

Il cambiamento climatico, inoltre, è una causa di stress per le piante rendendole maggiormente predisposte agli attacchi dei patogeni. Al contrario i patogeni possono trarne vantaggio, ad esempio CORCOBADO *et al.* (2014) hanno dimostrato che la siccità, specialmente quando è alternata a periodi di inondazione, aumenta la mortalità dei semenzali di leccio in seguito agli attacchi di *P cinnamomi*.

CONCLUSIONI

Molte attività antropiche favoriscono l'insediamento di nuovi patogeni che danno luogo a malattie prima sconosciute. Tuttavia il commercio internazionale di piante, accompagnato da altri fattori che predispongono gli ecosistemi ad essere maggiormente proni alle infezioni, è la porta di ingresso principale per i patogeni vegetali. E' quindi necessario che l'Unione Europea emani delle normative più stringenti in questo settore, quali, ad esempio, la limitazione del commercio a piante a radice nuda, e finanzi la ricerca di metodi diagnostici che consentano l'individuazione rapida, tempestiva e certa dei patogeni. Queste azioni a protezione delle risorse naturali e della biodiversità negli Stati Membri dell'Unione dovrebbero essere intraprese senza indugio pur tutelando l'interesse dell'industria vivaistica e del commercio. Ogni giorno, infatti, arrivano alle nostre frontiere milioni di piante originarie degli ambienti più diversi, ognuna delle quali è un potenziale vettore di nuovi patogeni che potrebbero trovare in Europa l'ambiente adatto per affermarsi, fino a naturalizzarsi, moltiplicarsi e dar luogo a nuove epidemie con notevoli costi per l'ambiente e per l'economia.

RIASSUNTO

L'introduzione di nuovi patogeni forestali è in continua e costante crescita con conseguenti danni sia a livello ecosistemico, che economico. Questo aumento esponenziale deriva da diversi fattori fra i quali si distingue per importanza il commercio globale di piante vive, soprattutto per scopi ornamentali. Alcuni patogeni introdotti hanno portato, se non all'estinzione di alcune specie, ad una consistente riduzione della loro importanza e, di conseguenza, del loro utilizzo. Ad

esempio, la coltivazione del castagno, su cui era basata l'economia montana dell'Europa meridionale, ha subito una contrazione significativa durante il secondo dopoguerra a causa dell'introduzione di un patogeno fungino asiatico, agente di cancro corticale. Altri fattori possono influire sul successo o meno delle nuove introduzioni, ad esempio la formazione di nuove associazioni con vettori efficienti, oppure il cambio di gestione e di coltivazione dei consorzi forestali, così come un cambio della legislazione nazionale o internazionale inerente il commercio di piante. A quanto detto si aggiunge l'effetto del cambiamento climatico che, variando le condizioni ambientali, può avvantaggiare alcuni patogeni nei confronti di ospiti sempre più proni alle infezioni. L'Unione Europea ha un sistema fitosanitario aperto, questo significa che qualsiasi pianta la cui importazione non sia stata specificatamente disciplinata può essere introdotta. Inoltre è particolarmente carente nella prevenzione e nell'ispezione delle merci, ammettendo, ad esempio, l'importazione di piante in vaso. Vista la crescita costante del problema è necessario che la EU si doti di strumenti legislativi come dell'adozione di nuovi metodi diagnostici che permettano di tutelare gli ecosistemi europei dai danni causati da nuove infezioni e al tempo stesso non danneggino il vivaismo che è una delle principali industrie continentali.

BIBLIOGRAFIA

- ADUA M., 1998 The sweet chestnut throughout history from the miocene to the third millennium. Proceeding of the Second International Symposium on chestnut Sec. Int. Symp. on Chestnut, Bordeaux (FR). Acta Hort., 494: 29-36.
- Anderson P.K., Cunningham A.A., Patel N.G., Morales F.J., Epstein P.R., Daszak P., 2014 Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. Trends in Ecology and Evolution, 19: 535-44. doi: 10.1016/j.tree.2004. 07.021
- AUKEMA J.E., MCCULLOUGH D.G., VON HOLLE B., LIEBHOLD A.M., BRITTON K., FRANKEL S.J., 2010 Historical Accumulation of Nonindigenous Forest Pests in the Continental United States. BioScience, December 60: 886-897.
- BATTISTI A., ROQUES A., COLOMBARI F., FRIGIMELICA G., GUIDO M., 1999 Efficient Transmission of an Introduced Pathogen Via an Ancient Insect-Fungus Association. Naturwissenschaften, 86: 479–483.
- Bebber D.P., Ramotowski M.A.T., Gurr S.J., 2013 *Crop pests and pathogens move polewards in a warming world.* Nature Climate Change, 3: 985–988.
- BERGOT M., CLOPPET E., PERARNAUD V., DEQUE M., MARCAIS B., DESPREZ-LOUSTAU M-L., 2004 Simulation of potential range expansion of oak disease caused by Phytophthora cinnamomi under climate change. Global Change Biology, 10: 1539-52.
- Bernardinelli I., Rovato M., Zandigiacomo P., 2006 *Life history and laboratory rearing of* Leptoglossus occidentalis. In: Forster B, Knizek M, Grodzki WE (eds), Proceedings IUFRO working party 7.03.10 methodology of forest insect and disease survey in central Europe, Gmunden, pp. 225.
- Brasier C., Webber J., 2010 Sudden larch death. Nature, 466: 824-825.
- Brasier C M., 1995 Episodic selection as a force in fungal microevolution with special reference to clonal speciation and hybrid introgression. Canadian Journal of Botany, 73: 1213-1221.

