

L'histoire d'un chancre menaçant d'exterminer le noyer cendré

Danny Rioux, Philippe Tanguay, Kishan Sambaraju, Nicolas Nadeau-Thibodeau and Pierre DesRochers

Volume 143, Number 2, Summer 2019

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/1060054ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/1060054ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

La Société Provancher d'histoire naturelle du Canada

ISSN

0028-0798 (print)

1929-3208 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Rioux, D., Tanguay, P., Sambaraju, K., Nadeau-Thibodeau, N. & DesRochers, P. (2019). L'histoire d'un chancre menaçant d'exterminer le noyer cendré. *Le Naturaliste canadien*, 143(2), 39–48. <https://doi.org/10.7202/1060054ar>

Article abstract

Butternut (*Juglans cinerea*) has been considered endangered in Canada since 2005; its precarious status is primarily due to a canker caused by *Ophiognomonia clavignenti-juglandacearum*. This disease, apparently introduced into North America, was first reported in Wisconsin in 1967. The first record in Canada was from the province of Québec in 1990. The main symptoms are crown dieback and, very often, cankers on the trunk that almost always end up killing trees of all ages. This review describes some of the work that we have done to provide a better understanding of the disease. Particular emphasis is placed on our research to identify, propagate and test specimens that were putatively resistant to canker, as well as the assays conducted to improve their vigour through release treatments. For example, we were able to show that following artificial inoculation under greenhouse conditions, certain butternut trees displayed some resistance to canker, and that they defended themselves through compartmentalization of the tissues invaded by the pathogen. These potentially resistant individuals offer a unique source of material to restore the species to certain sites.

L'histoire d'un chancre menaçant d'exterminer le noyer cendré

Danny Rioux, Philippe Tanguay, Kishan Sambaraju,
Nicolas Nadeau-Thibodeau et Pierre DesRochers

Résumé

Le noyer cendré (*Juglans cinerea*) est considéré depuis 2005 en voie de disparition au Canada; un chancre, causé par le champignon *Ophiognomonia clavigignenti-juglandacearum*, est la principale cause du statut précaire de l'espèce. Cette maladie, qui semble avoir été introduite en Amérique du Nord, a été initialement rapportée en 1967 au Wisconsin. Au Canada, c'est au Québec qu'on l'observe en premier en 1990. Les symptômes se présentent sous forme de mort en cime et, très souvent, de chancres au tronc qui finissent presque toujours par tuer les arbres de tous âges. Nous décrivons entre autres certains de nos travaux qui recherchaient une meilleure compréhension de cette maladie, mais surtout qui visaient à repérer des arbres potentiellement résistants au chancre, à les multiplier et à évaluer leur résistance, et finalement à les protéger en stimulant leur vigueur par des travaux de dégagement. Nous avons pu montrer, par exemple, qu'à la suite d'inoculations artificielles en serre, quelques noyers cendrés montraient une certaine résistance au chancre, et qu'ils se défendaient en compartimentant les tissus envahis par l'agent pathogène. Ces individus potentiellement résistants constitueraient ainsi une source unique de matériel pour rétablir l'espèce sur certains sites.

MOTS CLÉS: aire de répartition, épidémiologie, mécanismes de défense, protection, rétablissement

Abstract

Butternut (*Juglans cinerea*) has been considered endangered in Canada since 2005; its precarious status is primarily due to a canker caused by *Ophiognomonia clavigignenti-juglandacearum*. This disease, apparently introduced into North America, was first reported in Wisconsin in 1967. The first record in Canada was from the province of Québec in 1990. The main symptoms are crown dieback and, very often, cankers on the trunk that almost always end up killing trees of all ages. This review describes some of the work that we have done to provide a better understanding of the disease. Particular emphasis is placed on our research to identify, propagate and test specimens that were putatively resistant to canker, as well as the assays conducted to improve their vigour through release treatments. For example, we were able to show that following artificial inoculation under greenhouse conditions, certain butternut trees displayed some resistance to canker, and that they defended themselves through compartmentalization of the tissues invaded by the pathogen. These potentially resistant individuals offer a unique source of material to restore the species to certain sites.

KEYWORDS: defense mechanisms, distribution, epidemiology, protection, recovery

Introduction

Quoi de plus frustrant que de voir un arbre qui nous est cher dépérir et de se faire dire qu'il n'y a aucun moyen de remédier efficacement à la situation? C'est pourtant ce que vivent régulièrement des citoyens ou des propriétaires forestiers lorsque leurs arbres sont confrontés à des ravageurs, comme certains agents pathogènes virulents. Heureusement, ces derniers sont l'exception plutôt que la règle, car la majorité des plantes ont développé des stratégies efficaces pour résister à la plupart des agents pathogènes qui les entourent. Toutefois, la situation peut devenir catastrophique lorsque ces indésirables sont des microorganismes récemment introduits, comme l'explique une synthèse récente sur la santé de nos forêts (Sambaraju et collab., 2016). Soudainement, l'arbre se voit alors confronté à un ennemi possédant un arsenal d'attaque tout à fait inconnu et impossible à contrer. Dans certains cas, c'est l'espèce tout entière qui est menacée de disparaître.

Chez les arbres, parmi les maladies les plus connues qui sont causées par des agents pathogènes exotiques, on

peut certainement citer la brûlure du châtaignier et la maladie hollandaise de l'orme. La première est causée par le champignon *Cryphonectria parasitica*, originaire d'Asie, qui a été introduit dans l'est des États-Unis au début du 20^e siècle. Cet agent pathogène a décimé les populations de châtaignier d'Amérique (*Castanea dentata*) dans toute son aire de répartition, à un point tel que cette essence, alors dominante

Les trois premiers auteurs sont chercheurs scientifiques en pathologie forestière au Centre de foresterie des Laurentides (Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada, Québec, Québec, Canada G1V4C7). Le 4^e auteur était étudiant à la maîtrise à l'Université Laval au moment des travaux décrits dans cette synthèse et est maintenant employé de la ville de Montréal, à la Division des parcs et de l'horticulture. Le dernier auteur était chef de projet en santé des forêts et est maintenant retraité à titre de scientifique émérite.

danny.rioux@canada.ca

dans bien des peuplements de feuillus et ayant une importance économique considérable, est maintenant considérée en voie de disparition. On ne voit plus en nature que quelques rares individus matures malades, ainsi que des rejets de souche qui souvent ne font que vivoter (voir par exemple Anagnostakis, 1987). Les ormes, y compris le magnifique orme d'Amérique (*Ulmus americana*), ne sont pas menacés d'extinction même si, selon certaines sources (Paoletti et collab., 2006), on estime que les agents pathogènes *Ophiostoma ulmi* et *O. novo-ulmi*, responsables respectivement de la première (~ 1915-1945) et de la seconde (~ 1945 à nos jours) épidémie du 20^e siècle, ont provoqué la mort de plus d'un milliard d'ormes en Europe et en Amérique du Nord. La capacité de l'orme à produire presque chaque année de nombreuses graines (Holmes, 1976) ainsi que la mise en place de programmes de lutte efficaces expliquent en grande partie pourquoi l'on trouve toujours plusieurs individus sains en nature ainsi qu'en milieu urbain.

Le chancre du noyer cendré (CNC) n'a pas atteint une aussi grande notoriété que ces deux maladies, sans doute parce que le CNC a été introduit plus récemment, mais surtout parce que le noyer cendré est moins abondant que l'orme et le châtaignier l'étaient à leur apogée. De plus, comme la noix comestible est petite et difficile à extraire, le noyer cendré a une importance commerciale moindre que les deux autres essences. Cette synthèse présente l'essence et l'histoire de cette maladie qui fait en sorte que le noyer cendré est maintenant en voie de disparition au Canada. Nous y décrivons également les résultats de projets de recherche que nous avons menés récemment afin d'enrayer la progression de la maladie et de rétablir le noyer cendré sur des sites où il a pratiquement disparu.

Le noyer cendré (*Juglans cinerea*)

Les noyers (genre *Juglans*) font partie de la famille des Juglandacées, qui compte un seul autre genre d'importance dans nos forêts, soit les caryers (genre *Carya*). Parmi la vingtaine d'espèces de noyers qui existent dans le monde, 6 sont originaires d'Amérique du Nord (Harlow et collab., 1979), mais seuls le noyer cendré et le noyer noir (*J. nigra*) sont considérés indigènes au Canada (Farrar, 2017).

Le noyer cendré pousse dans les forêts de l'est et du centre de l'Amérique du Nord, isolé ou en petits bosquets parmi d'autres feuillus tels l'érable à sucre (*Acer saccharum*) et le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*), au nord de son aire de répartition. Le noyer cendré s'accommode de différentes stations, mais il préfère les sols fertiles et bien drainés, fréquents sur des pentes douces ou des ravins peu profonds (Farrar, 2017). Comme le montre la figure 1, sa répartition s'étend, en gros, du sud du Nouveau-Brunswick, à l'est, au nord de la Géorgie au sud-ouest, avec quelques incursions en Alabama et au Mississippi, de l'Arkansas au Minnesota (Rink, 1990). Au nord, cette essence est aussi présente dans le sud de l'Ontario et du Québec. Comme tous les noyers, le noyer cendré ne tolère pas l'ombre (Rink, 1990) et a une espérance de vie d'environ 75 ans. Il est de taille moyenne à maturité,

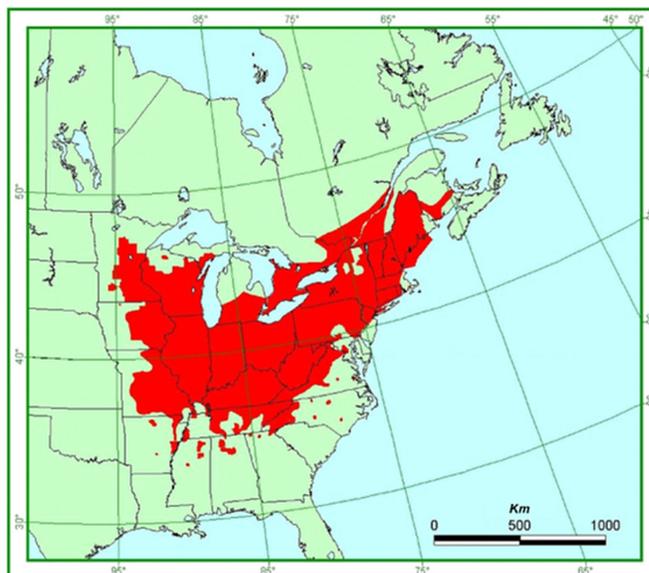


Figure 1. Aire de répartition du noyer cendré en Amérique du Nord (adaptée de Rink [1990] et Farrar [1995] par Environnement Canada).

avec une hauteur variant de 12 à 18 m (maximum : 34 m) et un diamètre à hauteur de poitrine oscillant entre 30 et 60 cm (maximum : 1,5 m) (Harlow et collab., 1979).

Bien qu'ayant généralement une répartition clairsemée en nature, il n'en demeure pas moins que le noyer cendré a une valeur économique et écologique indéniable. L'arbre commence à produire ses noix vers 20 ans (Rink, 1990). Celles-ci sont constituées d'une enveloppe charnue externe appelée brou et d'une amande (graine) enfermée dans une coque ligneuse marquée de crêtes rugueuses et irrégulières (Farrar, 2017). Les amandes sont comestibles et légèrement sucrées, douces et huileuses (Woeste et Pijut, 2009), avec un goût rappelant d'ailleurs vaguement celui du beurre, d'où son nom anglais le plus usité de *butternut*. Certains cultivars, obtenus surtout en Nouvelle-Angleterre, produisent des noix plus faciles à craquer que celles trouvées en nature (McDaniel, 1979). Les noix sont une source de nourriture non négligeable pour la faune, notamment pour de nombreux rongeurs comme l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) (Davison, 1964). Le bois du noyer cendré est maintenant rare sur le marché, en grande partie à cause du CNC. L'aubier, le bois vivant conduisant la sève, est clair, alors que le bois de cœur mort est beige, parfois avec des nuances rosées ou des stries brunes (Forest Products Laboratory, 2010). Il est notamment utilisé en ébénisterie, pour le placage et les boiseries intérieures. Comme le bois est tendre, il est facile à usiner et se sculpte bien (Forest Products Laboratory, 2010; Woeste et Pijut, 2009). Une fois teint, il ressemble avantageusement à celui fort recherché du noyer noir, bien que ses propriétés mécaniques soient un peu moins bonnes que celles de cette dernière essence (Forest Products Laboratory, 2010).

Premières mentions du chancre du noyer cendré (CNC)

Au début du 20^e siècle, aux États-Unis, de nombreux noyers cendrés sont tombés malades, et plusieurs ont même succombé. On a initialement attribué ces dommages au champignon *Melanconis juglandis* (Graves, 1923), maintenant renommé *Juglanconis oblonga* (Voglmayr et collab., 2017), qui colonise souvent les portions moribondes de l'arbre (Nicholls, 1979). On sait maintenant que ce champignon infecte surtout des arbres affaiblis pour diverses raisons, et qu'il s'attaque de préférence à leurs rameaux ou à l'écorce de leurs branches ou de leur tronc, sans jamais induire la formation de chancres (Ostry, 1997).

Même si l'on croit maintenant que plusieurs des arbres supposément attaqués par *M. juglandis* était en fait infectés par le CNC, ce dernier n'a été signalé pour la première fois avec certitude aux États-Unis qu'en 1967, au Wisconsin (Renlund, 1971). Les premières observations du CNC au Canada ont eu lieu au Québec en 1990 (Innes et Rainville, 1996). La maladie allait être rapportée par la suite en Ontario en 1991 (Davis et collab., 1992) et au Nouveau-Brunswick en 1997 (Harrison et collab., 1998). Bien que la première mention officielle du CNC date de 1967, les nombreux arbres mourants ou même déjà morts, couverts de chancres au tronc, qui ont alors été observés, suggèrent que la maladie y était présente depuis plusieurs années (Kuntz et collab., 1979). Une étude, s'étant entre autres attardée à déterminer l'âge des chancres en étudiant les anneaux de croissance, montrait d'ailleurs que la maladie était présente au Wisconsin au début des années 1960 (Nicholls, 1979). Cette même étude rapporte 42 chancres en moyenne sur les arbres infectés, et qu'un de ceux-ci était même affligé de 109 chancres au tronc.

Cette maladie, qui n'avait pas été rapportée ailleurs qu'en Amérique du Nord, allait par la suite se répandre rapidement. Une étude américaine publiée en 1978 révélait déjà qu'elle avait fait des dommages dans la majorité des États où des enquêtes avaient été menées pour la localiser, au point qu'en Caroline du Nord et du Sud, le noyer cendré était déjà considéré en voie de disparition (Anderson et LaMadeleine, 1978). Depuis plusieurs années, on considère que le chancre est présent dans toute l'aire de répartition du noyer cendré, y compris dans les 3 provinces canadiennes où le noyer cendré est indigène (Ostry et Woeste, 2004). Comme le CNC peut tuer les arbres de tous âges (Ostry, 1997), et bien que les arbres plus âgés résistent plus longtemps à l'infection que les jeunes individus, il n'est pas surprenant de constater que le noyer cendré est maintenant rare partout où la maladie sévit. Par exemple, au Wisconsin en 1982, on rapportait que 56 % des 2882 arbres examinés étaient malades et que 8,7 % de ceux-ci étaient déjà morts (Prey et Kuntz, 1982). Dans le même État, on mentionnait que des quelque 1400 noyers cendrés étudiés en 1992, 92 % étaient chancrés et 27 % avaient succombé (Cummings-Carlson et Guthmiller, 1993). Cette dernière étude révélait aussi que la reproduction du noyer cendré était en péril, car 65 % des rejets de souche et 75 % des plants étudiés étaient porteurs de chancres. Un inventaire de

l'état de santé des noyers cendrés sur 20 sites de compétence fédérale au Québec a été réalisé de 2006 à 2008 (DesRochers et collab., 2011). Ses résultats concordent avec ceux des études américaines antérieures : des 667 noyers cendrés étudiés, seulement 21 % étaient en santé, 43 % semblaient relativement en santé, mais présentaient quelques chancres au tronc, 27 % étaient malades et semblaient condamnés, 7 % étaient moribonds et 2 % étaient morts. Soixante-cinq pour cent des individus sur ces sites portaient des chancres au tronc.