- Brasier C.M., Cooke D.E.L., Duncan J.M., 1999 Origin of a new Phytophthora pathogen through interspecific hybridization. Proc. Natl Acad. Sci. USA, 96: 5878-5883
- Brasier C.M., Kirk S.A., Pipe N.D., Buck K.W., 1998 Rare interspecific hybrids in natural populations of the Dutch elm disease pathogens Ophiostoma ulmi and O. novo-ulmi. Mycol. Res., 102: 45–57.
- Brasier C.M., 2000 The rise of hybrid fungi. Nature, 405: 134-135.
- CHAKRABORTY S., 2013 Migrate or evolve options for plant pathogens under climate change. Global Change Biology, 19: 1985–2000.
- CORCOBADO T., CUBERA E., JUAREZ E., MORENO G., SOLLA A., 2014 Drought events determine performance of Quercus ilex seedlings and increase their susceptibility to Phytophthora cinnamomi. Agricultural and Forest Meteorology, 192: 1-8.
- DEATON A., 2004 *Health in an Age of Globalization* (Working paper No. 10669). National Bureau of Economic Research.
- ÉRSEK T., ENGLISH J. T., SCHOELZ J. E., 1995 Creation of species hybrids of Phytophthora with modified host ranges by zoospore fusion. Phytopathology, 85: 1343-1347.
- ESCHEN R., ROQUES A., SANTINI A., 2015 Taxonomic dissimilarity in patterns of interception and establishment of alien arthropods, nematodes and pathogens affecting woody plants in Europe. Divers Distrib., 21: 36-45.
- FISHER M.C., HENK D.A., BRIGGS C.J., BROWNSTEIN J.S., MADOFF L.C., MCCRAW S.L., GURR S.J., 2012 *Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health.* Nature, 484: 186-194.
- GARBELOTTO M., RATCLIFF A., BRUNS T. D., COBB F. W., OTROSINA W. J., 1996 Use of taxon-specific competitive-priming PCR to study host specificity, hybridization, and intergroup gene flow in intersterility groups of Heterobasidion annosum. Phytopathology, 86: 543-551.
- GIARDINA G., RAIMONDO F.M., SPADARO V., 2007 A catalogue of plants growing in Sicily. Bocconea, 20: 5-582.
- GONTHIER P., NICOLOTTI G., LINZER R., GUGLIELMO F., GARBELOTTO M., 2007 Invasion of European pine stands by a North American forest pathogen and its hybridization with a native interfertile taxon. Molecular Ecology, 16: 1389-1400.
- GROSS A., HOLDENRIEDER O., PAUTASSO M., QUELOZ V., SIEBER T.N., 2014 Hymenoscyphus pseudoalbidus, *the causal agent of European ash dieback*. Molecular Plant Pathology, 15: 5-21.
- Hanso M., Drenkhan R., 2009 Diplodia pinea is a new pathogen on Austrian pine (Pinus nigra) in Estonia. Plant Pathology, 58: 797.
- HARAN J., ROQUES A., BERNARD A., ROBINET C., ROUX G., 2015 *Altitudinal Barrier to the Spread of an Invasive Species: Could the Pyrenean Chain Slow.* PLoS ONE, 10(7): e0134126. doi:10.1371/journal.pone.0134126.
- HULME P.E., 2009 *Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization.* Journal of Applied Ecology, 46: 10-18.
- Hunter G.C., Crous P.W., Carnegie A.J., Wingfield M.J., 2009 Teratosphaeria nubilosa, a serious leaf disease pathogen of Eucalyptus spp. in native and introduced areas. Mol. Plant Pathol., 10: 1-14.
- Kenis M., Auger-Rozenberg M-A., Roques A., Timms L., Péré C., Cock M.J.W., Settele J., Augustin S., Lopez-Vaamonde C., 2009 *Ecological effects of invasive alien insects.* Biol Invasions, 11: 21-45.