Additionnés au dépérissement des sujets existants, des facteurs limitant la reproduction contribuent à la disparition de l'espèce dans son aire de répartition. Pour qu'il y ait fécondation et production de semences, un synchronisme entre la libération du pollen et la réceptivité des fleurs femelles est nécessaire. Comme ce synchronisme est peu fréquent chez un même individu, l'autofécondation est rarement observée (Rink, 1990). En conséquence, le succès de la reproduction diminue, car il repose sur la proximité géographique de plusieurs noyers cendrés sains. Cette nécessité d'avoir au moins 2 individus en santé assez près l'un de l'autre diminue les chances de reproduction du noyer cendré. Au Canada, à la suite d'une recommandation du Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (Nielsen et collab., 2003), et dans le cadre de la *Loi sur les espèces en péril*, le noyer cendré a officiellement reçu en 2005 le statut peu enviable d'espèce en voie de disparition (Gazette du Canada, 2005), principalement en raison de l'action du CNC. Aux États-Unis, le noyer cendré n'est pas officiellement protégé selon les termes de l'*Endangered Species Act* (ESA) (Woeste et collab., 2009). Même si le noyer cendré y a le statut d'espèce préoccupante, on considère que l'information colligée jusqu'ici est encore insuffisante pour l'inclure sur la liste des espèces protégées de l'ESA.

L'agent pathogène

C'est en 1979 que les caractéristiques morphologiques du champignon pathogène causant le CNC sont décrites la première fois et celui-ci allait prendre le nom de *Sirococcus clavignenti-juglandacearum* (Nair et collab., 1979). Comme le stade sexué de ce champignon n'a pas encore été observé, ce sont les structures anamorphiques qui y sont décrites, notamment les pycnides à l'intérieur desquelles se forment les spores asexuées. Ces spores, aussi appelées conidies, assurent la reproduction de l'agent pathogène et la propagation de la maladie. En pathologie végétale, on associe les signes d'une maladie à la présence visible de l'agent pathogène; en revanche, les symptômes (p. ex. : flétrissement, nécroses) sont des altérations observables de l'hôte par rapport à son état normal (Agrios, 2005). Le signe le plus typique et fiable de la présence du CNC est l'apparition d'agrégats d'hyphes en forme de petites colonnes, qui peuvent atteindre une hauteur variant de 1,5 à 1,9 mm (Sinclair et Lyon, 2005). Ces colonnes se forment souvent sur de petites branches à partir d'autres hyphes indifférenciés, appelés stroma. À l'occasion, elles peuvent soulever ou percer la fine écorce moribonde des rameaux. Les pycnides, tout juste visibles à l'œil nu avec un

diamètre variant de 200 à 490 µm, se forment sur le stroma ou sur les colonnes d'hyphes. Une étude de la filiation génétique, basée sur l'analyse de 5 gènes, a conduit Broders et Boland (2011) à renommer ce champignon pathogène *Ophiognomonia clavignenti-juglandacearum* (*Oc-j*). Ces chercheurs, comme de précédents taxonomistes (Sogonov et collab., 2008), soupçonnaient une erreur de classification puisque toutes les autres espèces de *Sirococcus* décrites n'attaquent que les conifères. L'étude de Broders et Boland a donc permis de repositionner l'agent pathogène responsable du CNC parmi les espèces d'*Ophiognomonia* évolutivement plus apparentées, et qui ont toutes des angiospermes comme plantes hôtes.

Les hôtes naturels et expérimentaux (après inoculation artificielle)

Le noyer cendré, qui semble montrer une faible variabilité génétique selon certains (Morin et collab., 2000), mais une forte diversité selon d'autres (Parks et collab., 2014), est la seule espèce réellement vulnérable aux attaques d'*Oc-j* en nature. Même si la maladie est présente chez la majorité des noyers cendrés aux États-Unis et que son aire de répartition chevauche en grande partie celle du noyer noir (*J. nigra*), ce dernier se montre peu sensible au chancre, et ce, même s'il a sûrement été exposé à un nombre considérable de spores au fil du temps. Malgré tout, le noyer noir n'est pas totalement résistant puisque ses plants sont sensibles lorsqu'inoculés sous conditions propices, par exemple s'ils sont poivrés de conidies sous des noyers cendrés malades (Sinclair et Lyon, 2005). En revanche, on trouve très rarement des noyers noirs matures manifestement affectés par le CNC et, lorsqu'ils le sont, ils semblent être en mesure de se défendre et de survivre à l'infection même s'ils montrent des chancres. À notre connaissance, seulement 3 cas ont été répertoriés en nature : 1 seul gros noyer noir avait développé des chancres au tronc — un arbre de 48 cm de diamètre poussant en Caroline du Nord — alors que 2 autres noyers noirs d'une vingtaine d'années et poussant au Minnesota exhibaient des chancres, mais sur leurs branches seulement (Ostry et collab., 1997). Ces auteurs avaient pris soin d'ajouter que ces noyers noirs avoisinaient des noyers cendrés lourdement affectés par le CNC, qui, de toute évidence, représentaient la source probable de spores qui les avaient contaminés. Bien que ces mentions semblent anecdotiques, ces noyers noirs infectés, ou même d'autres demeurant asymptomatiques, pourraient constituer des réservoirs de spores dans certains peuplements et perpétuer ainsi l'épidémie en conditions favorables. Avec des noix de ces 2 espèces provenant de plusieurs endroits au Québec, on a montré qu'elles pouvaient être infectées par *Oc-j*; les plants qui en émergeaient développaient fréquemment des symptômes et pouvaient même en mourir (Innes, 1998). Cette étude indiquait que des pycnides se formaient dans les lésions apparaissant sur le brou et que la colonisation d'*Oc-j* pouvait même atteindre l'amande.

Même si la possibilité n'est pas totalement exclue (Ostry et Woeste, 2004), le noyer cendré ne semble pas s'hybrider avec le noyer noir. Il peut cependant se croiser avec le noyer

commun (*J. regia*) et le noyer japonais (*J. ailantifolia*). Le noyer commun, dont certaines variétés sont mieux connues sous l'appellation « Noix de Grenoble », s'est avéré modérément à très sensible au CNC lorsque différentes provenances ont été inoculées en serre (Ostry et Moore, 2007), et il a même été plus sensible au CNC que le noyer cendré lors d'une autre étude où les inoculations ont été effectuées au champ (Orchard et collab., 1982). Le noyer commun n'a pas été cultivé à grande échelle en Amérique du Nord, sauf en Californie où la valeur des noix atteignait 1 242 milliard de dollars US en 2016 (USDA-NASS, 2017). L'agent pathogène n'a pas été détecté dans cet État, et les producteurs prennent toutes les précautions nécessaires pour empêcher son introduction. Les hybrides entre le noyer cendré et le noyer commun se forment spontanément et sont appelés *J. ×quadrangulata*. La faible incidence de ces hybrides naturels en sol nord-américain s'explique par la rareté du *J. regia* et par la faible production de fruits chez *J. ×quadrangulata* (Woeste et collab., 2009).

Le noyer japonais a été introduit aux États-Unis vers les années 1860 et a été abondamment planté par la suite (Crane et collab., 1937). Bien qu'il puisse être atteint par le CNC, il se montre passablement résistant. Orchard et ses collaborateurs (1982) ont rapporté que les chancres sont plus petits chez cette essence que chez les autres noyers qui ont été testés. Ils ont même observé chez un individu que la blessure d'inoculation s'était complètement refermée. La variété la plus populaire de ce noyer a été nommée *J. ailantifolia* var. *cordiformis*, en référence à ses noix qui ont une forme en cœur. Lorsque cette variété s'hybride avec le noyer cendré, l'hybride formé (dont le nom latin officiel est *J. ×bixbyi*) est souvent désigné par le nom commun anglais *butternut* et *heartnut* (Woeste et Pijut, 2009). Plusieurs des hybrides testés montrent une résistance intéressante au CNC et, comme ces individus sont fréquents en nature et assez semblables aux noyers cendrés, ceci devient une source de préoccupation lorsque l'on souhaite identifier et multiplier des individus qui ne contiennent aucune trace d'hybridation lors de programmes visant à rétablir l'espèce (Environnement Canada, 2010; Parks et collab., 2014). Comme nous le mentionnons plus loin, au moins une étude a indiqué que la variabilité génétique des noyers cendrés en nature ne pouvait expliquer à elle seule les différences observées quant à l'état de santé des individus (LaBonte et collab., 2015). Par ailleurs, s'il s'avérait impossible d'identifier des noyers cendrés suffisamment résistants au chancre, l'exploitation de ces hybrides pourrait constituer une solution de rechange intéressante pour restaurer des sites avec des arbres portant des gènes du noyer cendré, d'autant plus qu'il est maintenant possible de différencier le noyer cendré de ces hybrides en utilisant des outils de biologie moléculaire (voir par exemple Hoban et collab., 2009).

À l'aide d'inoculations artificielles (Ostry et Moore, 2007), on a rapporté que l'*Oc-j* pouvait coloniser et être résolu par la suite dans les tissus du *Prunus serotina* (cerisier tardif) et de certaines espèces appartenant aux genres *Quercus* (les chênes), *Carya* (les caryers), *Corylus* (les noisetiers) et *Castanea* (les châtaigniers). Ces essences pourraient donc constituer un

réservoir d'inoculum en nature si les conditions devenaient propices au développement du CNC dans leur entourage, même si ces auteurs n'ont pas noté, au cours de leurs essais, de sporulation chez les individus inoculés.

Symptômes et propagation de la maladie

Les premiers symptômes apparaissant chez les noyers cendrés affectés par le chancre sont habituellement la présence de rameaux morts dans la cime de l'arbre. Les chancres se forment partout dans les parties aériennes de l'arbre : branches, tronc et empatement racinaire (Sinclair et Lyon, 2005). Au début, les chancres peuvent causer une dépression dans l'écorce, et il arrive qu'un liquide noirâtre suinte de la zone atteinte. À la base de l'arbre, lorsque les chancres fusionnent, ils finissent par tuer par annélation (figure 2). Au fil des ans, ces chancres pérennes prennent souvent une forme en cible causée par la formation de bourrelets cicatriciels. Ces derniers sont des tissus de défense qui visent à cloisonner l'agent pathogène. Ils se forment chaque saison de croissance, mais deviennent inefficaces pendant la dormance de l'arbre, lorsque la température avoisine 0°C, puisqu'ils sont alors colonisés par l'agent pathogène (Rioux et collab., 2018).

Les chancres se développent sur des arbres de tous âges. Les conidies d'*Oc-j* pénètrent par des blessures diverses ainsi que par des ouvertures naturelles telles les cicatrices foliaires, les lenticelles et diverses fissures de l'écorce (Ostry, 1997; Sinclair et Lyon, 2005). Les conidies sont produites surtout dans la partie inférieure de la cime des arbres et sont disséminées par ruissellement vers le bas de l'arbre lors des pluies, ou par des éclaboussures qui forment alors de fines gouttelettes qui peuvent aussi être transportées par le vent vers les arbres adjacents (Tisserat et Kuntz, 1983; 1984). Il a été démontré expérimentalement que les conidies peuvent se répandre sur une distance variant de 40 m (Tisserat et Kuntz, 1983) à 46 m (Nicholls, 1979) lors de pluies accompagnées de vents. Des noix infectées peuvent transmettre la maladie aux plants qui en émergent (Innes, 1998). Comme les écureuils raffolent des noix, ils pourraient propager la maladie sur de longues distances. La dissémination par les insectes est aussi fort probable puisque des scolytes collectés parmi des arbres infectés étaient porteurs de conidies d'*Oc-j* (Halik et Bergdahl, 2002; Katovich et Ostry, 1998).

Outre les pluies, accompagnées de vents ou non, nécessaires à la dissémination des conidies d'*Oc-j*, on connaît peu de choses sur les facteurs favorisant le développement du CNC. Il semblerait que de petites populations de noyer cendré pourraient s'être développées de façon cryptique, c'est-à-dire dans des refuges à l'abri de toute contamination, particulièrement dans le nord-est de l'aire de répartition de l'espèce après la dernière glaciation (Laricchia et collab., 2015). Une étude récente (Sambaraju et collab., 2018) a rapporté que les noyers cendrés poussant au sud et à l'ouest du Québec avaient plus de chances de développer des chancres que ceux situés au nord-est de l'aire de répartition de l'espèce. D'après les analyses des autres données obtenues, il semble que la



Figure 2. Ces chancres ont fusionné à la base de ce noyer cendré, ce qui finit par tuer l'arbre. L'écoulement d'un liquide noirâtre est visible chez certains chancres (flèches).

température permettrait d'expliquer une partie de l'aptitude des arbres poussant au sud de développer le CNC. Par exemple, la « moyenne maximale quotidienne de température » était de loin le facteur climatique le plus significativement associé au développement du CNC, comme l'ont démontré différents coefficients statistiques obtenus sur des périodes d'analyse des données de 3 et 5 ans. Naturellement, d'autres hypothèses ont été avancées pour expliquer ce gradient négatif du sud-ouest au nord-est, particulièrement celles suggérant que les arbres du sud avaient été infectés plus tôt (donc depuis plus longtemps que ceux du nord) et qu'une densité plus forte des individus malades au sud pourrait avoir favorisé le développement de la maladie (notamment en accentuant la dissémination de l'agent pathogène). Dans sa thèse de doctorat, Brosi (2010) avait aussi souligné une tendance à la baisse du nombre de noyers cendrés malades selon un gradient sud-nord. Par ailleurs, LaBonte et collab. (2015) ont rapporté que la survie des noyers cendrés était meilleure sur des sites en altitude avec des humidités relatives faibles. De leur côté, Sambaraju et ses collaborateurs (2018) ont noté que les chancres étaient plus nombreux en terrain plat que sur de fortes pentes, mais que la mort en cime n'était pas influencée par ces facteurs.

L'étude de Sambaraju et collab. (2018) portait aussi sur l'analyse de phénotypes d'écorce qui pourraient avoir un

lien avec la résistance au CNC. En effet, comme l'ont rapporté Ross-Davis et ses collaborateurs (2008) lors de l'analyse d'une population de noyers cendrés, les individus à écorce foncée et à crevasses profondes (assez semblable à l'écorce du noyer noir) présentaient moins de symptômes que ceux à écorce pâle et lisse. Il est bon d'ajouter, cependant, que ces auteurs n'ont pas trouvé de lien significatif entre la profondeur des crevasses de l'écorce et la gravité des symptômes. Même si l'on mentionne souvent que les noyers cendrés à écorce rugueuse semblent plus résistants au chancre (voir par exemple Ostry et Woeste, 2004), il nous a été impossible, lorsque nous avons examiné quelque 540 noyers cendrés au Québec, d'établir une relation significative entre l'état de santé des arbres et les phénotypes d'écorce (Sambaraju et collab., 2018).

La lutte au chancre

Comme le noyer cendré est en voie de disparition au Canada, le lecteur peut se douter, avec raison, qu'il existe actuellement peu de moyens efficaces pour combattre le CNC. Passons tout de même rapidement en revue les stratégies qui semblent les plus prometteuses dans ce domaine.