- KORHONEN K. STENLID J. 1998 Heterobasidion annosum: Biology, Ecology, Impact and Control (eds Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R. & Huittermann, A.) 43-70 (CAB International, Wallingford).
- LEDERBERG J., et al., (EDS) 1992 Emerging Infections: Microbial Threats to Health in the United States. Institute of Medicine, National Academy Press.
- LIEBHOLD A.M., BROCKERHOFF E. G., GARRETT L.J, PARKE J.L., BRITTON K.O, 2012 Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US. Front Ecol. Environ., 10: 135-143.
- Lu M., Zou X.D., De Beer, Z.W., Wingfield, M.J., Sun, J.-H., 2009 *Ophiostomatoid fungi associated with the invasive pine-infesting bark beetle*, Dendroctonus valens, *in China*. Fungal Diversity, 38: 133-145.
- Luchi N., Ghelardini L., Santini A., Migliorini D., Capretti P., 2015 *First record d of ash dieback caused by* Hymenoscyphus fraxineus *on* Fraxinus excelsior *in the Apennines (Tuscany, Italy).* Plant Dis., DOI: 10.1094/PDIS-09-15-0975-PDN
- Luchi N., Mancini V., Feducci M., Santini A., Capretti P., 2012 Leptoglossus occidentalis *and* Diplodia pinea: *a new insect-fungus association in Mediterranean forests.* For. Pathol., 42: 246-251.
- MAGLEN K., 2002 'The first line of defence': British quarantine and the port sanitary authorities in the nineteenth century. Social history of medicine, 15(3): 413-428.
- MAN IN 'T VELD W.A., VEENBAAS-RIJKS W.J., ILIEVA E., DE COCK A.W.A.M., BONANTS P.J.M., PIETERS R., 1998 Natural hybrids of Phytophthora nicotianae and P. cactorum demonstrated by isozyme analysis and random amplified polymorphic DNA. Phytopathology, 88:922-929.
- MIGLIORINI D., GHELARDINI L., TONDINI E., LUCHI N., SANTINI A., 2015 The potential of symptomless potted plants for carrying invasive soil-borne plant pathogens. Diversity and Distribution, DOI: 10.1111/ddi.12347
- MITTEMPERGHER L., 1989 Il declino dell'olmo: da latifoglia nobile a cespuglio. Annali Accademia Italiana Scienze Forestali, 38: 585-609.
- MORSE S.S., 2004 Factors and determinants of disease emergence. Rev. sci. tech. Off. int. Epiz., 23: 443-451.
- Mota M., Braasch H., Bravo A., Penas A.C., Burgermeister W., Metge K., Sousa E., 1999 First report of Bursaphelenchus xylophilus in Portugal and in Europe. Nematology, 1: 727-734.
- Newcombe G., Stirling B., McDonald S., Bradshaw H.D. Jr., 2000 Melampsora × columbiana, *a natural hybrid of* M. medusae and M. occidentalis. Mycol. Res., 104: 261-274.

- Ogris N., Hauptman T., Jurc D., Floreancig V., Marsich F., Montecchio L., 2010 *First report of* Chalara fraxinea *on common ash in Italy.* Plant Dis., 94: 133.
- OLIVA J., BOBERG J., STENLID J., 2013 First report of Sphaeropsis sapinea on Scots pine (Pinus sylvestris) and Austrian pine (Pinus nigra) in Sweden. New disease Reports, 27: 23
- SAKALIDIS M.L., SLIPPERS B., WINGFIELD B.D., HARDY G.E.St. J., Burgess T.I., 2013 The challenge of understanding the origin, pathways and extent of fungal invasions: global populations of the Neofusicoccum parvum—N. ribis species complex. Diversity and Distributions, 1-11.
- Santini A., Ghelardini L., De Pace C., Desprez-Loustau M.L., Capretti P., Chandelier A., Cech T., Chira D., Diamandis S., Gaitniekis T. et al., 2013 Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. New Phytologist, 197: 238-250
- Santini A., Capretti P., 2000 Analysis of the Italian population of Ceratocystis fimbriata f. sp. platani using RAPD and minisatellite markers. Plant pathology, 49(4): 461-467.
- Sousa E., Bravo M.A., Pires J., Naves P., Penas A.C., Bonifacio L., Mota M.M., 2001 Bursaphelenchus xylophilus (Nematoda; Aphelenchoididae) associated with Monochamus galloprovincialis (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal. Nematology, 3: 89-91.
- Spiers A.G., Hopcroft D.H., 1994 Comparative studies of the poplar rusts Melampsora medusae, M. larici-populina and their interspecific hybrid M. medusae-populina. Mycol. Res., 98: 889-903.
- TSOPELAS P., SOULIOTI N., 2014 Invasion of the fungus Ceratocystis platani in Epirus: A potential threat of an environmental disaster in the natural ecosystems of plane trees. Abstract of a paper presented at the 15th Hellenic Phytopathological Congress (Corfu, GR, 2010–10-05/10). Phytopathologia Mediterranea, 53: 340-376.
- WATERWORTH H. E., WHITE G. A., 1982 *Plant introductions and quarantine: the need for both.* Plant Disease, 66(1): 87-90.
- WINGFIELD M., BROCKERHOFF E.G., WINGFIELD, B. D., SLIPPERS B., 2015 Planted forest health: The need for a global strategy. Science, 349: 832-836.
- Xu H., Ding H., Li M., Qiang S, Guo J., Han Z., Huang Z., Sun H., He S., Wu H., Wan F., 2006 *The distribution and economic losses of alien species invasion to China*. Biological Invasions, 8: 1495-1500.