Rétablissement de l'espèce

Tout indique qu'il existe en nature des noyers cendrés présentant une certaine résistance au chancre. Lors d'un suivi sur plus d'une douzaine d'années aux États-Unis, Ostry et Woeste (2004) ont trouvé des noyers cendrés vigoureux et en bonne santé parmi d'autres qui étaient mourants ou qui avaient été tués par le chancre. Pour repérer des noyers cendrés en santé sur des sites où la maladie est présente, on se sert des critères proposés en 1994 par Ostry et ses collaborateurs : 1) plus de 70 % de la cime est vivante et moins de 20 % de la circonférence du tronc et de l'empatement racinaire sont chancreux; ou 2) plus de 50 % de la cime est vivante et les chancres sont absents. On suggère de conserver ces arbres et d'éliminer les autres le plus rapidement possible pour limiter la propagation de la maladie. En 2011, nous avons pu localiser au Québec 202 noyers cendrés qui répondaient à ces critères (Nadeau-Thibodeau, 2015). Des suivis annuels subséquents ont cependant montré une dégradation de l'état de santé et même la mort de plusieurs de ces arbres. Nous avons tenté de multiplier végétativement ces individus potentiellement résistants, par bouturage ou par culture *in vitro* de bourgeons axillaires, en vue de confirmer et de caractériser la composante génétique de cette résistance par des expériences d'inoculation artificielle en serre. Comme ces noyers cendrés étaient matures, la plupart des 200 arbres ayant alors au moins une cinquantaine d'années, et que le noyer est plutôt récalcitrant à la multiplication végétative (Pijut, 2004), nous n'avons obtenu aucun progrès en ce sens malgré plusieurs tentatives. Des succès ont été obtenus ailleurs, avec des boutures par exemple, mais celles-ci provenaient d'individus juvéniles, âgés de seulement 5-6 ans (Pijut et Moore, 2002). La multiplication par greffage aurait pu être envisagée dès le départ de notre projet, mais cette méthode exige aussi beaucoup de temps et de précaution; de plus, d'après une sommité dans le domaine (Pijut, 1997), elle ne

donne pas toujours les résultats escomptés. Il semble maintenant que ce type de multiplication végétative donne parfois de très bons résultats lorsque les greffons sont prélevés sur les dernières pousses du noyer cendré et qu'ils sont ligaturés à des porte-greffes de noyer noir, atteignant parfois 80 % de succès avec du matériel mature (Sylvia Greifenhagen [Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry], communication personnelle).

Comme la multiplication végétative s'avérait alors impossible à réaliser, nous avons récolté des noix sous des arbres potentiellement résistants au CNC. Les plants issus de ces noix ont été inoculés avec *Oc-j* en serre en 2012. Lors de leur première année de croissance, aucun symptôme de la maladie n'a été observé. Les plants ont été progressivement exposés au froid pour induire leur dormance. Tôt le printemps suivant (soit 40 jours après leur débournement et 290 jours après l'inoculation), la plupart montraient alors des symptômes évidents, comme de petits chancres et des nécroses près des points d'inoculation, ainsi que des feuilles flétries ou rabougries (Rioux et collab., 2018). Seulement 1 des 48 plants inoculés était parfaitement sain au moment où nous les avons disséqués pour y noter les nécroses internes et pour préparer les échantillons en vue d'observations microscopiques. Nous avons pu montrer que tous les témoins non inoculés (figure 3) et les individus les plus sains après l'inoculation avaient formé des tissus de compartimentage pour limiter le développement de l'agent pathogène. Cependant, dans tous les plants à l'exception de celui mentionné ci-dessus, l'agent pathogène avait tout de même réussi à contourner ces zones ou les avait pénétrées directement, pour ensuite envahir les tissus sains adjacents (Rioux et collab., 2018). Fait à noter, nous avons examiné en parallèle à nos échantillons, et à l'aveugle (ils n'étaient pas alors identifiés selon leur résistance présumée), des greffons de noyer cendré inoculés avec *Oc-j* en Ontario. Le seul montrant des mécanismes de défense similaires (figure additionnelle S1 dans Rioux et collab., 2018) à ceux de nos plants inoculés demeurés les plus sains était aussi celui qui provenait d'un arbre ayant été évalué comme le plus résistant parmi une population de noyers cendrés étudiée en Ontario (Sylvia Greifenhagen [Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry], communication personnelle).

Une meilleure conservation des individus potentiellement résistants au chancre a déjà été proposée et mise en place aux États-Unis (Boraks et Broders, 2016; Ostry et Woeste, 2004) et au Canada (Poisson et Ursic, 2013), à tout le moins dans quelques sites. On a suggéré d'utiliser des souches agressives et de les inoculer à l'automne pour tester la résistance des arbres les plus prometteurs (Ostry et Moore, 2008). Nous avons aussi fait des recommandations en ce sens dans un article récent où l'on indiquait notamment de s'assurer de placer les individus inoculés en dormance avant d'évaluer leur état de santé (Rioux et collab., 2018). En particulier, comme aucun symptôme n'a été observé plusieurs semaines après l'inoculation de 48 individus (alors que la saison suivante, tôt après leur sortie de dormance, la plupart montraient des symptômes évidents de la maladie), nous avons suggéré de multiplier les individus présentant peu ou



Figure 3. Chez un témoin inoculé avec une pastille d'agar non colonisée par *Ophiognomonium clavignenti-juglandacearum* (*Oc-j*), coupes transversales d'une tige d'un plant montrant la zone affectée (astérisque) par la blessure (à gauche). Cette zone est recouverte entre autres par des tissus subérisés (flèches rouges) laissés par l'écorce externe des deux parties du bourrelet cicatriciel qui sont sur le point de fusionner (flèche noire). À 1,5 cm au-dessus de la blessure, il n'y a aucune trace de nécrose (à droite). Un seul individu inoculé avec *Oc-j* présentait exactement ce genre de mécanismes de défense.

pas de symptômes après la dormance, et de les disséquer pour examiner si le compartimentage était efficace pour confiner les tissus envahis. Seuls les individus réussissant à compartimenter efficacement les zones affectées devraient être retenus dans des programmes de conservation et de rétablissement de l'espèce.

Protection

Fongicides

À notre connaissance, aucun fongicide n'est homologué au Canada pour traiter les individus atteints par le CNC. Bien que de telles substances puissent contribuer à protéger, et peut-être à l'occasion à sauver des noyers cendrés de grande valeur, il est clair que cette stratégie ne pourrait être déployée à grande échelle en forêt. En laboratoire, des résultats encourageants ont été obtenus avec le bénomyl et le chlorothalonil (Nicholls, 1979), ainsi qu'avec le bicarbonate de potassium (Srivastava et collab., 2005). Comme mentionné précédemment, les noix peuvent être infectées et elles devraient normalement être décontaminées pour éviter que les plants qui en émergent soient infectés par l'*Oc-j*. Des essais de traitement de noix ont été réalisés au Québec avec du peroxyde d'hydrogène, de l'éthanol

et de l'eau bouillante; celui avec l'eau chaude, notamment, a eu un certain succès (Rainville et collab., 2001).

Nous avons récemment testé quelques fongicides supplémentaires en condition *in vitro* (résultats non publiés). Parmi les produits examinés, le propiconazole a inhibé le plus la croissance de l'agent pathogène. Il serait sans doute approprié de poursuivre les recherches pour trouver des fongicides efficaces pour contrer le CNC et d'entreprendre des démarches pour homologuer ces produits en Amérique du Nord. Leur utilisation en milieu urbain, en pépinière ou en plantations, pourrait à tout le moins viser à protéger les plus beaux spécimens de noyer cendré.

Dégagement des noyers cendrés

Les études préliminaires ont indiqué que les noyers cendrés vivant à découvert ou en position dominante dans le couvert forestier étaient en meilleure santé que les individus intermédiaires ou supprimés (Sambaraju et collab., 2018). Cette dernière étude indique en particulier que le pourcentage de la mort en cime provoqué par le CNC est plus faible dans les zones où le noyer cendré pousse à découvert que dans

celles où les arbres intermédiaires ou supprimés reçoivent peu de lumière, alors qu'aucune différence significative n'a été notée concernant la proportion de chancres au tronc entre ces deux groupes d'individus. Il semble donc qu'un bon apport de lumière favorise la résistance au CNC. Afin de vérifier cette hypothèse, la cime des noyers cendrés potentiellement résistants a été dégagée de deux façons (Nadeau-Thibodeau, 2015) : dans un premier traitement, la cime des arbres compétiteurs a été réduite de façon à ouvrir le couvert forestier dans un rayon de 5 m autour des noyers cendrés (20 noyers cendrés, soit 10 sur 2 sites); dans le second traitement, les arbres compétiteurs ont été abattus de façon à créer un puits de lumière d'un rayon égal à la hauteur des noyers cendrés dégagés (10 noyers cendrés sur 1 site). La santé de ces noyers cendrés a été suivie pendant 6 ans après ces traitements. Des noyers cendrés sans dégagement (total = 20 témoins ou 10 sur 2 sites) ont aussi été suivis de la même manière. Les résultats de cette expérience sur la santé des noyers cendrés sont actuellement à l'étude, mais il apparaissait dès lors que la croissance des arbres codominants ayant été dégagés avait été stimulée à la suite du traitement (Nadeau-Thibodeau, 2015).

Nous nous sommes intéressés aussi à la production de conidies par l'agent pathogène chez les arbres dégagés ou non, en espérant voir une diminution des spores émises lorsque la vigueur du noyer était stimulée par ce traitement sylvicole. Les conidies qui sont produites dans la cime des arbres malades sont entraînées, lors de précipitations, par les eaux de ruissellement. Nous avons capté les conidies à l'aide d'un entonnoir, placé sous la cime des noyers cendrés, muni d'un papier filtre à son embouchure. En plus des conidies d'*Oc-j*, des débris de toutes sortes (par exemple : excréments d'insectes, autres spores, pollen, poussières, fragments d'écorce et de feuilles) sont recueillis sur les filtres, ce qui posait un problème technique majeur pour l'identification et le dénombrement microscopique des spores de l'agent pathogène du CNC. Dans un des laboratoires de biologie moléculaire du Centre de foresterie des Laurentides, un test PCR (*polymerase chain reaction*) a été élaboré. Ce test a permis, après l'extraction de l'ADN de tous les microorganismes présents sur les filtres, de déceler même la présence d'une seule spore d'*Oc-j* dans les échantillons analysés (Tanguay et collab., 2018). En plus de permettre de détecter une quantité infime d'ADN, cet outil est aussi très spécifique. En particulier, ce test ne réagit sur aucune de la trentaine d'espèces d'*Ophiognomonina* (Walker et collab., 2012) qui ont été testées. Plus de 1 000 échantillons collectés sur filtres au cours de 2 années ont été analysés. Contrairement à notre hypothèse, nous n'avons pu montrer de différences significatives quant à la production de conidies 3 et 4 ans après les traitements puisque nous récoltions toujours autour de 12 000 conidies et plus hebdomadairement sur nos filtres. Nous pensons que ceci s'explique en partie par l'effet du traitement qui, si vraiment présent, pourrait ne se faire sentir que plusieurs années après avoir dégagé les noyers cendrés, tel que rapporté par exemple pour le noyer noir dont la vigueur a été stimulée seulement une douzaine d'années après les avoir dégagés (Stringer et Wittwer, 1985).

Conclusion

Cette synthèse a montré qu'une maladie exotique, comme ce chancre semble l'être, peut avoir des conséquences désastreuses pour la survie d'une espèce comme le noyer cendré. Il faut donc continuer de tout mettre en œuvre pour empêcher l'introduction de tels indésirables, par exemple en utilisant des outils de détection moléculaire lors de l'inspection du matériel importé au pays, ces outils étant de plus en plus précis et faciles d'utilisation. Les résultats que nous avons obtenus en réponse aux inoculations artificielles, de même que les données publiées dans des études semblables conduites aux États-Unis (Ostry et Moore, 2008), indiquent que des individus potentiellement résistants au chancre existent en nature et pourraient être utilisés à bon escient lors de programmes visant à rétablir l'espèce sur certains sites. À condition d'y consacrer suffisamment de ressources, il serait aussi envisageable de protéger avec succès, par des travaux de dégagement par exemple, et à long terme, les plus beaux spécimens de noyer cendré. On devrait alors aussi envisager de multiplier ces individus par bouturage et de les conserver dans des sites appropriés (en plantations par exemple).

La Loi canadienne sur les espèces en péril (Ministre de la Justice, 2018) stipule que le ministre est tenu d'élaborer des programmes de rétablissement pour toute espèce sauvage disparue, en voie de disparition ou menacée. Cependant, cette loi ne précise pas suffisamment les modalités d'un tel programme, et surtout quelles seraient les ressources disponibles pour le mettre en application. Comme il existe en ce moment plus de 300 espèces classées dans ces 3 catégories, il nous semble évident que le défi est gigantesque pour toutes les rétablir. Les espèces pouvant être fort probablement rétablies devraient-elles être priorisées aux dépens d'espèces d'importance moindre ou ayant peu de chances d'être sauvées? Ces questions sont légitimes, et il est urgent d'y répondre si l'on veut conserver et améliorer le patrimoine naturel canadien.

Nous espérons que cette synthèse aura démontré que le noyer cendré est une des espèces méritant que l'on y consacre d'autres ressources pour la protéger du CNC. La présence apparente de noyers cendrés résistants au chancre laisse présager que ce feuillu noble a des chances raisonnables de se rétablir dans nos forêts et nos milieux urbains.

Remerciements

Nos études n'auraient pu voir le jour sans la contribution financière du Fonds interministériel pour le rétablissement, géré principalement par Environnement et Changement climatique Canada. De sincères remerciements vont à Martine Blais et Caroline Bourdon (Centre de foresterie des Laurentides) pour le travail sur le terrain, notamment pour le suivi de l'état de santé de nombreux noyers cendrés. Robert Werbiski (Défense nationale) a été impliqué dès le début dans toutes nos études; nous lui serons toujours reconnaissants du temps et des efforts qu'il a consacrés à ce projet. Les collaborations de Benoît Roberge (Environnement et Changement climatique Canada), de Julie Bouliane et Louis

Bernier (Université Laval), de la Commission de la capitale nationale du Québec, de Parcs Canada et d'Agriculture et Agroalimentaire Canada ont aussi été grandement appréciées, particulièrement lors de l'inventaire des noyers cendrés réalisé de 2006 à 2008 sur des terres fédérales. Finalement, nous remercions Yan Boucher, les réviseurs scientifiques anonymes et toute l'équipe éditoriale du *Naturaliste canadien* pour leurs commentaires qui ont contribué à améliorer cet article. ◀

Références

- AGRIOS, G.N., 2005. Plant Pathology. 5^e édition. Elsevier Academic Press, Burlington, MA, USA, 922 p.
- ANAGNOSTAKIS, S.L., 1987. Chestnut blight: the classical problem of an introduced pathogen. *Mycologia*, 79: 23-37.
- ANDERSON, R.L. et L.A. LAMADELEINE, 1978. The distribution of butternut decline in the eastern United States. USDA Forest Survey Report S-3-78, Northeastern Area State and Private Forestry, Broomall, PA, 5 p.
- BORAKS, A. et K.D. BRODERS, 2016. Population genetic diversity of the rare hardwood butternut (*Juglans cinerea*) in the northeastern USA. *Tree Genetics & Genomes*, 12: article 43.
- BRODERS, K.D. et G.J. BOLAND, 2011. Reclassification of the butternut canker fungus, *Sirococcus clavignenti-juglandacearum*, into the genus *Ophiognomonia*. *Fungal Biology*, 115: 70-79.
- BROSI, S.L., 2010. Steps toward butternut (*Juglans cinerea* L.) restoration. Thèse de doctorat, University of Tennessee, 312 p. Disponible en ligne à : https://trace.tennessee.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1411&context=utk_graddiss.
- CRANE, H.L., C.A. REED et M.N. WOOD, 1937. Nut breeding. Dans : USDA yearbook of agriculture: 75th Congress, 1st Session. House Document No. 28, US Government Printing Office, Washington, USA, p. 827-889.
- CUMMINGS-CARLSON, J. et M. GUTHMILLER, 1993. Incidence and severity of butternut canker in Wisconsin in 1976 and 1992. *Phytopathology*, 83: 1352.
- DAVIS, C.N., D.T. MYREN et E.J. CZERWINSKI, 1992. First report of butternut canker in Ontario. *Plant Disease*, 75: 972.
- DAVISON, V.E., 1964. Selection of foods by gray squirrels. *The Journal of Wildlife Management*, 28: 346-352.
- DESROCHERS, P., D. CLOUTIER, J. BÉRUBÉ, M. BLAIS, K. SAVARD et J. THIBAUT, 2011. État de santé du noyer cendré (*Juglans cinerea* L.) sur les terres fédérales au Québec en 2006-2008. Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides, Québec, Rapport interne, 70 p.
- ENVIRONNEMENT CANADA, 2010. Programme de rétablissement du noyer cendré (*Juglans cinerea*) au Canada [Proposition], Série de Programmes de rétablissement de la *Loi sur les espèces en péril*, Environnement Canada, Ottawa, vii + 27 p. Disponible en ligne à : https://www.registrelep-sararegistry.gc.ca/virtual_sara/files/plans/rs_butternut_0910_f.pdf.
- FARRAR, J.L., 1995. Les arbres du Canada. Fides, Saint-Laurent, Québec et Service canadien des forêts, Ottawa, Ontario, 502 p.
- FARRAR, J.L., 2017. Les arbres du Canada. Fides et Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Ottawa, Ontario, 502 p.
- FORESTPRODUCTSLABORATORY, 2010. Wood handbook—Wood as an engineering material. USDA Forest Service, General Technical Report FPL-GTR-190, Forest Products Laboratory, Madison, WI, 508 p. Disponible en ligne à : https://www.fpl.fs.fed.us/documnts/fplgtr/fpl_gtr190.pdf.
- GAZETTE DU CANADA, 2005. Décret modifiant les annexes 1 à 3 de la *Loi sur les espèces en péril*. P. 1755. Disponible en ligne à : http://www.registrelep-sararegistry.gc.ca/virtual_sara/files/orders/g2-13915_f.pdf. [Visité le 2017-04-17].
- GRAVES, A.H., 1923. The Melanconis disease of the butternut (*Juglans cinerea* L.). *Phytopathology*, 13: 411-435.
- HALIK, S. et D.R. BERGDAHL, 2002. Potential beetle vectors of *Sirococcus clavignenti-juglandacearum* on butternut. *Plant Disease*, 86: 521-527.
- HARLOW, W.M., E.S. HARRAR et F.M. WHITE, 1979. Textbook of dendrology. 6^e édition. McGraw Hill Book Company, New York, 510 p.
- HARRISON, K.J., J.E. HURLEY et M.E. OSTRY, 1998. First Report of butternut canker caused by *Sirococcus clavignenti-juglandacearum* in New Brunswick, Canada. *Plant Disease*, 82: 1282.
- HOBAN, S., T. MCCLEARY, S. SCHLARBAUM et J. ROMERO-SEVERSON, 2009. Geographically extensive hybridization between the forest trees American butternut and Japanese walnut. *Biology Letters*, 5: 324-327.
- HOLMES, F.W., 1976. The American elm fights back. *Horticulture*, 54: 72-78.
- INNES, L., 1998. *Sirococcus clavignenti-juglandacearum* on butternut and black walnut fruit. Dans : LAFLAMME, G., J.A. BÉRUBÉ et R.C. HAMELIN (édit.). Foliage, shoot and stem diseases of trees. Comptes-rendus de la conférence de l'UFRWP 7.02.02, Québec, 25-31 mai 1997. Ressources naturelles Canada, Sainte-Foy, Québec, Canada, p. 129-132.
- INNES, L. et A. RAINVILLE, 1996. Distribution et détection du *Sirococcus clavignenti-juglandacearum* au Québec. *Phytoprotection*, 77: 75-78.
- KATOVICH, S.A. et M.E. OSTRY, 1998. Insects associated with butternut and butternut canker in Minnesota and Wisconsin. *Great Lakes Entomologist*, 31: 97-108.
- KUNTZ, J.E., A.L. PREY, S. JUTTE et V.M.G. NAIR, 1979. The etiology, distribution, epidemiology, histology and impacts of butternut canker in Wisconsin. Dans : Walnut insects and diseases. Workshop proceedings, June 13-14, 1978. USDA Forest Service, General Technical Report NC-52, North Central Forest Experimental Station, St. Paul, MN, p. 69-72. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treesearch/pubs/10117>.
- LABONTE, N.R., M.E. OSTRY, A. ROSS-DAVIS et K.E. WOESTE, 2015. Estimating heritability of diverse resistance and factors that contribute to long-term survival in butternut (*Juglans cinerea* L.). *Tree Genetics & Genomes*, 11: article 63.
- LARICCHIA, K.M., T.S. MCCLEARY, S.M. HOBAN, D. BORKOWSKI et J. ROMERO-SEVERSON, 2015. Chloroplast haplotypes suggest preglacial differentiation and separate postglacial migration paths for the threatened North American forest tree *Juglans cinerea* L. *Tree Genetics & Genomes*, 11: article 30.
- MCDANIEL, J.C., 1979. Other walnuts including butternut, heartnut, and hybrids. Dans : JAYNE, R.A. (édit.). Nut tree culture in North America. The Northern Nut Growers Association Inc., Hamden, CT, p. 98-110.
- MINISTRE DE LA JUSTICE, 2018. *Loi sur les espèces en péril*. Disponible en ligne à : <https://laws-lois.justice.gc.ca/fra/lois/s-15.3/> [à jour au 2018-12-06].
- MORIN, R., J. BEAULIEU, M. DESLAURIERS, G. DAoust et J. BOUSQUET, 2000. Low genetic diversity at allozyme loci in *Juglans cinerea*. *Canadian Journal of Botany*, 78: 1238-1243.
- NADEAU-THIBODEAU, N., 2015. Le chancre causé par l'*Ophiognomonia clavignenti-juglandacearum* : protection et rétablissement du noyer cendré. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, 120 p. Disponible en ligne à : <https://corpus.ulaval.ca/jspui/handle/20.500.11794/25821>.
- NAIR, V.M.G., C.J. KOSTICHKA et J.E. KUNTZ, 1979. *Sirococcus clavignenti-juglandacearum*: An undescribed species causing canker on butternut. *Mycologia*, 71: 641-646.
- NICHOLLS, T.H., 1979. Butternut canker. Dans : Walnut insects and diseases. Workshop proceedings, June 13-14, 1978. USDA Forest Service, General Technical Report NC-52, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN, p. 73-82. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treesearch/pubs/10117>.
- NIELSEN, C., M. CHERRY, B. BOYSEN, A. HOPKIN, J. MCLAUGHLIN et T. BEARDMORE, 2003. Rapport de situation du COSEPAC sur le noyer cendré (*Juglans cinerea*) au Canada. Dans : Évaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le noyer cendré (*Juglans cinerea*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, Ontario, p. 1-37.

- ORCHARD, L.P., J.E. KUNTZ et K.J. KESSLER, 1982. Reactions of *Juglans* species to butternut canker and implications for disease resistance. Dans : Black Walnut for the Future. USDA Forest Service, General Technical Report NC-74, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN, p. 27-31. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/10138>.
- OSTRY, M.E., 1997. Butternut canker: History, biology, impact, and resistance. Dans : Knowledge for the future of black walnut. Proceedings of the 5th black walnut symposium. USDA Forest Service, General Technical Report NC-191, North Central Forest Experiment Station, p. 192-199. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/10255>.
- OSTRY, M.E. et M. MOORE, 2007. Natural and experimental host range of *Sirococcus clavigignenti-juglandacearum*. Plant Disease, 91 : 581-584.
- OSTRY, M.E. et M. MOORE, 2008. Response of butternut selections to inoculation with *Sirococcus clavigignenti-juglandacearum*. Plant Disease, 92 : 1336-1338.
- OSTRY, M.E. et K. WOESTE, 2004. Spread of butternut canker in North America, host range, evidence of resistance within butternut populations and conservation genetics. Dans : Black walnut in a new century. Proceedings of the 6th walnut council research symposium. USDA Forest Service, North Central Research Station, Technical Report NC-243, p. 114-120. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/11988>.
- OSTRY, M.E., M.E. MIELKE et D.D. SKILLING, 1994. Butternut—Strategies for managing a threatened tree. USDA Forest Service, General Technical Report NC-165, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN, 7 p. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/10229>.
- OSTRY, M.E., S. KATOVICH et R.L. ANDERSON, 1997. First report of *Sirococcus clavigignenti-juglandacearum* on black walnut. Plant Disease, 81 : 830.
- PAOLETTI, M., K.W. BUCK et C.M. BRASIER, 2006. Selective acquisition of novel mating type and vegetative incompatibility genes via interspecies gene transfer in the globally invading eukaryote *Ophiostoma novo-ulmi*. Molecular Ecology, 15 : 249-262.
- PARKS, A., M. JENKINS, M. OSTRY, P. ZHAO et K. WOESTE, 2014. Biotic and abiotic factors affecting the genetic structure and diversity of butternut in the southern Appalachian Mountains, USA. Tree Genetics & Genomes, 10 : 541-554.
- PIJUT, P.M., 1997. Micropropagation of *Juglans cinerea* L. (Butternut). Dans : BAJAJ, Y.P.S. (édit.). Biotechnology in agriculture and forestry, Vol. 39, High-tech and micropropagation V. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 345-357. Disponible en ligne à : https://www.nrs.fs.fed.us/pubs/book/nc_1997_Pijut_001.pdf.
- PIJUT, P.M., 2004. Vegetative propagation of butternut (*Juglans cinerea*) field results. Dans : Black walnut in a new century. Proceedings of the 6th walnut council research symposium. USDA Forest Service, North Central Research Station, Technical Report NC-243, p. 37-44. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/11988>.
- PIJUT, P.M. et M.J. MOORE, 2002. Early season softwood cuttings effective for vegetative propagation of *Juglans cinerea*. HortScience, 37 : 697-700.
- POISSON, G. et M. URSIC, 2013. Recovery strategy for the Butternut (*Juglans cinerea*) in Ontario. Ontario Recovery Strategy Series, Prepared for the Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough, Ontario, v + 12 p. + Appendix vii + 24 p. Adoption of the Recovery Strategy for the Butternut (*Juglans cinerea*) in Canada (Environment Canada 2010). Disponible en ligne à : http://files.ontario.ca/environment-and-energy/species-at-risk/mnr_rs_var_bttrnt_en.pdf.
- PREY, A.J. et J.E. KUNTZ, 1982. The distribution and impact of butternut canker. Dans : Black Walnut for the Future. USDA Forest Service, General Technical Report NC-74, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN, p. 23-26. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/10138>.
- RAINVILLE, A., L. INNES, F. COLAS, M. BETTEZ et S. MERCIER, 2001. Butternut canker in Quebec: a 5-year history that led to seed treatments. Dans : Canadian Tree Improvement Association, News Bulletin No. 34 (novembre), p. 14-16.
- RENLUND, D.W., 1971. Forest pest conditions in Wisconsin. Dans : Annual Report of the Wisconsin Department of Natural Resources, Madison, WI, p. 26-28.
- RINK, G., 1990. *Juglans cinerea* L. Butternut. Dans : BURNS, R.M. et B.H. HONKALA (édit.). Silvics of North America. Vol. 2 Hardwoods. USDA Forest Service Agricultural Handbook 654, Washington, DC, p. 386-390.
- RIOUX, D., M. BLAIS, N. NADEAU-THIBODEAU, M. LAGACÉ, P. DESROCHERS, K. KLIMASZEWSKA et L. BERNIER, 2018. First extensive microscopic study of butternut defense mechanisms following inoculation with the canker pathogen *Ophiognomonia clavigignenti-juglandacearum* reveals compartmentalization of tissue damage. Phytopathology, 108 : 1237-1252. doi: 10.1094/PHYTO-03-18-0076-R.
- ROSS-DAVIS, A., J. MCKENNA, M. OSTRY et A. WOESTE, 2008. Morphological and molecular methods to identify butternut (*Juglans cinerea*) and butternut hybrids: relevance to butternut conservation. Tree Physiology, 28 : 1127-1133.
- SAMBARAJU, K.R., P. DESROCHERS, D. RIOUX, D., Y. BOULANGER, N. KULKARNI, R.K. VERMA, M. PAUTASSO, D. PURESWARAN, V. MARTEL, C. HÉBERT, M. CUSSON et J. DELISLE, 2016. Forest ecosystem health and biotic disturbances: perspectives on indicators and management approaches. Dans : LAROCQUE, G.R. (édit.). Ecological forest management handbook. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 459-515.
- SAMBARAJU, K.R., P. DESROCHERS et D. RIOUX, 2018. Factors influencing the regional dynamics of butternut canker. Plant Disease, 102 : 743-752.
- SINCLAIR, W.A. et H.H. LYON, 2005. Butternut canker. Dans : Diseases of trees and shrubs. 2^e édition. Cornell University Press, Ithaca, NY, p. 116.
- SOGONOV, M.V., L.A. CASTLEBURY, A.Y. ROSSMAN, L.C. MEJÍA et J.F. WHITE, 2008. Leaf-inhabiting genera of the Gnomoniaceae, Diaporthales. Studies in Mycology, 62 : 1-77.
- SRIVASTAVA, K.K., M.E. OSTRY et S. KUMAR, 2005. Efficacy of Armicarb™ 100 against *Sirococcus clavigignenti-juglandacearum* (a butternut canker pathogen). Indian Journal of Forestry, 28 : 162-163.
- STRINGER, J.W. et R.F. WITWER, 1985. Release and fertilization of black walnut in natural stands. Dans : DAWSON, O.J. et A.K. MAJERUS (édit.). Proceedings of the 5th Central hardwood forest conference. University of Illinois, Urbana-Champaign, IL, États-Unis, p. 62-67.
- TANGUAY, P., M. BLAIS, A. POTVIN, D. STEWART, D. WALKER, N. NADEAU-THIBODEAU, P. DESROCHERS et D. RIOUX, 2018. qPCR quantification of *Ophiognomonia clavigignenti-juglandacearum* from infected butternut trees under different release treatments. Forest Pathology, 48:e12418. <https://doi.org/10.1111/efp.12418>.
- TISSERAT, N. et J.E. KUNTZ, 1983. Dispersal gradients of conidia of the butternut canker fungus in a forest during rain. Canadian Journal of Forest Research, 13 : 1139-1144.
- TISSERAT, N. et J.E. KUNTZ, 1984. Butternut canker: Development on individual trees and increase within a plantation. Plant Disease, 68 : 613-616.
- [USDA-NASS] UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE-NATIONAL AGRICULTURAL STATISTICS SERVICE, 2017. 2017 California walnut objective measurement report. Released on Sept. 6, 2017. Disponible en ligne à : https://www.nass.usda.gov/Statistics_by_State/California/Publications/Specialty_and_Other_Releases/Walnut/Objective-Measurement/201709walom.pdf.
- VOGLMAYR, H., L.A. CASTLEBURY et W.M. JAKLITSCH, 2017. *Juglanconis* gen. nov. on *Juglandaceae*, and the new family *Juglanconidaceae* (Diaporthales). Persoonia, 38 : 136-155.
- WALKER, D.M., L.A. CASTLEBURY, A.Y. ROSSMAN et L.C. MEJÍA, 2012. Phylogeny and taxonomy of *Ophiognomonia* (Gnomoniaceae, Diaporthales), including twenty-five new species in this highly diverse genus. Fungal Diversity, 57 : 87-147.
- WOESTE, K. et P.M. PIJUT, 2009. The peril and potential of butternut. Arnoldia, 66 : 2-12.
- WOESTE, K., L. FARLEE, M. OSTRY, J. MCKENNA et S. WEEKS, 2009. A forest manager's guide to butternut. Northern Journal of Applied Forestry, 26 : 9-14.